

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

СОДЕРЖАНИЕ

Н. А. Белякова, А. Н. Овчинников, О. С. Безман-Мосейко, С. Я. Резник. Сравнительное исследование фенотипической структуры и фотопериодических реакций самок из московской, белгородской и сочинской популяций азиатской божьей коровки <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae)	493
Д. Л. Мусолин, А. Х. Саулич. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Orthotylinae, трибы Halticini и Orthotylini	506
Р. Д. Жантиев, О. С. Корсуновская. Функции хордотональных сенсилл кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae)	523
М. И. Жуковская, И. Ю. Северина, И. Л. Исавнина, А. Н. Князев. Формирование моторных команд у насекомых: роль сенсорного окружения	538
М. В. Федорова, Е. В. Шайкевич, К. А. Сычева, А. В. Халин, И. М. Махинова, Л. А. Ганушкина. Морфологические и генетические различия между комарами <i>Culex vagans</i> Wiedemann, 1828 и <i>Culex torrentium</i> Martini, 1925 (Diptera, Culicidae)	556
И. А. Солонкин, Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин. Нарушения жилкования крыльев боярышницы <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera, Pieridae): взгляд с позиций современной фенетики	570
Е. В. Софронова, А. П. Софронов. К фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) реликтовых сообществ вяза японского в низовьях р. Селенга (Республика Бурятия)	590
О. А. Хрулева, И. В. Шамшев, Б. Дж. Синклер. Эмпидоидные двукрылые (Diptera: Brachystomatidae, Empididae, Nybotidae) острова Врангеля (Чукотский АО): состав и особенности распределения фауны	602
Н. Н. Тридрих, В. С. Сорочкина. Население настоящих мух (Diptera, Muscidae) пойменных, лесных и болотных биотопов Северной Охотии (Магаданская область, Россия)	637
В. Г. Миронов, С. А. Князев, П. Ю. Горбунов. Новые для фауны Казахстана виды пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae)	657
А. В. Горохов. Новые семейство, род и вид примитивных эмбий из триаса Киргизии и замечания по классификации отряда Embioptera	663
Э. П. Нарчук, Н. М. Парамонов, Т. А. Сулейманова. Типовые экземпляры мух-шаровок (Diptera, Ascogseridae) в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге	674

Краткое сообщение

Б. А. Коротяев. О находке долгоносика <i>Orchestes ruber</i> (Т.-М.) (Coleoptera, Curculionidae: Rhamphini) на вязе приземистом в Абакане	688
--	-----

CONTENTS

N. A. Belyakova, A. N. Ovchinnikov, O. S. Bezman-Moseyko, S. Ya. Reznik. Comparative study of phenotypic structure and photoperiodic responses of females from Moscow, Belgorod, and Sochi populations of the Asian ladybird <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae)	493
D. L. Musolin, A. Kh. Saulich. Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Orthotylinae, tribes Halticini and Orthotylini	506
R. D. Zhantiev, O. S. Korsunovskaya. Functions of chordotonal sensilla in bush-crickets (Orthoptera, Tettigoniidae)	523
M. I. Zhukovskaya, I. Ju. Severina, I. L. Isavnina, A. N. Knyazev. The contribution of sensory stimulation to motor performance in insects	538
M. V. Fedorova, E. V. Shaikevich, K. A. Sycheva, A. V. Khalin, I. M. Makhinova, L.A. Ganushkina. Morphological and genetic differences between mosquitoes <i>Culex vagans</i> Wiedemann, 1828 and <i>Culex torrentium</i> Martini, 1925 (Diptera, Culicidae)	556
I. A. Solonkin, E. Yu. Zakharova, A. O. Shkurikhin. Wing venation abnormalities in the black-veined white <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera, Pieridae): insight in terms of the modern phenetics	570
E. V. Sofronova, A. P. Sofronov. New data on the Heteroptera fauna of Japanese elm relict communities in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia)	590
O. A. Khruleva, I. V. Shamshev, B. J. Sinclair. The empidoid flies (Diptera: Brachystomatidae, Empididae, Hybotidae) of Wrangel I. (Chukchi Autonomous Area): composition and distribution of the fauna	602
N. N. Tridrikh, V. S. Sorokina. Muscid fly (Diptera, Muscidae) distribution in the river floodplain, forest and swamp biotopes of Northern Okhotia (Magadan Province, Russia)	637
V. G. Mironov, S. A. Knyazev, P. Yu. Gorbunov. Species of geometrid moths of the tribe Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) new to the fauna of Kazakhstan	657
A. V. Gorochov. New family, genus and species of the primitive Embioptera from the Triassic of Kyrgyzstan and remarks on the classification of this order	663
E. P. Nartshuk, N. M. Paramonov, T. A. Suleymanova. Type specimens of the ball flies (Diptera, Acroceridae) in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg	674

Short communication

B. A. Korotyayev. On the finding of the weevil <i>Orchestes ruber</i> (T.-M.) (Coleoptera, Curculionidae: Rhamphini) on the Siberian Elm in Abakan	688
---	-----

УДК 591.5(595.763.79)

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ САМОК
ИЗ МОСКОВСКОЙ, БЕЛГОРОДСКОЙ И СОЧИНСКОЙ
ПОПУЛЯЦИЙ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ
HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS) (COLEOPTERA,
COCCINELLIDAE)**

© 2021 г. Н. А. Белякова, ^{1*} А. Н. Овчинников, ^{1,2**}
О. С. Безман-Мосейко, ^{2***} С. Я. Резник ^{1,2****}

¹ Всероссийский институт защиты растений РАН
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия

² Зоологический институт РАН

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

*e-mail: belyakovana@yandex.ru, **e-mail: anovchi@gmail.com,

*** e-mail: bezman-moseyko@mail.ru,

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

Поступила в редакцию 16.07.2021 г.

После доработки 14.08.2021 г.

Принята к публикации 14.08.2021 г.

Инвазии насекомых нередко сопровождаются изменениями фенотипической структуры популяций и фотопериодических реакций, регулирующих сезонные циклы активности. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* относительно недавно была отмечена в Краснодарском крае и с тех пор наблюдается ее постепенное продвижение в Центральную Россию. Сравнительное исследование особей, собранных в 2020 г. в Сочи, Белгородской и Московской областях, показало, что различия между популяциями по фенотипическому составу недостоверны. Доля светлоокрашенной морфы *succinea* составляла 77–83 %, среди темноокрашенных морф преобладала *spectabilis* (13–20 %). Лабораторные эксперименты показали, что фотопериодические реакции, индуцирующие диапаузу, у самок из всех трех исследованных популяций выражены слабо. При сравнительном анализе у представителей московской и белгородской популяций отмечены лишь небольшое усиление тенденции к индукции диапаузы и некоторое замедление репродуктивного созревания.

Ключевые слова: диапауза, фотопериод, фенотипическая структура, изменчивость, инвазии, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

DOI: 10.31857/S0367144521030011

Объект нашего исследования – хищник-афидофаг и злостный инвайдер, азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae), происходящая из Восточной Азии и к настоящему времени обнаруженная во многих странах Европы, Северной и Южной Америки и Африки (Roy, Wajnberg, 2008; Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011; Roy et al., 2016). В Российской Федерации *H. axyridis* был впервые отмечен на Черноморском побережье Северного Кавказа (Коротяев, 2013; Орлова-Беньковская, 2013; Украинский, 2013; Belyakova, Reznik, 2013) и с тех пор наблюдается постепенное продвижение этого вида на север в центр Европейской России (Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Захаров, 2015; Горячева, Блехман, 2016; Sazhnev et al., 2020). Кроме того, за последние 2–3 года инвазионные популяции азиатской божьей коровки продвинулись на восток до Ульяновской обл. и Казани (Ruchin et al., 2020). При этом современная западная граница естественного ареала *H. axyridis* проходит в районе Екатеринбурга, а по некоторым данным достигает Уфы (Хабибуллин, 2009; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015; Андрианов и др., 2018). Таким образом, расстояние между европейской и сибирской популяциями в настоящее время составляет от 600 до 1000 км. Исходя из скорости продвижения европейской популяции *H. axyridis* на восток, а сибирской – на запад, можно предположить возможность первых контактов инвазионных и автохтонных популяций уже через несколько лет. Целесообразно поэтому оценить специфику европейских инвазионных популяций до момента их встречи с автохтонными сибирскими, чтобы в будущем иметь точку отсчета при отслеживании процессов гибридизации.

Материал для исследований был отобран из московской, белгородской и сочинской популяций, которые находятся на разных стадиях инвазионного процесса: В Сочи и Белгороде азиатская божья коровка выявлена более 10 лет назад, в Москве первые очаги массового размножения обнаружены в 2020 г. Кроме того, данные популяции обитают в разных климатических условиях.

Второй целью нашей работы была сравнительная оценка фенотипической структуры инвазионных популяций азиатской божьей коровки, которой свойствен значительный полиморфизм по рисунку надкрылий. Известны десятки морф *H. axyridis*, различия между которыми определяются множественными аллелями одного аутосомного локуса (Dobzhansky, 1924; Tan, 1946). На Дальнем Востоке доминирует светлоокрашенная морфа *succinea*, в Сибири – темноокрашенная морфа *axyridis*. Фенотипическая структура автохтонных популяций отличается высокой стабильностью: доля доминирующих морфотипов остается неизменной в течение десятилетий (Dobzhansky, 1924; Воронцов, Блехман, 1986; Холин, 1988; Белякова, 2012; Андрианов и др., 2018). Учитывая этот факт, было бы весьма интересно исследовать фенотипическую структуру инвазионных популяций.

Кроме того, было проведено сравнение фотопериодических реакций, индуцирующих диапаузу и тем самым обеспечивающих синхронизацию сезонных циклов развития с динамикой факторов окружающей среды (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Tougeron, 2019). Сезонные циклы насекомых, как правило, адаптированы к особенностям локального климата, и поэтому расселение за пределы естественного (исходного) ареала сопровождается соответствующими изменениями основных параметров фотопериодических реакций (Саулич, 1999). Однако среди насекомых встречаются и исключения из этого правила. Так,

например, широкомасштабная инвазия азиатской божьей коровки из Восточной Азии в Южную, Западную и Центральную Европу сопровождалась не изменением, а ослаблением фотопериодической реакции; основная роль в регуляции сезонного цикла при этом перешла к трофической индукции диапаузы (Reznik et al., 2015).

Целью данной работы был поиск ответов на вопросы: 1) меняется ли фенотипическая структура популяций и 2) сохраняется ли тенденция к ослаблению фотопериодической индукции диапаузы при расширении ареала *H. axyridis* в европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе были использованы три лабораторные популяции *H. axyridis*, происходящие от особей, собранных осенью 2020 г.

1. Сочинская популяция – от 125 имаго, собранных в зимовочных скоплениях в жилом доме в пос. Каткова Щель (Лазаревский р-н Большого Сочи, 43.9° N, 39.4° E) в третьей декаде ноября 2020 г.

2. Белгородская популяция – от 133 имаго, собранных в зимовочных скоплениях в жилом доме в г. Шебекино (Белгородская обл., 50.4° N, 36.9° E) во второй декаде октября 2020 г.

3. Московская популяция – от 184 имаго, куколок и личинок старших возрастов, собранных в очагах тли на деревьях и кустарниках в Московской обл. в г. Раменское (55.6° N, 38.2° E) и пос. Большие Вязёмы (55.6° N, 37.0° E) во второй декаде октября 2020 г.

Фенотипическая структура

Фенотипическую структуру сравниваемых популяций исследовали только по особям, собранным в естественных условиях. Имаго сортировали по рисунку надкрылий, выделяя морфы *succinea* (далее – SUC), *spectabilis* (далее – SPC), *conspiqua* (далее – CON) и *axyridis* (далее – АХУ) (Dobzhansky, 1924). Для сравнения фенотипического состава популяций разного географического происхождения рассчитывали показатель сходства популяций r , который определяется по формуле

$$r = \sqrt{p_1q_1 + p_2q_2 + \dots + p_nq_n},$$

где $p_1, p_2 \dots p_n$ – частоты морф в первой популяции (выборке) (в долях единицы), а $q_1, q_2 \dots q_n$ – частоты соответствующих морф во второй популяции (выборке) (в долях единицы) (Животовский, 1991). Эти подсчеты производили с помощью программы Excel 2010.

Фотопериодические реакции

До опытов коровок на протяжении 2 или 3 поколений разводили в Лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений на злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. (Hemiptera, Aphididae) при температуре 20–25 °C и длине дня 18 ч. Эксперименты были проведены в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН (ЗИН). Личинки всех особей, использованных в опытах, развивались при температуре 25 °C и длине дня 14 ч, питаясь персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.), разводимой на проростках бобов *Vicia faba* L. Куколок содержали при тех же

условиях, а вышедших имаго не более чем через 24 ч после отрождения помещали в пластиковые чашки Петри диаметром 60 и высотой 15 мм и распределяли между фотопериодическими режимами С : Т = 10 : 14, 12 : 12, 14 : 10 и 16 : 8 (приведена продолжительность светлого и темного периода в часах). Температура (25 °С) была одинаковой при всех фотопериодах.

Во время опыта жуков кормили замороженными яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенными 30%-ным раствором сахара к кусочку картона. Кроме того, в каждую чашку Петри была помещена пластиковая пробирка с водой, заткнутая ватным тампоном. Влажность воздуха (около 70 %) во всех вариантах опыта была одинаковой, корм всегда имелся в избытке. Все чашки ежедневно осматривали для определения даты начала откладки яиц. По завершении опыта (через 20 дней) всех самок, не начавших откладку яиц, вскрывали. Возраст самок для вскрытия был выбран на основании результатов предшествующих исследований: в условиях длинного дня к этому времени большинство не диапаузирующих особей начинает откладку яиц (Reznik et al., 2015). При вскрытии состояние яичников и жирового тела оценивали по следующим 4-балльным шкалам.

Стадии развития яичников.

1. Неразвитые. Фолликулы не выражены или их ширина не превышает ширину гермария.
2. Слабо развитые. Ооциты переходят в вителлярый, увеличиваются в размерах, но фолликулы еще прозрачные.
3. Средне развитые. Фолликулы хорошо различимы, непрозрачные.
4. Полностью развитые. В яичниках присутствуют сформированные яйца.

Стадии развития жирового тела.

1. Неразвитое. Жировое тело прозрачное, практически незаметно, хорошо различимы внутренние органы и внутренняя поверхность тергитов брюшка.
2. Слабо развитое. Ткань жирового тела представлена небольшими глобулами, частично заполняющими пространство между внутренними органами.
3. Средне развитое. Ткань жирового тела состоит из собранных в многочисленные лопасти глобул, обволакивает внутренние органы со всех сторон.
4. Полностью развитое. Ткань жирового тела состоит из крупных глобул с включениями, занимает весь свободный объем брюшка жука. Внутренние органы полностью скрыты в складках жирового тела.

Такие или подобные шкалы были использованы для описания состояния яичников и жирового тела в наших предшествующих исследованиях (Reznik et al., 2021) и в работах многих других авторов (Вагина, 1974; Kono, 1982; Sakurai et al., 1992; Osawa, 2005; Esquivel, 2011; Musolin, 2012; Raak-van den Berg et al., 2012; Gao et al., 2019).

В общей сложности в опытах было изучено 689 самок (не менее 50 из каждой популяции при каждом фотопериоде). Особи, погибшие в ходе эксперимента, не учитыва-

лись. Для статистической обработки результатов опытов применяли корреляционный анализ, дисперсионный анализ, пробит-анализ и критерий χ^2 . Все вычисления выполняли с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фенотипическая структура

Достоверных различий по фенотипической структуре между тестируемыми выборками не выявлено. Коэффициент сходства при попарном сравнении популяций составлял 0.994–0.998. Во всех популяциях (Сочи, Белгородская и Московская обл.) с частотой 77–83 % доминировала светлоокрашенная морфа SUC (рис. 1). Среди темноокрашенных морф преобладала SPC (13–20 %). Частота CON не превышала 2–4 %. Редкая для Европы морфа АХУ была выявлена только у одного экземпляра из белгородской популяции.

Судя по этим данным, по фенотипическому составу белгородская, сочинская и московская популяции *H. axyridis* близки к западноевропейским инвазионным и к дальневосточным автохтонным популяциям, которые были исходным источником инвазии (Lombaert et al., 2010). В Западной Европе доля светлоокрашенных особей морфы SUC колеблется от 70 до 97 %, причем какой-либо корреляции между этим показателем и климатическими условиями, сезоном (временем сбора) или биотопическими

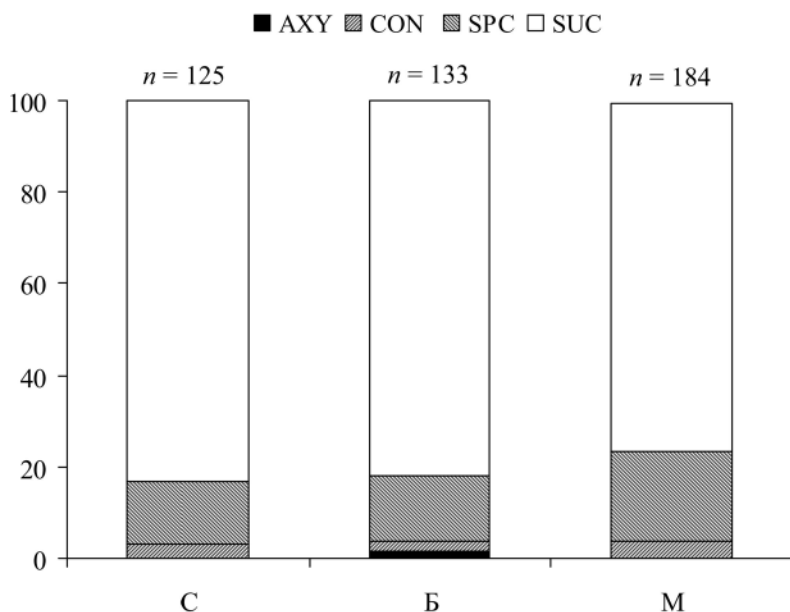


Рис. 1. Фенотипическая структура сочинской, белгородской и московской популяций *Harmonia axyridis* (Pall.).

По горизонтальной оси – популяции (С – сочинская, Б – белгородская, М – московская); по вертикальной оси – процентная доля морф (АХУ – *axyridis*, CON – *conspiqua*, SPC – *spectabilis*, SUC – *succinea*).

Над столбцами гистограммы – объемы выборок.

особенностями мест сбора выявить не удалось (Adriaens et al., 2008; Brown et al., 2008; Honěk et al., 2020). Сходные частоты морф отмечены в удаленных регионах, различающихся по климатическим условиям, например в Испании, Великобритании и Итальянских Альпах, где доля SUC составляет 78–79 % (Honěk et al., 2020). В Белоруссии (Гродно, Брестская обл. и Минск) отмечено значительное доминирование SUC на уровне 96–97 % (Круглова и др., 2020), а в соседней Белгородской области, по нашим данным, этот показатель ниже – 83 % (см. рис. 1). На юго-востоке европейского ареала *H. axyridis* доля SUC составляет 70–80 % в Киеве (Некрасова, Титар, 2016), 80–89 % в Крыму (Захаров, Романов, 2017), около 80 % на равнинных территориях Краснодарского края (Орлова-Беньковская, 2014) и, по нашим данным, 82 % в Сочи (см. рис. 1). Следует отметить, что в целом макрогеографическая изменчивость фенотипического состава *H. axyridis* на территории европейского инвазионного ареала выше, чем в дальневосточных автохтонных популяциях, где в течение десятилетий отмечается стабильное доминирование морфы SUC на уровне 85–90 % (Холин, 1990; Белякова, 2011).

Фотопериодические реакции

Предварительный анализ результатов вскрытия показал, что, как и следовало ожидать, степень развития яичников отрицательно коррелировала со степенью развития жирового тела (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $r = -0.898$, $N = 689$, $p < 0.001$). Для дальнейшего анализа результатов опыта все самки были разделены на 4 категории (табл. 1). Самки с неразвитыми или слабо развитыми яичниками и со средне или полностью развитым жировым телом считались диапаузирующими. Все самки с полностью развитыми яичниками (их было большинство) считались репродуктивно активными. Самки со средне развитыми яичниками рассматривались как находящиеся в промежуточном (переходном) состоянии. И, наконец, единичные особи, у которых неразвитыми или слабо развитыми были и яичники, и жировое тело, рассматривались как неправильно развившиеся, недокормившиеся или больные и были исключены из дальнейшего анализа.

Пробит-анализ всей совокупности данных (табл. 2) показал, что фотопериод достоверно влиял на соотношение количества диапаузирующих и репродуктивно активных самок. Как видно из коэффициентов регрессии, при длинном дне доля диапаузирую-

Таблица 1. Развитие яичников и жирового тела у разных категорий самок *Harmonia axyridis* (Pall.) (в процентах от общего количества самок из всех популяций, развивавшихся при всех фотопериодах, $n = 689$)

Яичники	Жировое тело			
	Неразвитое	Слабо развитое	Средне развитое	Полностью развитое
Неразвитые	1.3 % – исключены из дальнейшего анализа		20.8 % – диапаузирующие	
Слабо развитые				
Средне развитые	5.9 % – промежуточное (переходное) состояние			
Полностью развитые	72.0 % – репродуктивно активные			

Таблица 2. Влияние фотопериода и популяционной принадлежности на процентную долю разных категорий самок *Harmonia axyridis* (Pall.). (результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии C , его ошибка и достоверность влияния p , $n = 680$)

Факторы и кодировка	Категории самок		
	Диапаузирующие	Переходное состояние	Репродуктивно активные
Фотопериод (длина дня)	$C = -0.054 \pm 0.025$, $p = 0.028$	$C = -0.053 \pm 0.034$, $p = 0.125$	$C = 0.067 \pm 0.023$, $p = 0.004$
Популяция (1 – Сочи, 2 – Белгород, 3 – Москва)	$C = 0.135 \pm 0.067$, $p = 0.046$	$C = -0.116 \pm 0.093$, $p = 0.213$	$C = -0.073 \pm 0.063$, $p = 0.253$

щих самок была ниже, а доля созревших самок – выше, чем при коротком дне. Впрочем, фотопериодические реакции, регулирующие репродуктивную активность, у представителей всех исследованных популяций были выражены относительно слабо (рис. 2). Доля активных особей достоверно увеличивалась в условиях длинного дня только у самок из белгородской ($p = 0.006$) и московской ($p = 0.034$) популяций, а у самок из сочинской популяции статистическая достоверность этого эффекта была немного ниже пороговой ($p = 0.073$).

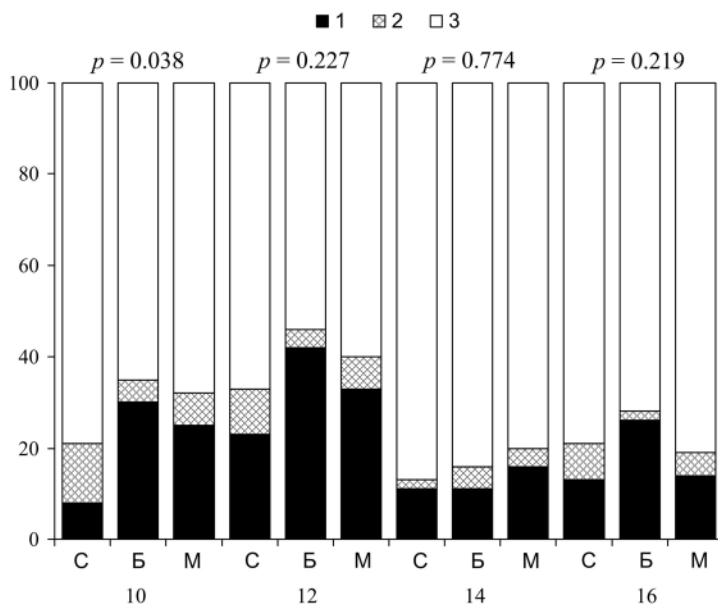


Рис. 2. Процентная доля самок *Harmonia axyridis* (Pall.) сочинской (С), белгородской (Б) и московской (М) популяций в разном репродуктивном состоянии в зависимости от фотопериода.

По горизонтальной оси: верхняя строка – популяции, нижняя строка – фотопериод (длина дня, ч); по вертикальной оси – процент самок разных категорий (1 – диапаузирующие, 2 – переходное состояние, 3 – репродуктивно активные). Над столбцами – достоверность межпопуляционных различий для каждого фотопериода по критерию χ^2 .

Межпопуляционные различия в целом также были слабыми и (с пороговой достоверностью) сказывались только на доле диапаузирувавших самок: особи из северных популяций диапаузировали несколько чаще. Раздельный анализ данных по фотопериодам показал, что межпопуляционные различия были достоверными только при коротком дне (10 ч): среди самок из белгородской и московской популяций доля диапаузирующих была выше, а доля созревших – ниже, чем среди самок из Сочи (рис. 2).

Подавляющее большинство (86.5 %) репродуктивно активных самок начали откладку яиц за время опыта. Двухфакторный дисперсионный анализ всей совокупности данных ($n = 429$) показал, что продолжительность созревания яйцекладущих самок (время от выхода из куколки до откладки первого яйца) с высокой достоверностью зависела от фотопериода ($F = 7.2$, $df = 3$, $p < 0.001$). Различия между популяциями были гораздо менее значимыми ($F = 3.6$, $df = 2$, $p = 0.029$), а взаимодействие этих факторов – недостоверным ($F = 1.5$, $df = 6$, $p = 0.173$). На рис. 3 видно, что самки из Сочи в целом созревали несколько быстрее, чем самки из Белгорода и Москвы, но достоверность этих различий, определенная для данных по отдельным фотопериодам, была ниже пороговой. Продолжительность созревания уменьшалась при длинном дне у представителей всех популяций, но однофакторный дисперсионный анализ показал, что у самок из Белгорода эта закономерность была статистически достоверной ($F = 7.6$, $df = 3$, $N = 126$, $p < 0.001$), а у самок из Сочи ($F = 0.7$, $df = 3$, $N = 156$, $p = 0.533$) и из Москвы ($F = 1.7$, $df = 3$, $N = 147$, $p = 0.181$) – недостоверной.

Анализ межпопуляционной (географической) внутривидовой изменчивости фотопериодических реакций, индуцирующих диапаузу, был осуществлен для многих видов из разных отрядов насекомых. В большинстве случаев выявлены существенные различия, в той или иной степени коррелирующие со спецификой локального климата. Не-

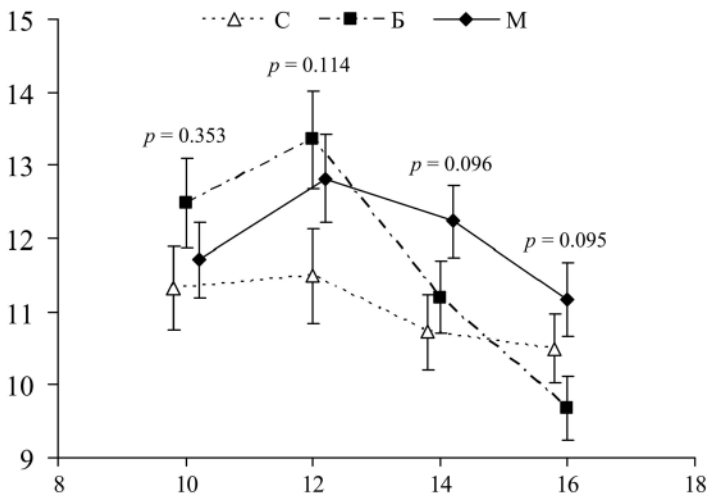


Рис. 3. Время репродуктивного созревания яйцекладущих самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из разных популяций в зависимости от фотопериода.

По горизонтальной оси – фотопериод (длина дня, ч); по вертикальной оси – время от выхода из куколки до начала откладки яиц самками из разных популяций (С – сочинская, Б – белгородская, М – московская; средние арифметические и ошибки средних). Над графиками – достоверность межпопуляционных различий для каждого фотопериода по результатам однофакторного дисперсионного анализа.

редко встречается клинальная изменчивость разных параметров фотопериодических реакций. Исследования, проведенные с широко распространенными видами насекомых, позволили даже сформулировать правило, согласно которому при изменении широты на 5° критический (пороговый) фотопериод сдвигается в среднем на 1.5 ч (Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). Впрочем, у некоторых насекомых географическая изменчивость фотопериодических реакций не была обнаружена даже при сравнении весьма удаленных друг от друга популяций (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007).

Ряд исследований внутривидовой изменчивости фототермической регуляции диапаузы был проведен на видах сем. Coccinellidae (Hodek, 2012). Кардинально различаются, например, фотопериодические реакции, индуцирующие репродуктивную диапаузу у самок *Chilocorus bipustulatus* L., обитающих в Ленинградской обл. и в Средней Азии (Заславский, 1970). Различия выявлены и между популяциями *Coccinella septempunctata* L., удаленными друг от друга на гораздо меньшее расстояние: у особей, обитающих на о. Хонсю, как правило, индуцируется летняя диапауза, а особи, обитающие немного севернее, на о. Хоккайдо, к ней не способны (Ohashi et al., 2003). Сравнительное исследование фотопериодической индукции зимней диапаузы у представителей популяций *Hippodamia parenthesis* (Say), обитающих в США в диапазоне широт от 40 до 44°, также выявило существенную внутривидовую изменчивость (Obrycki, 2020). Впрочем, при сравнении фотопериодических реакций *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) из трех популяций (Канада, Турция и юг Франции) существенных различий не обнаружено (Obrycki et al., 1993).

Самая северная и самая южная из исследованных нами популяций *H. axyridis* (московская и сочинская) разделены расстоянием более 1300 км, разница в широте оставляет около 12°, среднегодовые температуры различаются более чем на 8°C, но выявленные различия в долях диапаузирующих и репродуктивно активных самок относительно невелики. В целом фотопериодическая индукция диапаузы у самок из всех трех изученных в данной работе инвазионных популяций выражена слабо: более половины особей созревает за время опыта при всех фотопериодах (см. рис. 2) и длительность созревания слабо зависит от длины дня (см. рис. 3), в то время как ранее исследованные самки из автохтонных сибирской и дальневосточной популяций при длинном дне созревают намного быстрее, чем при коротком (Reznik, Vaghina, 2011, 2013; Reznik et al., 2015).

Продвижение инвазионных популяций *H. axyridis* на север и адаптация к более холодному климату, вероятно, сопровождаются жесточайшим отбором: по некоторым данным, смертность зимующих имаго составляет 99.8% (Sazhnev et al., 2020). Возможно, отсутствие значительных различий между фотопериодическими реакциями особей, обитающих в резко различающихся климатических условиях, в данном случае объясняется тем, что в ходе расселения на север инвайдер сохранил относительную независимость сезонного цикла активности от длины светового дня (Reznik et al., 2015). Вероятно, именно поэтому наше исследование смогло выявить у представителей северных популяций азиатской божьей коровки лишь небольшое усиление тенденции к индукции диапаузы и некоторое замедление репродуктивного созревания.

БЛАГОДАРНОСТИ

За сбор материала авторы глубоко признательны Б. А. Борисову (Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Москва) и Л. Н. Бугаевой (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар), за помощь в проведении экспериментов – Л. С. Раменской и Т. Я. Умаровой (ЗИН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрианов Б. В., Блехман А. В., Горячева И. И., Захаров-Гезехус И. А., Романов Д. А. 2018. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*: глобальная инвазия. М.: КМК, 143 с.
- Белякова Н. А. 2011. Генетическая гетерогенность и адаптивные стратегии божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 469–474. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17047005>
- Белякова Н. А. 2012. Полиморфизм *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в прибайкальской популяции. Зоологический журнал **91** (8): 961–966. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17845632>
- Вагина Н. П. 1974. Влияние фотопериодических условий на развитие яичников у среднеазиатской популяции хилокоруса *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **53** (1): 66–72.
- Виноградова Е. Б. 1991. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука, 256 с.
- Воронцов Н. Н., Блехман А. В. 1986. Феногеография и геногеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia (Leis) axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae). Доклады АН СССР **286** (1): 205–208.
- Горячева И. И., Блехман А. В. 2016. Генетическая структура нативных и инвазивных популяций *Harmonia axyridis* Pall. в свете глобальной инвазии. Генетика **52** (12): 1358–1370.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.
- Животовский Л. А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.
- Заславский В. А. 1970. Географические расы *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae). 1. Два типа фотопериодической реакции, контролирующей имагинальную диапаузу у северной расы. Зоологический журнал **49** (9): 1354–1365.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Захаров И. А. 2015. Гармония в Москве. Природа **11**: 92–93.
- Захаров И. А., Романов Д. А. 2017. Распространение и некоторые биологические особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* на Крымском полуострове. Российский журнал биологических инвазий **4**: 54–56. http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2017_4/Zakharov_17_4.pdf
- Коротяев Б. А. 2013. О массовом размножении азиатской коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Северо-Западного Кавказа. Энтомологическое обозрение **92** (4): 856–858. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20813881>
- Круглова О. Ю., Антонова А. В., Клышайко Ю. И., Силина А. И. 2020. Мониторинг фенотипического состава инвазивных группировок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) в Беларуси. В кн.: А. П. Гусев (ред.). Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды. V Международная научно-практическая конференция (Гомель, 4–5 июня 2020 г). Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, с. 167–174. <http://conference.gsu.by/ru/node/181>
- Некрасова О. Д., Титар В. М. 2016. Распространение, фенооблик и сезонные особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) на территории Украины. Известия Харьковского энтомологического общества **24** (1): 22–30.

- Орлова-Беньковская М. Я. 2013. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1973) (Coleoptera, Coccinellidae) в Европейской России. Российский журнал биологических инвазий **1**: 75–81. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21091288>
- Орлова-Беньковская М. Я. 2014. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии. Российский журнал биологических инвазий **3**: 73–82. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22843374>
- Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство СПбГУ, 247 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.
- Тыщенко В. П. 1977. Физиология фотопериодизма насекомых. Труды Всесоюзного энтомологического общества **59**: 1–155.
- Украинский А. С. 2013. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе. Евразийский энтомологический журнал **12** (1): 35–38. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18937370>
- Хабибуллин А. Ф., Сафина И. И., Хабибуллин В. Ф. 2009. К фауне кокциnellид (Coleoptera: Coccinellidae) промышленной (северной) части Уфы. Вестник Мордовского университета, Серия «Биологические науки» **1**: 74.
- Холин С. К. 1988. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах. В кн.: В. С. Арефин (ред.). Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, с. 106–116.
- Холин С. К. 1990. Стабильность генетического полиморфизма по окраске надкрылий *Harmonia axyridis* Pall. (Coccinellidae, Coleoptera) в Приморском крае. Генетика **26** (12): 2207–2214.
- Adriaens T., San Martin y Gomez G., Maes D. 2008. Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. In: H. E. Roy, E. Wajnberg (eds). From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species. Dordrecht: Springer, p. 69–88. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6939-0_6
- Belyakova N. A., Reznik S. Ya. 2013. First record of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Caucasus. European Journal of Entomology **110** (4): 699–702. <http://www.eje.cz/pdfs/110/4/699>
- Brown P. M. J., Adriaens T., Bathon H. et al. 2008. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a Non-native coccinellid. BioControl **53** (1): 5–21. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9132-y>
- Brown P. M., Thomas C. E., Lombaert E., Jeffries D. L., Estoup A., Handley L. J. L. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. BioControl **56** (4): 623–641. doi: 10.1007/s10526-011-9379-1
- Danks H. V. 2007. The Elements of seasonal adaptations in insects. The Canadian Entomologist **139** (1): 1–44. <https://doi.org/10.4039/n06-048>
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology **47**: 93–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137>
- Dobzhansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pallas in ihren Wechselbeziehungen. Biologisches Centralblatt **44** (7): 401–421.
- Esquivel J. F. 2011. Improved visualization of fat body cell conditions and abundance in the southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae). Journal of Entomological Science **46** (1): 52–61. doi: 10.18474/0749-8004-46.1.52.
- Gao Q., Wei B.-X., Liu W., Wang J.-L., Zhou X.-M., Wang X.-P. 2019. Differences in the development of internal reproductive organs, feeding amount and Nutrient storage between pre-diapause and pre-reproductive *Harmonia axyridis* adults. Insects **10** (8): 243. doi: 10.3390/insects10080243
- Hodek I. 2012. Diapause / Dormancy. In: I. Hodek, H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, p. 275–342.
- Honěk A., Brown P. M. J., Martinkova Z. et al. 2020. Factors determining variation in colour morph frequencies in invasive *Harmonia axyridis* populations. Biological Invasions **22** (6): 2049–2062. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02238-0>
- Kono Y. 1982. Change of photoperiodic sensitivity with fat body development during prediapause period in the twenty-eight-spotted spotted lady beetle, *Henosepilachna vigintioctopunctata* Fabricius (Coleoptera: Coccinellidae). Applied Entomology and Zoology **17**: 92–101. <https://doi.org/10.1303/aez.17.92>
- Lombaert E., Guillemaud T., Cornuet J. M., Malausa T., Facon B., Estoup A. 2010. Bridgehead Effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. PloS one **5** (3): E9743. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009743>

- Musolin D. L. 2012. Surviving winter: diapause syndrome in the southern green stink bug *Nezara viridula* in the laboratory, in the field, and under climate change conditions. *Physiological Entomology* **37** (4): 309–322. doi: 10.1111/j.1365-3032.2012.00846.x
- Obrzycki J. J. 2020. Comparative studies of reproductive diapause in North American populations of three *Hippodamia* species (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* **49** (5): 1164–1170. doi: 10.1093/ee/nvaa100
- Obrzycki J. J., Orr D. B., Orr C. J., Wallendorf M., Flanders R. V. 1993. Comparative developmental and reproductive biology of three populations of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* **3** (1): 27–33. <https://doi.org/10.1006/bcon.1993.1005>
- Ohashi K., Kawauchi S. E., Sakuratani Y. 2003. Geographic and annual variation of summer-diapause Expression in the ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), in Japan. *Applied Entomology and Zoology* **38** (2): 187–196. <https://doi.org/10.1303/aez.2003.187>
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Ukrainsky A. S., Brown P. M. 2015. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the Native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan. *Biological Invasions* **17** (7): 1941–1948. doi: 10.1007/s10530-015-0848-9
- Osawa N. 2005. The Effect of prey availability on ovarian development and oosorption in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **102** (3): 503–511. doi: 10.14411/eje.2005.072
- Raak-van den Berg C., Hemerik L., de Jong P. W., van Lenteren J. C. 2012. Mode of overwintering of invasive *Harmonia axyridis* in the Netherlands. *BioControl* **57**: 71–84. doi: 10.1007/s10526-011-9394-2
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. 2011. Photoperiodic control of development and reproduction in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **108** (3): 385–390. <http://www.eje.cz/pdfs/eje/2011/03/08.pdf>
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. 2013. Effects of photoperiod and diet on diapause tendency, maturation and fecundity in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* **137** (6): 452–461. doi: 10.1111/jen.12016
- Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. 2015. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* **139** (4): 241–249. <https://doi.org/10.1111/jen.12158>
- Reznik S. Ya., Ovchinnikov A., Ovchinnikova A., Bezman-Moseyko O., Belyakova N. 2021. Photoperiodic, thermal and trophic responses of a predatory ladybird *Cheilomenes propinqua*. *Journal of Applied Entomology* **145** (1–2): 134–144. doi: 10.1111/jen.12833
- Roy H., Wajnberg E. 2008. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species. *BioControl* **53** (1): 1–4. doi: 10.1007/s10526-007-9127-8
- Roy H. E., Brown P. M., Adriaens T., Berkvens N., Borges I. et al. 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and Ecology. *Biological Invasions* **18** (4): 997–1044. doi: 10.1007/s10530-016-1077-6
- Ruchin A. B., Egorov L. V., Lobachev E. A., Lukiyanov S. V., Sazhnev A. S., Semishin G. B. 2020. Expansion of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) to European part of Russia in 2018–2020. *Baltic Journal of Coleopterology* **20** (1): 51–60. <http://bjc.sggw.waw.pl/arts/2020v20n1/10.pdf>
- Sakurai H., Kawai T., Takeda S. 1992. Physiological changes related to diapause of the lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology* **27** (4): 479–487. doi: 10.1303/aez.27.479
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Sazhnev A. S., Anikin V. V., Zolotukhin V. V. 2020. Overwintering and New records of invasive Harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) after mass Expansion to European part of Russia in 2018–2019. *Russian Journal of Ecosystem Ecology* **5** (4): 43–48. doi: 10.21685/2500-0578-2020-4-4
- Tan C. C. 1946. Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. *Genetics* **31** (1): 195–210. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1209323/>
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Tougeron K. 2019. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **167** (1): 27–36. doi: 10.1111/eea.12753
- Ukrainsky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. *Biological Invasions* **16** (5): 1003–1008. doi: 10.1007/s10530-013-0571-3

COMPARATIVE STUDY OF PHENOTYPIC STRUCTURE
AND PHOTOPERIODIC RESPONSES OF FEMALES FROM MOSCOW,
BELGOROD, AND SOCHI POPULATIONS OF THE ASIAN LADYBIRD
HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

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

Key words: diapause, photoperiod, phenotypic structure, variation, invasions, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

SUMMARY

Insect invasions are often accompanied by changes in phenotypic structure of populations and in photoperiodic responses which regulate seasonal cycles. The Asian ladybird *Harmonia axyridis*, which was rather recently recorded in Krasnodar Territory, at present gradually spreads over Central Russia. Comparative study of individuals collected in 2020 in Sochi, in Belgorod and Moscow provinces showed that interpopulation differences in their phenotypic structures are Not significant. The proportion of the light morph *succinea* was 77–83%; the proportion of the most common dark morph, *spectabilis*, was 13–20%. Laboratory Experiments showed that diapause-inducing photoperiodic responses are weak in females from all studied populations. Comparative analysis revealed in females of the more Northern Moscow and Belgorod populations only a slight increase in the inclination to diapause and some slowdown in reproductive maturation.

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (HETEROPTERA,
MIRIDAE): ПОДСЕМ. ORTHOTYLINAE,
ТРИБЫ HALTICINI И ORTHOTYLINI**

© 2021 г. Д. Л. Мусолин,^{1*} А. Х. Саулич^{2**}

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

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

Поступила в редакцию 01.05.2021 г.

После доработки 23.07.2021 г.

Принята к публикации 23.07.2021 г.

Рассмотрены особенности сезонного развития наиболее изученных видов клопов подсем. Orthotylinae, населяющих Палеарктическую и Неарктическую области и входящих в две из шести триб этого подсемейства. Все изученные виды трибы Halticini – фитофаги с широким спектром кормовых растений. Всем 12 включенным в обзор видам свойствен крыловой полиморфизм (самцы – полнокрылые; самки, как правило, короткокрылые). Из них 11 видов характеризуются моновольтинизмом с зимовкой на эмбриональной стадии. Когда виды с подобным сезонным циклом проникают за пределы своего первичного ареала, их сезонное развитие остается близким к исходному, адаптированному к прежним условиям существования вида. *Microtechnites bractatus* представляет единственный род из этой трибы, все виды которого населяют только Западное полушарие, имеют поливольтинный сезонный цикл и являются зоофитофагами. В трибе Orthotylini почти все виды в пределах всего своего ареала имеют моновольтинный сезонный цикл и питаются как растительной, так и животной пищей. Исключение составляет *Orthotylus flavosparsus*, имеющий поливольтинный сезонный цикл и питающийся только растениями, предпочитая подсем. маревые (Chenopodioideae) на протяжении большей части своего голарктического ареала. Проведенный анализ данных свидетельствует о слабой изученности сезонного развития клопов подсем. Orthotylinae, хотя среди них много видов, имеющих большое экономическое значение и инвазионный потенциал.

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

DOI: 10.31857/S0367144521030023

Слепняки (Miridae) – это самое большое семейство в отряде настоящих полужесткокрылых (Heteroptera). Многие из них – серьезные вредители сельского хозяйства, хотя

есть и целый ряд видов, которые используют как агенты биологического метода защиты растений. В семействе выделяют 7 или 8 подсемейств, 46 триб, свыше 1500 родов и более 11 300 видов (Cassis, Schuh, 2012; Namyatova et al., 2016; Henry, 2017; Konstantinov et al., 2018; Schuh, Weirauch, 2020).

В предыдущих публикациях (Саулич, Мусолин, 2019, 2020, 2021) проанализированы сезонные адаптации и сформированные на их основе фенологические схемы развития слепняков подсемейств *Bryocorinae* и *Mirinae* (трибы *Mirini* и *Stenodemini*). Данная статья посвящена таким адаптациям, свойственным клопам другого подсемейства – *Orthotylinae* Van Duzee, 1914, которое наравне с подсемействами *Phylinae* Douglas et Scott, 1865 и *Mirinae* Hahn, 1833 относится к числу крупнейших в сем. *Miridae*. Согласно современным представлениям, подсем. *Orthotylinae* включает 6 триб, из которых только две (*Halticini* и *Orthotylini*) представлены в голарктической фауне (Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Основой для обзора послужили собственная база данных о публикациях по сезонным адаптациям полужесткокрылых и онлайн-база данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» с информацией о распространении, пищевой специализации и экземплярах клопов, депонированных в музейных коллекциях (Schuh, 2021; данные по состоянию на 01.05.2021).

Триба HALTICINI Costa, 1853

Триба *Halticini* включает около 25 родов, из которых 18 состоят из палеарктических видов и только 5 – из неарктических. Наибольшее видовое разнообразие хальтицинов отмечается в Средиземноморье (Cassis, Schuh, 2012; Tatarinic, Cassis, 2012; Schuh, Weirauch, 2020). Подавляющее большинство видов – фитофаги, питающиеся в основном на травянистых растениях (Schuh, Slater, 1995; Wheeler, 2001).

Род HALTICUS Hahn, 1832

Halticus apterus (Linnaeus, 1758) (летний листовой слепняк).

Ареал голарктический. Непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку (Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Питается в основном на *Vicia striata* (Fabaceae) (Tatarinic, Cassis, 2012), но известен и с целого ряда других растений (Schuh, 2021). Второстепенный вредитель бобовых трав (Fabaceae) (Пучков, 1972).

Фенология вида изучена в Англии. Сезонный цикл моновольтинный. Зимуют диапаузирующие яйца. Личинки развиваются около двух месяцев, начиная с середины весны. В конце июня и в июле окрыляются имаго. Они встречаются до конца августа, затем, отложив диапаузирующие яйца, постепенно отмирают (Southwood, Leston, 1959). Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций о датах сбора имаго (табл. 1; Schuh, 2021).

Крыловой диморфизм свойствен и самцам, и самкам, но среди последних более обычны короткокрылые особи (Southwood, Leston, 1959).

Подобный сезонный цикл свойствен большинству видов хальтицинов, в том числе *Halticus saltator* (Geoffroy, 1785) и *H. luteicollis* (Panzer, 1804) (см. табл. 1). Все они

Таблица 1. Основные характеристики сезонного развития мирид подсем. Orthotyulinae

Вид	Зимующая стадия	Число поколений в год	Число имаго, собранных в отдельные месяцы в разных частях ареала (по данным этикеток коллекционных экземпляров в музейных коллекциях)*												Всего, экз.	
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Триба Naltecini																
<i>Naltecus arterius</i>	Яйцо	1	46	0	0	0	0	19	313	1044	630	16	1	0	0	2096
<i>N. saltator</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	20	20	20	0	0	0	0	0	42
<i>N. luteicollis</i>	Яйцо	1	6	0	0	0	2	2	30	29	9	0	0	0	0	76
<i>Microtechnites bractatus</i>	Яйцо	3–6 или гомодинамное развитие	2	7	21	26	15	15	131	186	216	89	28	3	4	728
<i>Labops burmeisteri</i>	Яйцо	1	0	0	7	0	3	3	177	415	37	1	0	0	0	640
<i>L. hesperius</i>	Яйцо	1	0	0	0	3	117	496	237	42	2	0	0	0	0	897
<i>L. sahbergi</i>	Яйцо	1	9	0	0	0	6	206	179	53	27	0	0	0	0	480
<i>Orthosephalus bivittatus</i>	Яйцо	1	12	0	0	1	265	999	70	17	1	0	0	0	0	1365
<i>O. coriaceus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	164	133	12	0	0	0	0	0	311
<i>O. saltator</i>	Яйцо	1	6	0	0	15	57	265	372	64	2	0	0	0	0	781
<i>Strongylocoris leucosephalus</i>	Яйцо	1	24	0	0	3	81	460	422	23	0	0	1	0	0	1014
<i>S. luridus</i>	Яйцо	1	1	0	0	0	0	9	2	0	0	0	0	0	0	12

Триба Orthotylini

<i>Vlepharidopterus angulatus</i>	Яйцо	1	4	0	0	0	0	0	1	11	218	780	12	3	1	0	1030
<i>Cylloceria histronius</i>	Яйцо	1	3	0	1	1	28	99	18	18	0	0	0	0	0	0	150
<i>Cyrtorhinus caricis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	28	22	102	138	3	0	21	0	37	0	348
<i>Excetricrus planicornis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	5	27	53	3	0	0	0	0	0	0	88
<i>Globiceps flavomaculatus</i>	Яйцо	1	17	0	0	1	3	144	324	81	1	0	1	0	0	0	571
<i>Heterotoma merioptera</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	2	6	17	8	0	0	0	0	0	0	33
<i>H. planicornis</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	7	268	136	3	1	0	0	0	0	415
<i>Mesomma ambulans</i>	Яйцо	1	3	0	0	0	0	97	204	81	0	1	0	1	0	0	386
<i>M. dispar</i>	Яйцо	1	2	0	0	0	0	1	21	34	0	0	0	0	0	0	58
<i>Orthotyplus bilineatus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	6	40	47	3	0	0	0	0	0	96
<i>O. flavosparsus</i>	Яйцо	1-5	13	1	0	33	126	515	919	640	189	24	1	0	0	0	2461
<i>O. interpositus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	1	17	80	11	0	0	0	0	0	0	109
<i>O. marginalis</i>	Яйцо	1	1	0	0	0	4	168	160	48	0	0	0	0	0	0	381
<i>O. pallens</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	0	3	69	17	0	0	0	0	0	0	89
<i>O. parvulus</i>	Яйцо	1	0	0	0	0	1	18	6	103	6	13	4	0	0	0	145

П р и м е ч а н и е. * – Сведения о регистрации имаго в музейных коллекциях даны из онлайн-базы данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2021) по состоянию на 01.05.2021 за каждый месяц и суммарно за год. Следует учитывать, что данные за январь могут быть менее точными, чем за остальные месяцы, так как, если дата сбора имаго не указана на этикетке, а графа «Collection date» – обязательна для заполнения в базе данных, то нередко при внесении сведений в базу вводят техническую дату 01.01.

Для удобства восприятия **полужирным шрифтом** выделены данные за летние месяцы (июнь–август).

фитофаги, имеют моновольтинный сезонный цикл и зимуют в состоянии эмбриональной диапаузы (Southwood, Leston, 1959; Tatarnic, Cassis, 2012).

Род **MICROTECHNITES** Berg, 1883

Microtechnites bractatus (Say, 1832) (garden flea hopper).

Вид широко распространен в США, Канаде, Мексике, а также в Центральной и Южной Америке до Аргентины (Henry, Wheeler, 1988; Tatarnic, Cassis, 2012; Schuh, 2021).

Широкий полифаг, повреждает сельскохозяйственные культуры из многих семейств, включая тыквенные (Cucurbitaceae), пасленовые (Solanaceae), бобовые (Fabaceae) и капустные (Brassicaceae). Вредит разнообразным древесным и декоративным породам (Schuh, 2021). Не исключена и зоофитофагия (Carinera, 2001).

Microtechnites bractatus – один из немногих видов трибы Halticini, имеющий поливольтинный сезонный цикл. Так, в Южной Каролине (США) клопы этого вида образуют 5 или 6 поколений за год, в Вирджинии – 5, в Нью-Джерси – 3 (Day, Saunders, 1990; Wheeler, 2000a). Обычно поколения перекрываются, а имаго и личинок разных возрастов, относящихся к разным поколениям, можно встретить одновременно в течение всего теплого сезона. Продолжительность развития одного поколения в Вирджинии составляет около месяца, при этом температура выше 32 °C неблагоприятна для всех стадий развития *M. bractatus*. Зимуют яйца. Личинки отрождаются в апреле. Во Флориде взрослые клопы встречаются в течение всего года, отсутствуя лишь в декабре. Теплые зимы этого региона благоприятствуют круглогодичной активности клопов (Day, Saunders, 1990; Carinera, 2001). Такой сезонный цикл подтверждают и данные этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род **LABOPS** Burmeister, 1835

Labops burmeisteri Stål, 1858.

Голарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Якутии – потенциальный вредитель злаковых трав (Poaceae) (Винокуров и др., 2010). Заселяет сухие луга, степи, горные тундры (Винокуров, Канюкова, 1995).

Сведений о сезонном развитии нет, хотя данные этикеток музейных коллекций дают основания полагать, что, как и у большинства представителей трибы, у *L. burmeisteri* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Labops hesperius Uhler, 1872.

Аборигенный североамериканский вид, распространен от Британской Колумбии, Онтарио и Квебека (Канада) на севере до Калифорнии и Нью-Мексико (США) на юге (Wheeler, 2000a; Schuh, 2021).

Вид собирали как на разных злаках (Poaceae), так и на древесных породах (ивы *Salix* sp., можжевельник *Juniperus* sp.) (Schuh, 2021).

Подробно исследован в штате Орегон (Корваллис, 44° с. ш., 123° з. д.). Сезонный цикл моновольтинный (см. табл. 1; Schuh, 2021). В конце марта из перезимовавших

яиц отрождаются личинки (Todd, Kamm, 1974), их развитие продолжается около 4 недель (Higgins et al., 1977). Прокальвая ткани растений при питании, личинки вызывают пожелтение листьев, что типично для хальтицид (Ling et al., 1985). Первые имаго окрыляются в конце апреля, массово это происходит на две недели позже. Преовипозиционный период занимает около двух недель. Яйца зимуют в состоянии диапаузы, формирующейся на поздних стадиях эмбриогенеза. В году всегда завершается только одно поколение. Таким образом, активная жизнедеятельность клопов занимает около трех летних месяцев, тогда как диапауза продолжается более 9 месяцев. В экспериментальных условиях показано, что для терминации эмбриональной диапаузы необходимо воздействие низких положительных температур (от 3 до 9 °С) в течение не менее чем 60 дней с последующей двухнедельной инкубацией яиц при температуре 15 °С. Влияние длины дня на фоне пониженной температуры незначительно проявляется в ускорении процесса прекращения диапаузы (Fuxa, Kamm, 1976b).

Labops hesperius свойствен крыловой полиморфизм. Самцы исследованной популяции из Орегона в основном длиннокрылые, самки в большинстве короткокрылые (доля длиннокрылых особей среди них не превышает 4 %). Длиннокрылые самки созревают позже короткокрылых в среднем на 3 недели, что, вероятно, связано с морфологической и физиологической подготовкой к их будущей миграционной активности (Fuxa, Kamm, 1976a).

Labops sahlbergi (Fallén, 1829).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Потенциальный вредитель культурных и злаковых (Poaceae) трав. Обычен на тимофеевке (*Phleum* sp.).

Сведений о сезонном развитии нет, но, судя по данным этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что, как и у большинства представителей трибы, у *L. sahlbergi* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется только одно поколение в год.

Самцы полнокрылые, самки могут быть как полнокрылыми, так и короткокрылыми (Асанова, Искаков, 1977).

Род ORTHOCEPHALUS Fieber, 1858

Orthocephalus bivittatus Fieber, 1864.

Ареал западно-центральнопалеарктический (Винокуров и др., 2010; Namyatova, 2020; Schuh, 2021).

Клопы питаются на полынях (*Artemisia* spp.) и других астровых (Asteraceae) (Винокуров, Канюкова, 1995; Schuh, 2021).

Сезонный цикл изучен в Казахстане. Зимуют яйца. Клопы массово окрыляются в июне и встречаются на житняке (*Agropyron* sp.), костре (*Bromus* sp.) и люцерне (*Medicago* sp.), в августе обычно исчезают. В году развивается только одно поколение (Асанова, Искаков, 1977). Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций о сборе имаго (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы полнокрылые, самки короткокрылые, редко полнокрылые (Namyatova, Konstantinov, 2009).

Orthocephalus coriaceus (Fabricius, 1777).

Распространен в Западной и Центральной Европе (Schuh, 2021), Киргизии; недавно был найден в Тунисе (Namyatova, Konstantinov, 2009; Namyatova, 2020). Непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку (Wheeler, 1985).

Населяет открытые сухие песчаные ландшафты. Питается растениями из семейства астровых (Asteraceae). В Швеции обычен на *Achillea millefolium* и *Tanacetum vulgare* (Kullenberg, 1944). Южнее круг кормовых растений значительно расширяется (Namyatova, Konstantinov, 2009; Schuh, 2021). В Северной Америке часто заселяют рудеральную растительность (Wheeler, 1985).

Зимуют диапаузирующие яйца, отложенные самками в среднюю и нижнюю части стеблей растений. В Англии и Швеции имаго окрыляются во второй половине июня и встречаются вплоть до августа (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959). В Пенсильвании (США) личинки начинают отрождаться в конце апреля, имаго появляются в конце мая и обычно встречаются до конца июня. Самцы отмирают обычно раньше самок (Wheeler, 1985). Таким образом, вид сохраняет моновольтинный сезонный цикл и в нативном, и во вторичном ареалах (см. табл. 1; Schuh, 2021). Различия в сроках появления в природе отдельных стадий развития определяются особенностями местного климата.

Крыловой диморфизм проявляется у особей обоих полов (Southwood, Leston, 1959).

Orthocephalus saltator (Hahn, 1835).

Ареал западно-центральнопалеарктический. Завезен в Северную Америку (Wheeler, 1985; Henry, Kelton, 1986; Винокуров и др., 2010; Namyatova, 2020; Schuh, 2021).

Широкий полифаг, встречается на растениях семейств Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae, Poaceae, Rosaceae и Salicaceae (Namyatova, Konstantinov, 2009; Schuh, 2021).

Сезонное развитие исследовано в Англии. Зимуют яйца. В начале июля окрыляются имаго, которые обычно доживают до начала сентября. Завершает одно поколение в году. Судя по материалам музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), имаго в более южных регионах находили и в апреле–мае, но, вероятно, и там реализуется только одно поколение в год.

Самцы всегда полнокрылые, самки короткокрылые, редко длиннокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Род **STRONGYLOCORIS** Blanchard, 1840

Strongylocoris leucocephalus (Linnaeus, 1758).

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

Клопы обычны на травянистых растениях (*Galium*, *Vicia*, *Urtica*, *Campanula* и многих других) из разных семейств.

В Англии личинок находили с начала мая, имаго обычны с начала июня до августа. Отложив зимующие яйца, имаго постепенно отмирают. Всегда развивается одно поколение в год (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Подобный сезонный цикл свойствен и другому виду рода *Strongylocoris* – *S. luridus* (Fallén, 1807) (см. табл. 1; Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

Триба ORTHOTYLINI Van Duzee, 1916 (1865)

Триба Orthotylini, по современным представлениям, включает около 260 видов, считающихся примерно 37 родов в фауне Палеарктики и 57 родов в неарктической фауне (Cassis, Schuh, 2012).

Род BLEPHARIDOPTERUS Kolenati, 1845

Blepharidopterus angulatus (Fallén, 1807) (black-kneed capsid).

Ареал транспалеарктический. Завезен в Северную Африку (Драполюк, 2017) и Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Blepharidopterus angulatus – зоофитофаг, широкий полифаг. Нападает на мелких насекомых, в основном из отряда Homoptera, питается также яйцами и гусеницами чешуекрылых (Lepidoptera), охотится на паутиных клещей (Tetranychidae). Считается основным истребителем красного плодового клещика *Panonychus ulmi* (Huffaker et al., 1970; Austreng, Sømme, 1980; Wheeler, 2000b). Обнаружено, что каждый самец *B. angulatus* в течение личиночного развития уничтожает до 1500 особей паутиных клещей, самки – вдвое больше. Клещи широко распространены не только в яблоневых садах, но встречаются и на многих дикорастущих древесных породах (вязе, ольхе, березе, липе), редко – на разнотравье (Southwood, Leston, 1959; Драполюк, 2017; Schuh, 2021).

Моновольгинный сезонный цикл *B. angulatus* исследован в Англии (Southwood, Leston, 1959; Muir, 1966) и Швеции (Austreng, Sømme, 1980). Самки откладывают яйца поодиночке в тонкие одногодичные или двухгодичные ветви, что причиняет вред растению, вызывая образование характерных наростов. В Англии сезон откладки яиц продолжается с конца июля по октябрь. Яйца зимуют. Отрождение личинок происходит с середины мая следующего года до конца июля или начала августа. Личинки линяют на имаго примерно через 5 недель. Имаго встречаются с конца июня по октябрь. Самцы живут 3–4 недели, самки – вдвое дольше. Такой сезонный цикл подтверждается и сведениями из музейных коллекций для разных регионов (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Результаты лабораторных исследований (Muir, 1966) показали, что терминация зимней эмбриональной диапаузы происходит в течение 14–16 недель при низких температурах (+4.4 и +7.2 °C). Расчетное значение нижнего температурного порога отрождения личинок в этом случае составило 4.7 °C, и при достижении суммы эффективных температур в 409 гр.-дн. выше этого порога в лабораторных условиях отрождались первые личинки. В другом эксперименте 50 % личинок вылуплялось из яиц при накоплении суммы эффективных температур в 727 гр.-дн., а расчетное значение нижнего температурного порога отрождения личинок оказалось близким к 3.4 °C.

Для проверки возможности использования лабораторных данных для прогноза фенологии *B. angulatus* в течение 7 лет фиксировали сроки появления первых личинок в полевых экспериментах в Англии (Кент, 51°12' с. ш., 0°42' в. д.). Результаты наблюдений подтвердили более высокую вероятность оправдания прогноза на основе значения нижнего температурного порога 4.7 °С, полученного в лабораторных экспериментах (Muir, 1966).

Самцы представлены двумя морфологическими формами. Более распространенная из них – *angulatus*, особи которой отличаются удлинненными антеннами и задними голеними. У особой формы *brevicornis* антенны и задние голени короче, встречается эта форма реже и только в больших выборках *B. angulatus* (Southwood, Leston, 1959).

Род CYLLECORIS Hahn, 1834

Cyllecoris histrionius (Linnaeus, 1767).

Европейский вид; завезен в Сибирь (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Обитает на различных видах дубов (*Quercus* spp.) (Southwood, Leston, 1959). Личинки и взрослые клопы питаются на нераспустившихся сережках и молодых желудях. Для имаго характерна фитозоофагия. Клопы охотятся на мелких насекомых, в основном из отряда Homoptera, активно уничтожают гусениц зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* (L.)), а также различных обитателей галлов, развивающихся на листьях дуба (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959; Драполок, 2017).

По наблюдениям в Англии, зимуют яйца. Личинки отрождаются в середине мая. Первые имаго окрыляются в начале июня. Отдельные особи доживают до сентября, но встречаются редко уже в конце июля (см. табл. 1; Schuh, 2021). Клопы завершают одно поколение в год (Southwood, Leston, 1959). Моновольгинизм отмечен и в Азербайджане (Драполок, 2017).

Род CYRTORRHINUS Fieber, 1858

Cyrtorrhinus caricis (Fallén, 1807).

Голарктический вид, на Кавказе известен только из Азербайджана (Винокуров и др., 2010; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

Обитает на болотных растениях семейства осоковых (Cyperaceae) (Винокуров, Каныкова, 1995), хотя отмечен и на других растениях (Schuh, 2021). Хищники, основная добыча – яйца разных видов Homoptera (Southwood, Leston, 1959).

В Англии личинки отрождаются в конце мая или в начале июня. Имаго окрыляются в июле и встречаются до октября; таким образом, реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

Род EXCENTRICUS Reuter, 1878

Excentricus planicornis (Herrich-Schäffer, 1836).

Транспалеарктический вид (Винокуров и др., 2010; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

Фитофаг. Обитает на розоцветных (*Rosa acicularis*, *R. myriacantha* и др.), в том числе на боярышнике (*Crataegus* sp.). В Иране отмечен на раkitнике (*Cytisus* sp.) (Linnavuori, 2007).

На Кавказе личинки встречаются в июне (Драполюк, 2017). Подробных сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что, как и у большинства представителей трибы, у *E. planicornis* зимовка проходит на стадии яйца. Таким образом, завершается одно поколение в год.

Род **GLOBICEPS** Lepelletier et Serville, 1825

Globiceps flavomaculatus (Fabricius, 1794).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири тяготеет к влажным биотопам, часто под пологом леса (Винокуров, Канюкова, 1995). На Кавказе отмечен на розоцветных, часто на боярышнике (*Crataegus* sp.), мушмуле японской *Eriobotrya japonica*, алыче *Prunus cerasifera* (Гидаятв, 1965). Фитозоофаг. Личинки младших возрастов питаются на растениях, предпочитая бобовые; личинки старших возрастов и имаго охотятся на тлей.

В Англии дает одно поколение в год. Имаго встречаются с июня по сентябрь. Самки откладывают яйца в трещины коры старых деревьев и кустарников (слива, терн) (Southwood, Leston, 1959). Такой сезонный цикл с наиболее вероятной зимовкой на эмбриональной стадии подтверждается и сведениями из музейных коллекций о сборе имаго в разных регионах (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы всегда полнокрылые, самки обычно короткокрылые, редко полнокрылые.

Род **НЕТЕРОТОМА** Lepelletier et Serville, 1825

Heterotoma merioptera (Scopoli, 1763).

Распространен в Европе, отмечен также в Турции, Израиле и Ираке (Kerzhner, Josifov, 1999; Kment, Bryja, 2006; Schuh, 2021).

Вид – широкий полифаг. Встречается на крапиве (*Urtica* sp.), различных кустарниках и деревьях. Часто высасывает сок из почек и незрелых плодов. В Чехии отмечен на 19 видах растений 12 семейств (Kment, Bryja, 2006). И личинки, и имаго питаются тлями и другими мелкими насекомыми.

Моновольгинный вид, всегда дает только одно поколение в год. Зимуют яйца (см. табл. 1; Schuh, 2021). В Англии личинки отрождаются в конце мая или начале июня. Имаго окрыляются во второй половине июля; отдельные особи встречаются до октября (Southwood, Leston, 1959).

Heterotoma planicornis (Pallas, 1772).

Распространен в Европе, непреднамеренно интродуцирован в Северную Америку и на Гавайские острова (Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Зоофитофаг. Широкий полифаг. Личинки питаются на растениях 11 видов из 7 семейств и потребляют в пищу мелких насекомых и их яйца, а также незрелые плоды различных растений (Kment, Bryja, 2006).

По наблюдениям в Чехии, первые имаго появляются в третьей декаде июня, первый пик численности имаго приурочен ко второй декаде июля, следующий – ко второй декаде августа, после чего численность взрослых особей начинает постепенно сокращаться, и к концу сентября имаго полностью исчезают (Kment, Bryja, 2006). Несмотря на это указание о пиках численности имаго, сезонный цикл, вероятно, моновольтинный с зимовкой на эмбриональной стадии (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род *Mecomma* Fieber, 1858

Mecomma ambulans (Fallén, 1807).

Транспалеарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири обычен на сырых лугах и под пологом леса на тростнике (*Phragmites australis*), камыше (*Scirpus* sp.) и рогозе (*Typha* sp.) (Винокуров, Канюкова, 1995), а в Англии чаще по опушкам леса и на полянах (Southwood, Leston, 1959).

Зимуют яйца. Личинки отрождаются во второй половине мая и обычно держатся на нижней части кормовых растений. Имаго встречаются с конца июня до начала сентября. В год, вероятно, реализуется одно поколение (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Самцы всегда полнокрылые, самки обычно короткокрылые, но в более северных и горных регионах иногда встречаются особи с крыльями промежуточной длины (Southwood, Leston, 1959).

Mecomma dispar (Boheman, 1852).

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Полифаг (Драполок, 2017). Встречается преимущественно в лесной зоне на болотах между дерновинами злаков (Poaceae) и осок (*Carex* sp.) и в горах на лугах (Азербайджан, с. Истису, 2225 м над ур. м.) (Гидаятв, 1971).

Имаго часто отмечали в больших количествах, особенно в июне и июле (Гидаятв, 1971). Других сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что у *M. dispar* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

Самцы полнокрылые; самки обычно короткокрылые, но изредка встречаются и полнокрылые особи (Southwood, Leston, 1959).

Род *Orthotylus* Fieber, 1858

Orthotylus bilineatus (Fallén, 1807).

Транспалеарктический вид, обитает главным образом в лесной зоне (Yasunaga, 1999; Schuh, 2021).

Питается преимущественно на осинах, ивах и тополях (Salicaceae) (Southwood, Leston, 1959; Yasunaga, 1999; Драполок, 2017).

Сезонное развитие изучено на Кавказе и в Англии, и фенологические сроки во многом совпадают. Зимуют яйца. Личинки отрождаются с конца июня, имаго окрыляются со второй половины июля и встречаются до середины или конца августа. По всему ареалу реализуется одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1972; Драполок, 2017; Schuh, 2021).

***Orthotylus flavosparsus* C. R. Sahlberg, 1841** (зеленый свекловичный клопик).

Голарктический вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Зарегистрирован на многих видах растений (Schuh, 2021). Вредитель и переносчик вируса мозаичной болезни свеклы (Пучков, 1972). На Кавказе цикл развития связан только с дикорастущими маревыми (*Chenopodioideae: Chenopodium* sp., *Atriplex* sp. и др.) (Драполок, 2017).

В разных регионах за год завершается до 4 или 5 поколений (Пучков, 1972). Личинки появляются в конце апреля или начале мая и встречаются до сентября (Пучков, 1972; Драполок, 2017). В Англии отмечено развитие только двух поколений в год; имаго первого окрыляются в середине–конце июня, второго – в конце августа, хотя личинки часто встречаются и в сентябре (Southwood, Leston, 1959). На о. Хоккайдо в Японии также дает 2 поколения в год. Имаго первого поколения появляются в июне, второго – в сентябре (Yasunaga, 1999). Зимующие яйца, как и все клопы-слепняки, *O. flavosparsus* откладывает в стебли растений. В Казахстане дает 3 поколения в год (Асанова, Исакаев, 1977). В разных частях ареала имаго регистрировали практически в течение всего года (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Orthotylus interpositus* Schmidt, 1938.**

Европейско-сибирский вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Питается на ивах (*Salix* spp.), иногда прилетает на светоловушки (Yasunaga, 1999; Schuh, 2021).

Сведений о сезонном развитии практически нет кроме сообщения о том, что в Японии личинки старших возрастов появляются в середине июля (Yasunaga, 1999). Данные этикеток коллекционных экземпляров (см. табл. 1; Schuh, 2021) дают основание предположить, что у *O. interpositus* зимовка проходит на стадии яйца и по всему ареалу реализуется одно поколение в год.

***Orthotylus marginalis* Reuter, 1883.**

Европейско-сибирский вид; завезен в Северную Америку (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Зоофитофаг, питается листоблошками, тлями и другими насекомыми, а также паутинными клещами. Дендробионт, обычен на ивах, ольхе, липе, березе и других древесных породах (Пучков, 1972). В Англии встречается на яблонях, реже – на смородине и терне.

Зимуют яйца. Личинки отрождаются в конце апреля или в начале мая. Имаго окрыляются с середины июня, и отдельные взрослые особи доживают даже до конца августа. Завершается одно поколение в год (см. табл. 1; Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

В Швейцарии *O. marginalis* обитает в основном на яблонях. Зимуют яйца. Весной отрождаются личинки и как все травяные клопы проходят 5 личиночных возрастов. В лабораторных условиях установлены нижние температурные пороги развития (\pm S.E.) для яиц (9.2 ± 0.13 °C) и личинок разных возрастов (L_2 : 11.0 ± 0.66 °C; L_3 : 10.7 ± 0.17 °C; L_4 : 10.8 ± 0.20 °C и L_5 : 10.7 ± 0.17 °C), рассчитаны суммы эффективных температур с учетом нижнего температурного порога каждой стадии развития и многие другие показатели. На основе этих данных проанализирована фенология развития популяции в природных условиях (Schaub, Baumgartner, 1989).

***Orthotylus pallens* (Matsumura, 1911).**

Распространен на юге Дальнего Востока России (Сахалин, Курильские острова) и в Японии (Yasunaga, 1999; Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Имаго и личинки старшего возраста нападают на личинок чешуекрылых (Lepidoptera) и двукрылых (Diptera) (Yasunaga, 1999).

Моновольтинный вид. Имаго окрыляются в конце июня и откладывают яйца в молодые побеги ив (*Salix* spp.), где и протекает их зимовка (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Orthotylus parvulus* Reuter, 1879.**

Евразийский степной вид (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Живет на солончаках на маревых (Chenopodiaceae) (Кержнер, 1988; Винокуров, Каныкова, 1995).

Сведений о сезонном развитии вида нет, но, судя по данным музейных коллекций (см. табл. 1; Schuh, 2021), можно предположить, что у *O. parvulus* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все изученные виды трибы Halticini – фитофаги с широким спектром кормовых растений, всем им свойствен крыловой полиморфизм: самцы – полнокрылые, самки, как правило, короткокрылые. Анализ литературы и онлайн-базы данных (см. табл. 1; Schuh, 2021) свидетельствует о большом сходстве моделей сезонного развития представителей трибы Halticini. Из 12 видов, проанализированных в данном обзоре, 11 имеют моновольтинный сезонный цикл с зимовкой на эмбриональной стадии. В любой точке ареала популяции этих видов всегда завершают только одно поколение в год. Характер сезонного развития сохраняется и при проникновении клопов за пределы своего первичного ареала. Преодолевая географические барьеры (например, в процессе инвазии – естественным путем либо будучи непреднамеренно или в результате интродукции занесены человеком), клопы попадают в новые для них климатические условия, но это не сопровождается принципиальной трансформацией сезонного цикла, который по структуре остается исходным, адаптированным к прежним условиям существования вида. В качестве примеров такой стабильности сезонного цикла могут служить *Halticus apterus* и *Orthocephalus coriaceus* (оба вида непреднамеренно интродуцированы из Евразии в Северную Америку). В подобных случаях моновольтинизм можно рассматривать как видовой признак и считать облигатным.

Особняком в трибе Halticini стоит распространенный от Канады до Аргентины *Microtechnites bractatus* – представитель единственного рода, все виды которого населяют только Западное полушарие. Географические популяции *M. bractatus* в зависимости от климатических условий способны завершать разное число поколений за год. Кроме того, в отличие от всех видов рода *Halticus*, характеризующихся исключительной фитофагией, *M. bractatus* – зоофитофаг.

О сезонном развитии видов рода *Labops* сведений пока очень мало, хотя данные этикеток имаго в музейных коллекциях дают основания полагать, что, как и у большинства представителей трибы, у видов рода *Labops* зимовка проходит на стадии яйца и реализуется одно поколение в год.

Виды второй трибы (Orthotylini), так же как виды трибы Halticini, в большинстве случаев имеют сходную модель сезонного развития. Все изученные представители этой трибы, за исключением одного (*Orthotylus flavosparsus*), независимо от географического распространения имеют моновольтинный сезонный цикл. Даже в регионах с теплым и продолжительным летним сезоном, где сумма эффективных температур достаточна для развития нескольких поколений в год, они всегда завершают только одно поколение. В отличие от видов трибы Halticini, все виды Orthotylini зоофитофаги и, таким образом, представляют несомненный интерес как потенциальные агенты биологического контроля численности вредных видов.

Так же, как и у хальтицин, среди ортотилин один вид резко отличается по экологическим характеристикам от остальных: *Orthotylus flavosparsus* – фитофаг с поливольтинным сезонным циклом. В разных регионах клопы этого вида завершают от 1 до 5 поколений с зимовкой на эмбриональной стадии, как это свойственно большинству видов сем. Miridae, и на всех стадиях онтогенеза предпочитают растения подсем. маревых (Chenopodioideae) на протяжении большей части своего обширного ареала, простирающегося от Англии до Японии.

В целом сезонное развитие клопов подсем. Orthotylinae изучено очень слабо, хотя среди них много видов, имеющих большое экономическое значение и инвазионный потенциал. Большинство публикаций по данному таксону посвящено систематике, таксономии, распространению и кормовым связям входящих в него видов. При этом крайне мало работ, в которых анализируют сезонное развитие ортотилин и экспериментально исследуют экологические реакции, управляющие годичным циклом.

Проведенный нами ранее анализ сезонных адаптаций представителей семейства щитников (Heteroptera: Pentatomidae) (Saulich, Musolin, 2018) показал, что даже в пределах этого хорошо изученного таксона реконструкция филогенетических связей с использованием только морфологических признаков не дает оснований предсказывать особенности сезонного развития того или иного вида и тем более его популяции. Лишь в пределах отдельных родов, небольших триб или даже подсемейств у разных видов проявляются сходные комплексы сезонных адаптаций. Тем не менее, знание особенностей экологии вида и его годичного цикла может, вероятно, уточнить и его систематическое положение. Например, *Dybowskyia reticulata* (Dallas, 1851) одни авторы (Винокуров и др., 2010) относят к трибе Tarsini, другие (Гапон, 2008) – к Graphosomatini. По экологическим признакам *D. reticulata* явно ближе к видам, включенным в трибу Graphosomatini. Весьма вероятно, что экологические особенности *O. flavosparsus* станут предпосылкой таксономической ревизии рода *Orthotylus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны А. А. Намятовой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за внимательное прочтение рукописи и критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асанова Р. Б., Искаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Гапон Д. А. 2008. Таксономический обзор мировой фауны клопов-щитников (Heteroptera: Pentatomidae) подсемейств Asopinae и Podopinae. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 27 с.
- Гидаятов Д. А. 1965. К познанию фауны полужесткокрылых слепняков (Miridae, Hemiptera) Большого Кавказа Азербайджана. Материалы научной сессии энтомологов Азербайджанской ССР. Баку: Издательство АН АзССР, с. 3.
- Гидаятов Д. А. 1971. Новые для фауны Азербайджана виды полужесткокрылых (Hemiptera) районов Малого Кавказа. Известия АН Азербайджанской ССР. Серия биологических наук 4: 85–90.
- Драполок И. С. 2017. Клопы-слепняки трибы Orthotylini (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae) Кавказа. Кавказский энтомологический бюллетень 13 (1): 23–31. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29752093>
- Кержнер И. М. 1988. 21. Сем. Miridae. В кн.: А. С. Лелей (отв. ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2. Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука, с. 778–857.
- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – Полужесткокрылые. В кн.: Крыжановский О. Л., Данциг Е. М. (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2019. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Вгусогинае. Энтомологическое обозрение. 98 (2): 281–301. doi: 10.1134/S0367144519020047
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2020. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini. Энтомологическое обозрение 99 (1): 7–38. doi: 10.31857/S0367144520010013
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2021. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Stenodemini. Энтомологическое обозрение 100 (1): 14–33. doi: 10.31857/S0367144521010020
- Austreng M. P., Sømme L. 1980. The fauna of predatory bugs (Heteroptera, Miridae and Anthocoridae) in Norwegian apple orchards. Fauna Norvegica, Ser. B (Norwegian Journal of Entomology) 27 (1/2): 3–8.
- Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London, Great Britain: Witherby, 682 p.
- Capinera J. 2001. Handbook of Vegetable Pests. New York, New York, U. S. A.: Academic Press, 729 p.
- Cassis G., Schuh R. T. 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). Annual Review of Entomology 57: 377–404. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-121510-133533>
- Day W. H., Saunders L. B. 1990. Abundance of the garden fleahopper (Hemiptera: Miridae) on alfalfa and parasitism by *Leiophron uniformis* (Gahan) (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Economic Entomology 83 (1): 101–106. <https://doi.org/10.1093/jee/83.1.101>
- Fuxa J. R., Kamm J. A. 1976a. Dispersal of *Labops hesperius* on Rangeland. Annals of the Entomological Society of America 69 (5): 891–893.
- Fuxa J. R., Kamm J. A. 1976b. Effects of temperature and photoperiod on the egg diapause of *Labops hesperius* Uhler. Environmental Entomology 5 (3): 505–507.
- Henry T. J. 2017. Biodiversity of Heteroptera. In: R. G. Foottit, P. H. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. 2nd Edn. Oxford, U. K.: Wiley-Blackwell, p. 279–335.

- Henry T. J., Kelton L. A. 1986. *Orthocephalus saltator* (Hahn) (Heteroptera: Miridae): corrections of misidentifications and the first authentic report for North America. *Journal of the New York Entomological Society* **94**: 51–55.
- Henry T. J., Wheeler A. G. Jr. 1988. Family Miridae Hahn, 1833. The plant bugs. In: T. J. Henry, R. C. Froeschner (eds). *Catalogue of the Heteroptera, or True Bugs, of Canada and the Continental United States*. Leiden, The Netherlands: E. J. Brill, p. 251–507.
- Higgins K. M., Bowns J. E., Haws B. A. 1977. The black grass bug (*Labops hesperius* Uhler): its effect on several native and introduced grasses. *Journal of Range Management* **30**: 380–384.
- Huffaker C. B., van de Vrie M., McMurtry J. A. 1970. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: a review II. Tetranychid populations and their possible control by predators: an evaluation. *Hilgardia* **40** (11): 391–458.
- Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 3. Cimicomorpha II*. Amsterdam, The Netherlands: The Netherlands Entomology Society, 577 p.
- Kment P., Bryja J. 2006. Revised occurrence of *Heterotoma* species (Heteroptera: Miridae) in the Czech Republic and Slovakia with remarks on nomenclature, diagnostic characters and ecology. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno)* **91** (7): 7–52.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. B., Cassis G. 2018. A synopsis of the bryocorine tribes (Heteroptera: Miridae: Bryocorinae): key, diagnoses, hosts and distributional patterns. *Invertebrate Systematics* **32** (4): 866–891. <https://doi.org/10.1071/IS17087>
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska bidrag fran Uppsala* **23**: 1–522.
- Ling Y. H., Campbell W. F., Haws B. A., Asay K. H. 1985. Scanning electron microscope (SEM) studies of morphology of range grasses in relation to feeding by *Labops hesperius*. *Crop Science* **25**: 327–332.
- Linnavuori R. E. 2007. Studies on the Miridae (Heteroptera) of Gilan and the adjacent provinces in northern Iran. II. List of species. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **47**: 17–56.
- Muir R. C. 1966. The effect of temperature on development and hatching of the egg of *Blepharidopterus angulatus* (Fall.) (Heteroptera, Miridae). *Bulletin of Entomological Research* **57**: 61–67.
- Namyatova A. A. 2020. Climatic niche comparison between closely related trans-Palaearctic species of the genus *Orthocephalus* (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). *PeerJ* **8**: e10517. <http://doi.org/10.7717/peerj.10517>
- Namyatova A., Konstantinov F. 2009. Revision of the genus *Orthocephalus* Fieber, 1858 (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). *Zootaxa* **2316**: 1–118.
- Namyatova A. A., Konstantinov F. V., Cassis G. 2016. Phylogeny and systematics of the subfamily Bryocorinae based on morphology with emphasis on the tribe Dicyphini sensu Schuh. *Systematic Entomology* **41** (1): 3–40. <https://doi.org/10.1111/syen.12140>
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. 2018. Seasonal cycles of Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 565–607.
- Schaub L. P., Baumgartner J. U. 1989. Significance of mortality and temperature on the phenology of *Orthotylinus marginalis* (Heteroptera: Miridae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **62** (3–4): 235–245.
- Schuh R. T. 2021. On-line Species Pages of Heteroptera (Insecta). [URL: <http://research.amnh.org/pbi/species>] (дата обращения: 08 мая 2021 г.).
- Schuh R. T., Slater J. A. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, 338 p.
- Schuh R. T., Weirauch C. 2020. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. 2nd edn. Manchester, U. K.: Siri Scientific Press, 768 p. + 32 pl. (Monographs Series, vol. 8).
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Tatarnic N. J., Cassis G. 2012. The Halticini of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae): generic reclassification, phylogeny, and host plant associations. *Zoological Journal of the Linnean Society* **164** (3): 558–658. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00770.x>
- Todd O. G., Kamm J. A. 1974. Biology and impact of a grass bug *Labops hesperius* Uhler in Oregon rangeland. *Journal of Range Management* **27** (6): 453–458.
- Wheeler A. G. 1985. Seasonal history, host plants, and nymphal descriptions of *Orthocephalus coriaceus*, a plant bug pest of herb garden composites (Hemiptera: Miridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **87**: 85–93.
- Wheeler A. G. Jr. 2000a. Plant bugs (Miridae) as plant pests. In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 37–83.

- Wheeler A. G. Jr. 2000b. Predacious plant bugs (Miridae). In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). Heteroptera of Economic Importance. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 657–693.
- Wheeler A. G. Jr. 2001. Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, 507 p.
- Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1992. A Synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, Biology and Origin, with Emphasis on North America. Lanham, Maryland, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p. (Thomas Say Foundation Monographs, vol. 15).
- Yasunaga T. 1999. The plant bug tribe Orthotylini in Japan (Heteroptera: Miridae: Orthotylinae). Tijdschrift voor Entomologie **142**: 143–183.

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE): SUBFAMILY ORTHOTYLINAE, TRIBES HALTICINI AND ORTHOTYLINI

D. L. Musolin, A. Kh. Saulich

Key words: biological control, day length, diapause, nymphal development, seasonal development, photoperiod, seasonal polymorphism, plant protection, true bugs, voltinism.

S U M M A R Y

The paper reviews the available data on seasonal development of the most studied species of subfamily Orthotylinae inhabiting the Palaearctic and Nearctic regions and included into two (Halticini and Orthotylini) of the six tribes of this subfamily. All 12 species of the tribe Halticini studied to date and included into this review are phytophagous with a wide range of food plants; all of them are characterized by wing polymorphism (males are long-winged; females, as a rule, are short-winged). Of these 12 species, 11 have a univoltine seasonal cycle and overwinter at the embryonic stage. When species with a univoltine seasonal cycle penetrate beyond their native range, their pattern of seasonal development remains close to the original one adapted to the environmental conditions of the species' native range. *Microtechnites bractatus* stands apart in the tribe Halticini because it represents the only genus in this tribe, all species of which inhabit only the Western Hemisphere, have a multivoltine seasonal cycle and are zoophytophagous. Almost all species of the tribe Orthotylini, regardless of their geographical distribution, have a univoltine seasonal cycle and are zoophytophagous. The exception is *Orthotylus flavosparsus*, which has a multivoltine seasonal cycle and is phytophagous preferring plants of the subfamily Chenopodioidae throughout most of its Holarctic range. The analysis of the data indicates that the seasonal development of Orthotylinae is poorly understood, although among them there are many species that have great economic importance and invasive potential.

УДК 595.728:591.185

ФУНКЦИИ ХОРДОТОНАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ КУЗНЕЧИКОВ (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE)

© 2021 г. Р. Д. Жантиев,* О. С. Корсуновская**

Кафедра энтомологии биологического факультета
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1–12, Москва, 119234 Россия
*e-mail: zhantiev@mail.ru, **e-mail: korsuno@mail.ru

Поступила в редакцию 10.07.2021 г.

После доработки 28.08.2021 г.

Принята к публикации 28.08.2021 г.

С помощью электрофизиологических методов изучена слуховая и вибрационная чувствительность идентифицированных одиночных слуховых рецепторов кузнечиков. В промежуточном органе выявлены нейроны, реакция которых на виброускорение в значительном частотном диапазоне не зависит от частоты стимула; наряду с ними имеются клетки, демонстрирующие повышенную чувствительность к частотам 0.4–0.8 кГц (на смещение), и (или) 0.1–0.3, 1–1.2 кГц, и 1.4–3 кГц при всех параметрах вибраций. Кроме того, у большинства изученных рецепторов наблюдается зона повышенной чувствительности к высокочастотным вибрациям (1.5–2.5 кГц). У сенсилл слухового гребня выявлена повышенная чувствительность в области 0.1–0.3, 0.4–0.8, 1.0–1.2 и 1.4–2.5 кГц. У одной и той же сенсиллы при восприятии разных параметров вибраций оптимальные частоты могут находиться в разных частотных диапазонах. Такие различия в чувствительности к виброускорению, виброскорости и смещению, а также разные оптимальные частоты у рецепторов промежуточного органа и слухового гребня могут быть обусловлены различиями в размерах, положении и деталях строения сенсилл, их собственными резонансами и реакциями на резонансные колебания участка трахеи, на котором расположены виброрецепторы. Таким образом, хордотональная сенсилла – это бифункциональный механорецептор, который наряду со слуховой чувствительностью может сочетать функции как приемника смещения, так и акселерометра за счет различий в механических свойствах клеток сенсиллы и окружающих ее структур.

Ключевые слова: кузнечики, тимпанальный орган, бифункциональные слуховые рецепторы, вибрационная чувствительность.

DOI: 10.31857/S0367144521030035

Восприятие акустических и вибрационных стимулов играет существенную роль в жизни насекомых. Так, именно звуки и колебания субстрата сигнализируют о приближении хищника. Кроме того, звуковые и вибрационные сигналы используются многими насекомыми в брачном поведении, а хищниками – при поиске жертвы (см., например, обзоры: Жантиев, 1981; Yack, 2016; Virant-Doberlet, 2019). Наиболее развитой вибро-акустической коммуникацией обладают, наряду с цикадовыми (Hemi-

ptera, Auchenorrhyncha), прямокрылые насекомые (Orthoptera) и, в частности, кузнечиковые (Tettigoniidae). Известно, что самка находит поющего на растении самца сначала по звуку, а затем по вибрациям ветки, на которой он сидит (Latimer, Schatral, 1983). В некоторых случаях вибрационные сигналы, распространяющиеся по субстрату, выполняют функцию призывных, например у *Meconema thalassinum* (De Geer, 1773) (Sismondo, 1980), или пре- и посткопуляционных, как у *Silicofera grandis* (Blanchard, 1853) (Korsunovskaya et al., 2020.) Это минимизирует риск нападения хищников, находящихся жертву по издаваемому ею звуку.

Кузнечики воспринимают звук с помощью слуховых (тимпанальных) органов, расположенных в проксимальном отделе передних голеней. Специализированными виброчувствительными органами у насекомых, в том числе у кузнечиковых, являются подколенные хордотональные органы (рис. 1, А). Помимо них вибрации могут воспринимать также рецепторы бедренного и тиббио-тарзального хордотональных органов (см., например, обзор: Field, Matheson, 1998) и кампаниформные сенсиллы (Kuehne, 1982). Однако виброчувствительность этих органов и отдельных рецепторов, как правило, существенно ниже, чем у подколенных органов.

Ранее была предпринята попытка исследовать чувствительность к вибрациям у отдельных хордотональных рецепторов саранчи и кузнечика (Kuehne, 1982; Kalmring et al., 1994, 1996), но авторы не смогли установить, в состав каких виброчувствительных органов они входят.

Наши предварительные результаты, полученные с помощью комбинированных электрофизиологических и морфологических методов (Корсуновская, Жантiev, 2011), показали, что часть рецепторов, отвечающих на вибрации, относится к слуховому органу и является, таким образом, бифункциональной.

В настоящей работе рассматривается чувствительность к звуку и вибрациям одиночных рецепторов тимпанального (слухового) органа кузнечиков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на самцах и самках кузнечиков *Tettigonia cantans* (Fuessly, 1775). В единичных опытах использовали *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758). Насекомых собирали в Москве и ее окрестностях и содержали в лаборатории в кубических садках с размерами 30 × 30 × 30 см. В качестве корма использовали листья травянистых растений (одуванчика, клевера, салата), кусочки фруктов, а также смесь овсяных хлопьев «Геркулес» и гаммаруса.

Электрофизиологическая установка для регистрации активности рецепторов тимпанального органа состояла из изготовленного в лаборатории усилителя биопотенциалов, соединенного с магнитофоном или через аналого-цифровой преобразователь Е-14440 (L-card, Россия) – с персональным компьютером. При необходимости физиологический сигнал фильтровали с помощью низкочастотного фильтра, встроенного в усилитель, чтобы избежать влияния электрических сетей переменного тока. Стимулирующая аппаратура была представлена аналоговым или цифровым (программа SoundGen, DiSoft, Россия) звуковым генератором, широкополосным динамическим громкоговорителем FT 17H Fostex (Япония) и вибростендом 11073 (Robotron Messelektronik «Otto Schoen», ГДР). При использовании виртуального генератора установка включала усилитель Pioneer A-10 (США), соединенный со звуковой картой (UR-12, Япония). Нейронную активность и акустический стимул оцифровывали с помощью программ L-Graph (L-card, Россия) или PowerGraph (DiSoft, Россия). Частота дискретизации составляла 10 кГц. Стимуляцию осуществляли звуковыми или вибрационными посылками длительностью

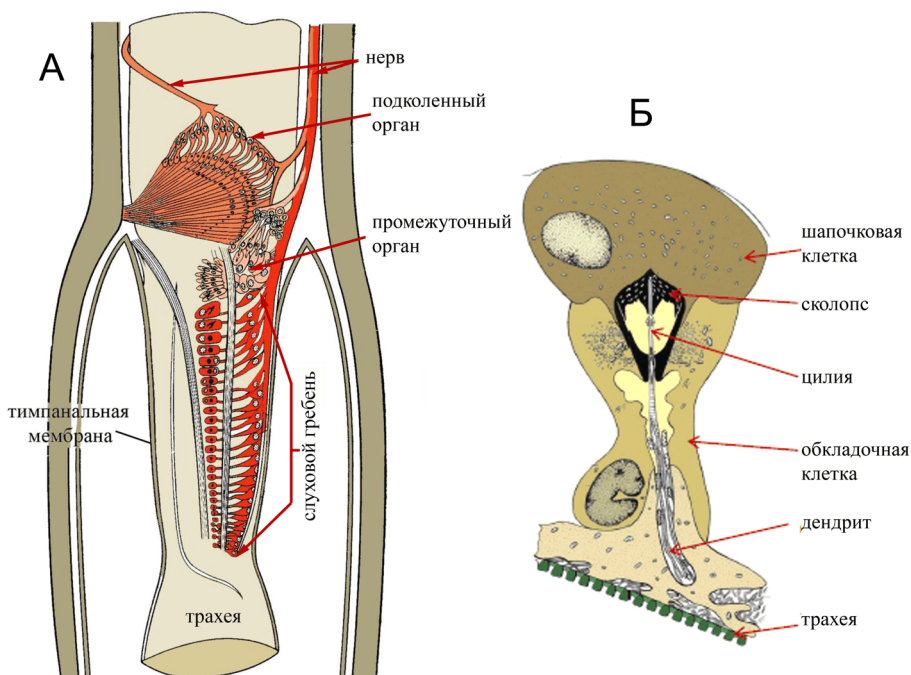


Рис. 1. Схема строения хордотональных органов голени кузнечика *Decticus verrucivorus* (L.) (А) и сенсиллы слухового гребня (Б). По: Schwabe, 1906 (А); Жангиев, 1969 (Б).

40–80 мс со временем нарастания и падения амплитуды 10 мс. Частота предъявления раздражителя составляла 1 с^{-1} . Пороговой интенсивностью стимула считали такую, при которой рецептор отвечал одним импульсом на один из трех последовательных стимулов. Препаратом для изучения реакций рецепторов на вибрационные и акустические раздражители была передняя нога кузнечика, закрепленная так, чтобы бедро составляло с голенью угол в 90° , лапка касалась вибратора, а направление распространения вибрационной волны совпадало с продольной осью голени. Для надежного контакта лапки с вибратором ее 1-й членик приклеивали маленькой каплей смеси воска с канифолью; сочленение лапки с голенью оставалось подвижным, а шипы и шпоры голени не касались вибратора. Угол между лапкой и голенью также составлял 90° . В кутикуле на дорсальной поверхности голени проделывали небольшое отверстие, в которое вводили стеклянный микроэлектрод с кончиком, заполненным 5%-ным водным раствором прижизненного люминесцентного красителя Lucifer Yellow CH, цилиндрическую часть микропипетки заполняли 1.5 М раствором LiCl. Регистрацию импульсной активности рецепторов проводили внутриклеточно. Сопротивление кончика электрода составляло 10–40 МОм. По завершении опыта препарат тимпанального органа помещали на предметный столик люминесцентного микроскопа ML 40 Axioscop (ФРГ) и при необходимости фотографировали. Пороговые значения уровня звукового давления и амплитуды вибраций измеряли в дБ. Для звука 0 дБ соответствовал 0.00002 Н/м^2 , для вибраций – 0.00005 мм/с .

Эксперименты проводили в беззвонной камере при температуре $22\text{--}26^\circ \text{C}$. Для графического представления и статистической обработки результатов использовали пакет программ Origin 6.1.6.

В работе содержатся результаты изучения 66 рецепторов.

Слуховой орган кузнечиков состоит из двух отделов: промежуточного органа (*pars intermedia*) и слухового гребня (*crista acustica*) (см. рис. 1, А). Сенсиллы первого из них значительно меньше сенсилл слухового гребня, к которому они примыкают, и лежат на трахее веерообразно, часть из них присоединена к кутикуле голени шапочковыми клетками. Как ранее было показано (Жантиев, 1971; Жантиев, Корсуновская, 1978), промежуточный орган воспринимает звуки в низкочастотном диапазоне от 1 до 12–14 кГц, причем чувствительность его рецепторов невелика: минимальные пороги реакции на звуки оптимальных частот не опускались ниже 60 дБ.

Сенсиллы слухового гребня (рис. 1, Б) расположены на трахее, их шапочковые клетки покрыты текториальной мембраной и не причленяются к кутикуле голени. Тела рецепторных клеток расположены в небольшом углублении между трахеей голени и тимпанальной мембраной, их аксоны образуют тимпанальный нерв, направляющийся в бедро, а затем, через вертлуг и тазик, в первый грудной ганглий. Слуховой гребень образован более чувствительными к звуку элементами. Для него характерна тонопическая организация (Жантиев, Корсуновская, 1978; Oldfield, 1982, 1985; Stoelting, Stumpner, 1998): проксимальные сенсиллы *crista acustica* наиболее чувствительны к низкочастотным звукам, дистальные – к ультразвуку, а средние – к звукам промежуточных частот.

Различий в реакциях на стимулы между самцами и самками *T. cantans* нами обнаружено не было.

Частотные характеристики реакций сенсилл промежуточного органа на звуковые и вибрационные стимулы

Изученные нами рецепторы реагировали на звук в диапазоне 1–12 (реже 14 кГц), а их оптимальные частоты составляли 5–7 кГц.

Частотные характеристики ответов на вибрационные стимулы рецепторов промежуточного органа можно условно разделить на 3 группы (рис. 2). Первая характеризовалась тем, что реакция на ускорение (рис. 2, А, Б, 1) была максимальна на низких частотах (в наших опытах на 0.1–0.2 кГц), а затем с ростом частоты стимула она постепенно падала вплоть до 0.8 кГц, после чего либо сохранялась на относительно постоянном уровне, либо продолжала снижаться. В то же время чувствительность этих рецепторов к смещению (рис. 2, А, Б, 3) росла во всем исследованном диапазоне, а к скорости в диапазоне 0.06–0.2 мм/с оставалась на примерно постоянном уровне (рис. 2, А, Б, 2).

Ко второй группе (рис. 2, В, Г) относятся частотно-пороговые кривые реакций, которые характеризуются минимальными значениями пороговых ускорений в низкочастотном диапазоне. У таких кривых в полосе 0.2–0.8 кГц может быть выражен дополнительный минимум на 0.4–0.8 кГц на все параметры вибраций (рис. 2, В, 1–3) либо только при реакциях на смещение (рис. 2, Г, 3).

Графики третьей группы демонстрируют повышение чувствительности рецепторов ко всем параметрам вибраций с ростом их частоты. При этом на частотно-пороговых кривых выделяется несколько минимумов: в области 0.6–0.8 или 1–1.2 кГц и 1.4–3 кГц. На рис. 2, Д приведены частотно-пороговые кривые реакций рецепторов на смещение.

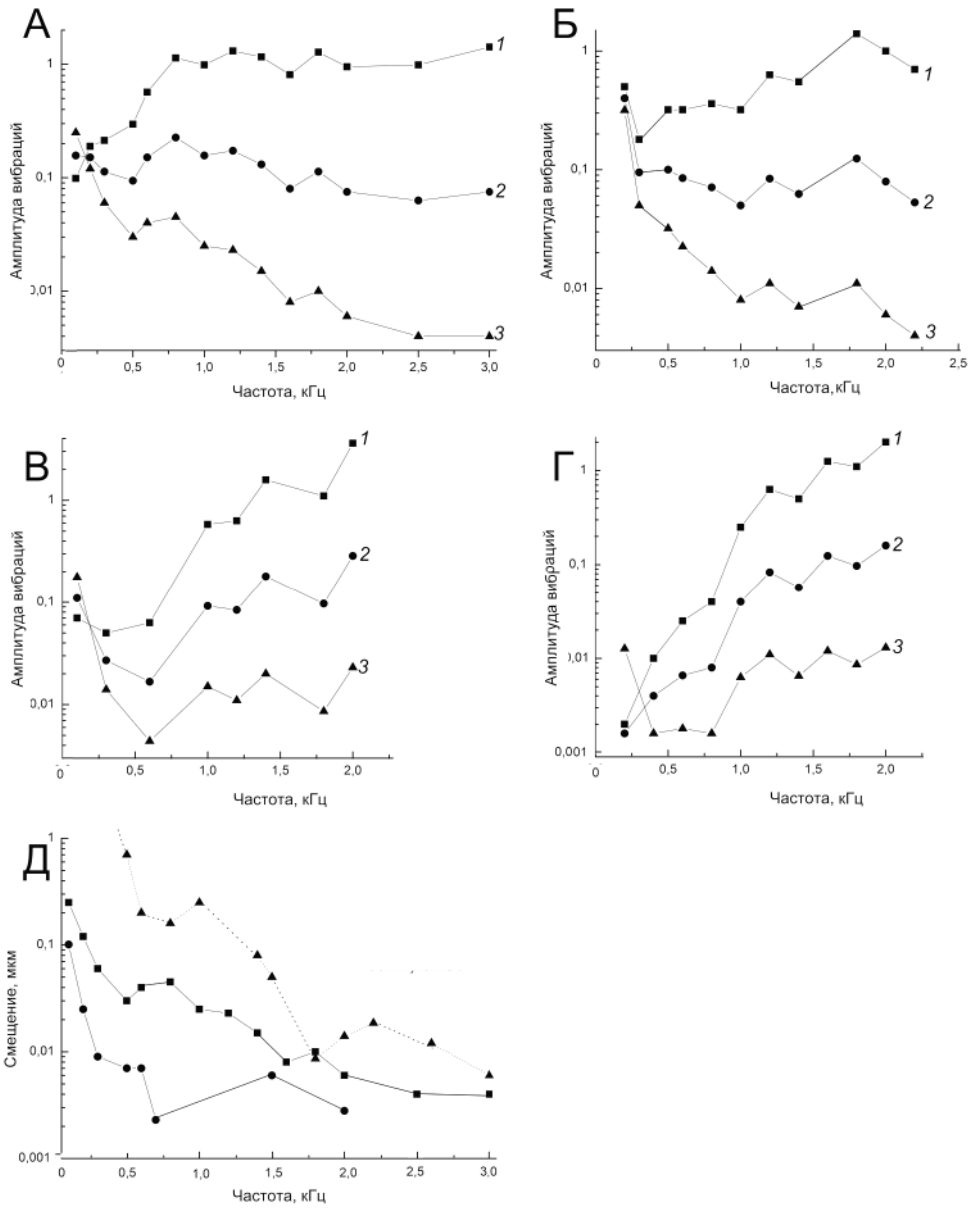


Рис. 2. Частотно-пороговые характеристики реакций на вибрационные стимулы рецепторов промежуточного органа *Tettigonia cantans* (Fuessly).

А, Б – реакции на ускорение (1) (m/s^2), скорость (2) (мм/с) и смещение (3) (мкм) рецепторов с308ю (А) и d269ю (Б) группы 1; В, Г – то же рецепторов d209ю (В) и с289ю (Г) группы 2; Д – реакции на смещение трех рецепторов группы 3.

Минимальные пороговые значения ускорения, скорости и смещения, а также оптимальные частоты при восприятии вибраций рецепторами промежуточного органа отражены в табл. 1.

Частотные характеристики сенсилл слухового гребня (рис. 3, А–В)

Максимальную чувствительность к звуку проксимальных рецепторов слухового гребня регистрировали на частоте 8–10 кГц.

У большинства изученных проксимальных сенсилл на частотно-пороговых кривых реакций на вибрации был выражен минимум в области 0.4–0.6 кГц. У двух рецепторов максимум чувствительности регистрировался на 0.3 кГц (сенсилла № 9) и 1 кГц (сенсилла № 5). Указанные оптимальные частоты отражались в виде минимумов на частотно-пороговых кривых при всех параметрах вибрационного стимула (скорости, ускорения и смещения).

Как и у рецепторов промежуточного органа, помимо оптимума в диапазоне 0.1–1 кГц наблюдалось повышение чувствительности к более высоким частотам. Так, на 2 кГц пороги по смещению у некоторых клеток составляли 0.0015–0.0030 мкм.

Регистрацию ответов на звуковые и вибрационные стимулы медиальной части слухового гребня регистрировали в зоне расположения его 10–14-й сенсилл. Эти рецепторы были наиболее чувствительны к звукам частотой от 12–14 кГц (сенсиллы № 10–13).

Для клеток этой группы характерно относительно равномерное повышение чувствительности к смещению по мере роста частоты стимула до 0.6–1 кГц (сенсилла № 11, рис. 3, Б, 1) и, нередко, выше – до 2 кГц (сенсилла № 14, рис. 3, Б, 2). На частотно-пороговых кривых реакций этих же сенсилл на скорость и/или ускорение имелись дополнительные, значительно слабее выраженные минимумы в диапазоне 0.6–1.2 кГц.

Таблица 1. Оптимальные частоты и минимальные пороговые интенсивности вибраций, воспринимаемых рецепторами тимпанального органа *Tettigonia cantans* (Fuess.). После значения порога реакции в скобках приведена оптимальная частота рецептора (в кГц)

Отделы тимпанального органа	Промежуточный орган	Слуховой гребень		
		Проксимальные рецепторы	Медиальные рецепторы	Дистальные рецепторы
Зоны повышенной чувствительности, кГц	0.3;	0.2–0.3;	0.06–0.2;	0.1–0.3;
	0.4–0.8;	0.4–0.6;	0.5–0.8;	0.4–0.8;
	1–1.2;	1–1.2;	2	1–1.2;
	1.6 – >2	1.4–2.5		1.4–2
Минимальные пороги по ускорению, м/с ²	0.03 (0.3)	0.005(0.4–0.6)	0.006 (0.8)	0.001 (0.8)
Минимальные пороги по скорости, мм/с	0.014 (1)	0.006 (0.6)	0.0015 (0.8)	0.008 (2)
Минимальные пороги по смещению, мкм	0.001 (1.8)	0.002 (0.6)	0.0002 (0.8 и 2)	0.0035 (1.6)

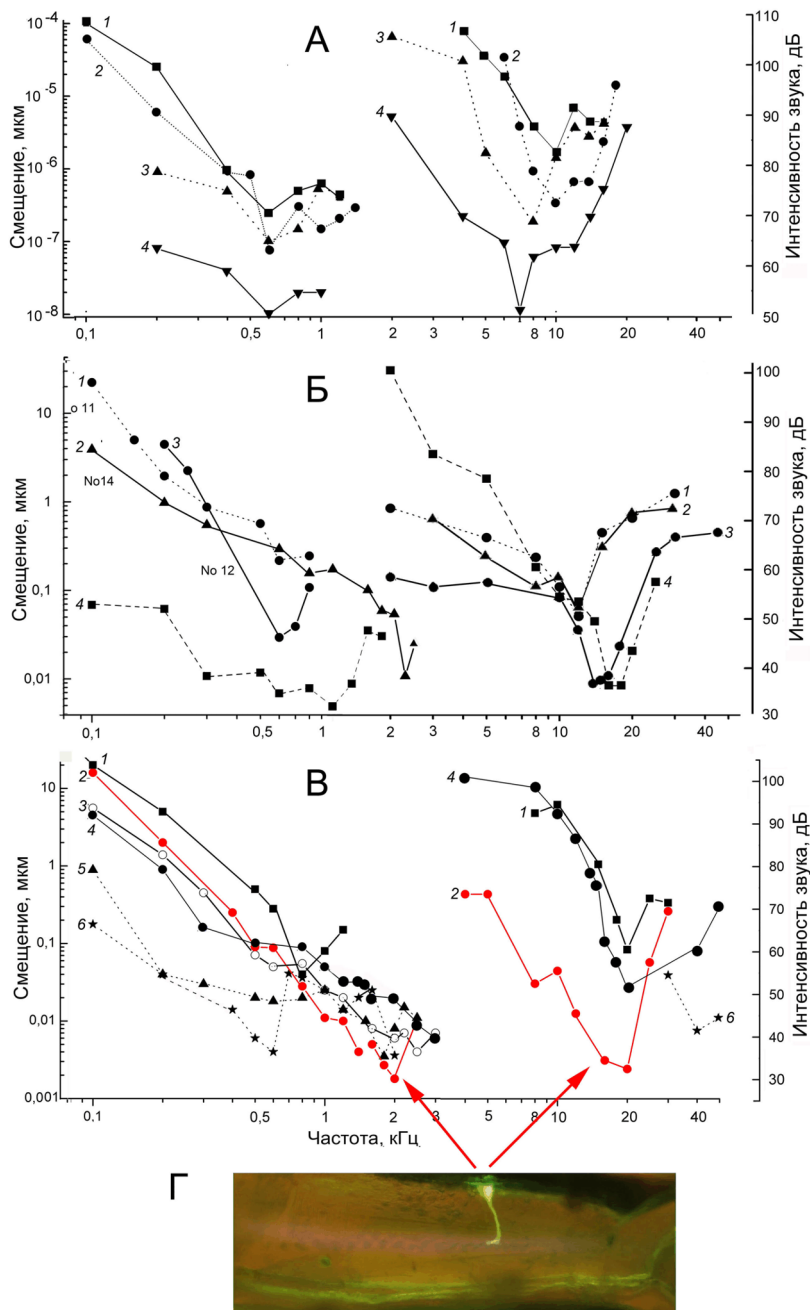


Рис. 3. Частотно-пороговые характеристики реакций на вибрационные (слева) и звуковые (справа) стимулы рецепторов проксимальной (А), средней (Б) и дистальной (В) частей слухового гребня *Decticus verrucivorus* (L.) (А, 2) и *Tettigonia cantans* (Fuessly) (остальные графики) и слуховой гребень *T. cantans* с окрашенным 15-м рецептором (Г).

Однaкoвыми цифрaми oбoзнaчeны рeaкции нa звук и вибрaции oднoгo и тoгo жe рeцeптoрa. Мoрфoлoгичeски идeнтифицирoвaнныe рeцeптoры: А – № 2 (1), № 4 (2), № 5 (4); Б – № 11 (1), № 12 (3), № 14 (2); В – № 15 (2), № 18 (5), № 20 (3).

Иногда медиальные сенсиллы обладали максимальной чувствительностью к вибрациям частотой 0.6 либо 0.8–1 кГц как на смещение, так и на скорость или ускорение (сенсиллы 10, 11). При этом форма их частотно-пороговых кривых приближалась к V-образной (рис. 3, Б, 4).

Минимальные значения порогов реакции рецепторов данной группы приведены в табл. 1.

Дистальная часть слухового гребня. Регистрацию ответов на акустические и вибрационные стимулы проводили в дистальной трети *crista acustica*. Там располагаются рецепторы, более мелкие, чем лежащие проксимальнее, однако все еще образующие ряд из одиночных сенсилл. Самые дистальные сенсиллы образуют двойной ряд, тела их нейронов лежат очень компактно, а аксоны, входящие в тимпанальный нерв, чрезвычайно коротки, что делает затруднительной регистрацию реакций одиночных клеток. В связи с этим наши исследования ограничились сенсиллами, чьи оптимальные частоты лежали в диапазоне от 20 до 40 кГц, что, согласно физиологическим и морфологическим характеристикам, соответствует 15–30-й сенсиллам.

Чувствительность всех исследованных дистальных сенсилл слухового гребня к вибрациям характеризовалась следующими особенностями. Пики максимальной чувствительности наблюдались в области как низких частот (до 1 кГц) (см., например, рис. 3, В, 1, 5, 6), так и за пределами 1 кГц (рис. 3, В, 2–6). В первом случае оптимальными частотами преимущественно были 0.6, 0.8 и 1 кГц, во втором – около 2 кГц, у некоторых клеток наблюдался единственный или дополнительный максимум чувствительности на частоте 1.2 или 1.4 кГц (см. табл. 1). Форма частотно-пороговых кривых реакций на все параметры вибраций была сходной, однако степень выраженности максимумов различалась. Минимальные пороги наиболее чувствительных рецепторов приведены в табл. 1. У большинства сенсилл они по ускорению не превышали 0.9 м/с^2 и лежали в диапазонах 0.008–0.07 мм/с по скорости и 0.004–0.02 мкм – по смещению.

Амплитудные характеристики сенсилл тимпанального органа

В результате исследования зависимости ответов рецепторов промежуточного органа и слухового гребня от интенсивности стимула получены следующие данные. Ответы одного и того же нейрона на звук и вибрации различались по максимальному числу импульсов. Почти у всех изученных рецепторов тимпанального органа при стимуляции звуком оно было больше (рис. 4, А, Б). Реакции тонические, при высокой интенсивности как звукового, так и вибрационного стимулов развивалось последствие (рис. 5). В некоторых опытах у рецепторов наблюдались паузы в ответном разряде (рис. 5, А), которые были описаны нами ранее (Жантиев, Корсуновская, 1997). Насыщения в ответах на вибрации выявлено не было (рис. 4, Б, В). У ряда клеток импульсация в ответ на вибрационные стимулы слабо менялась при повышении их амплитуды (рис. 4, В, 3, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени накопились данные о влиянии на реакции виброчувствительных органов ряда факторов (см. обзор: Strauß et al., 2019), в связи с этим большое значение имеют особенности подготовки препарата и методика экспериментов. В нашем

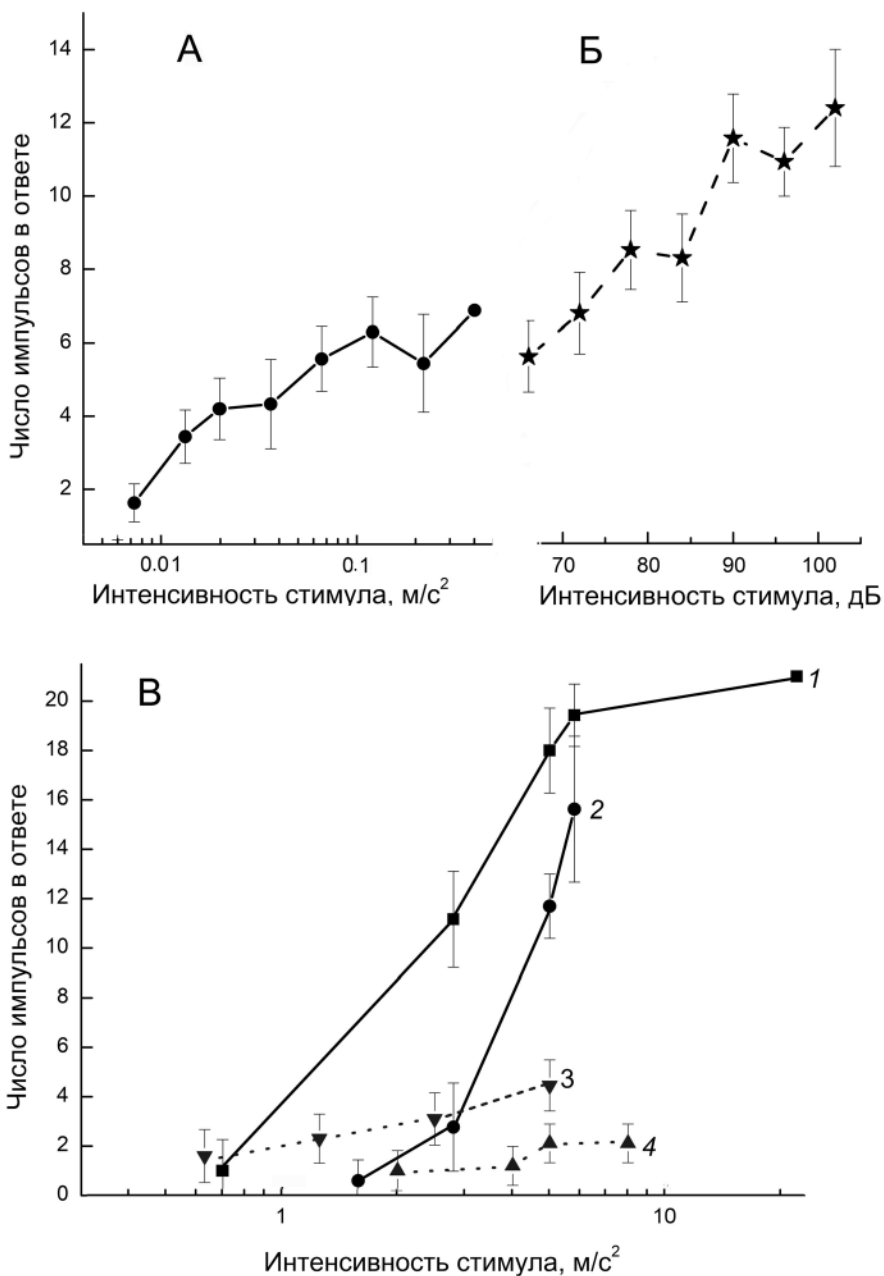


Рис. 4. Зависимость ответных реакций одиночных слуховых рецепторов *Tettigonia cantans* (Fuessly) от интенсивности вибрационного и звукового стимулов.

А – рецептора № 5 слухового гребня на вибрации частотой 0.6 кГц, Б – того же рецептора на звук частотой 8 кГц; длительность стимула 55 мс; В – промежуточного органа: 1 и 2 – рецептора c298io на вибрации частотой 1.6 кГц (1) и 0.5 кГц (2), длительность стимула 80 мс; 3 и 4 – рецептора b99io на вибрации частотой 0.2 кГц (3) и 0.4 кГц (4), длительность стимула 40 мс. Приведены средние значения и среднеквадратичные отклонения.

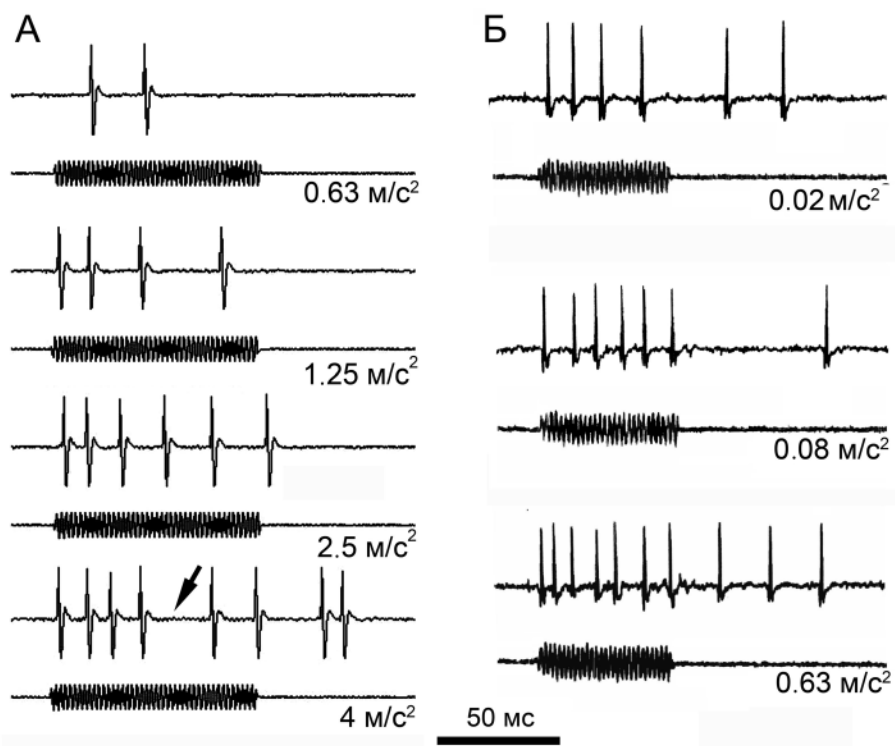


Рис. 5. Реакции на вибрации слуховых рецепторов *Tettigonia cantans* (Fuessly):
 А – промежуточного органа, Б – рецептора слухового гребня.

Частота стимула 1.6 кГц (А) и 0.6 кГц (Б). Стрелкой отмечена пауза в ответе.

исследовании опыты проводили с отделенной от тела передней ногой кузнечиков, которая касалась вибратора так, что направление распространения вибрационной волны совпадало с продольной осью голени, составлявшей с бедром угол 90° . Ранее было установлено, что амплитуда механического ответа кутикулы голени зависит от направления распространения стимулирующих вибраций – вертикального или горизонтального, однако, частотная избирательность этого ответа не меняется.

Максимальную амплитуду механического ответа голени пещерного кузнечика *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879 регистрировали при вертикальном распространении вибраций, совпадающем с продольной осью голени. Не исключено, что на реакции виброрецепторов *Tettigonia cantans* может оказывать влияние также угол между бедром и голенью. Свидетельством этого служит максимальный механический ответ ноги на вибрации у *Troglophilus neglectus*, когда данный угол составляет 45° (Stritih-Peljhan, Strauß, 2018). Во время ходьбы насекомого угол между бедром и голенью постоянно меняется. Отсутствие дополнительной нагрузки (в нашем случае – веса тела исследуемого насекомого) также может влиять на реакции виброрецепторов. Известно, что у сверчка нагрузка на свободно стоящую заднюю ногу несколько повышает

чувствительность к вибрациям частотой до 0.5 кГц и снижает ее в диапазоне 0.7–2 кГц, но не меняет положения оптимума на частотно-пороговой кривой (Dambach, 1972). Судя по полученным нами данным, при работе с отделенной от тела кузнечика ногой может незначительно измениться соотношение минимумов на частотно-пороговых кривых виброрецепторов, но частотная настройка сенсилл должна сохраниться. Отсутствие тела насекомого в наших опытах может оказывать влияние на частотные характеристики рецепторов при восприятии звука. Однако результаты экспериментов, предшествовавших настоящей работе (наши неопубликованные данные), соответствуют выявленным ранее фактам (Чуканов, Жантiev, 1978), согласно которым акустические трахейные мешки в переднегруди у *Tettigonia cantans* обеспечивают лишь повышение чувствительности слухового органа преимущественно в ультразвуковой области, не оказывая существенного влияния на его частотную настройку: оптимальные частоты тимпанального органа как в отделенной от тела ноге, так и у интактного насекомого лежат в диапазоне 12–20 кГц. При этом чувствительность высокочастотных рецепторов к ультразвуку в отделенной от тела ноге остается на достаточно высоком уровне (рис. 3, В, 1, б).

Таким образом, угол между бедром и голенью, направление распространения вибраций, положение ноги на субстрате могут оказывать влияние на виброчувствительность рецепторов тимпанального органа, однако оно, по-видимому, незначительно и не меняет частотных характеристик хордотональных сенсилл. Наиболее стабильны реакции на вибрации при разных условиях стимуляции, вероятно, у субинтегументных сенсилл слухового гребня и промежуточного органа, которые воспринимают вибрации кутикулы, передающиеся опосредованно через гемолимфу ноги – по трахее под сенсиллами и по текториальной мембране над ними. Кроме того, следует принять во внимание, что насекомое во время восприятия вибрационных стимулов перемещается по разным субстратам, поверхность которых расположена под разными углами к продольной оси голени, а нога во время движения сгибается и разгибается, поэтому условия стимуляции, крепления к вибратору и положение препарата во время наших экспериментов полностью соответствуют естественным.

Ранее было отмечено, что на частотную настройку и чувствительность виброрецепторов влияет положение ноги насекомого (Stritih-Peljhan, Strauss, 2018; Strauss et al., 2019), однако наличие у кузнечиков рецепторов, чувствительность которых в широком диапазоне не зависит от частоты (см. рис. 2, А, Б), позволяет движущемуся насекомому получать достоверную информацию о положении источников разнообразных вибраций. Кроме того, наличие в тимпанальном органе рецепторов с разными оптимальными частотами при восприятии скорости, ускорения и смещения позволяет предположить, что вибрационная чувствительность кузнечика обеспечивает его реакцию на широкий спектр механических колебаний, распространяющихся по любым поверхностям и в любых субстратах.

Сравнение частотно-пороговых характеристик реакций на вибрационные стимулы рецепторов тимпанального органа показало, что оптимальные частоты этих нейронов лежат преимущественно в диапазонах 0.1–1 кГц и 2–3 кГц. Повышенная чувствительность бифункциональных сенсилл обеспечивает восприятие как биогических и абиогических шумов (обычно они занимают низкочастотный диапазон до 0.2 кГц), так и вибрационных компонентов конспецифических звуковых сигналов. У *Tettigonia cantans* они расположены в диапазоне от 30 Гц до 5 кГц. Таким образом, тимпаналь-

ный орган кузнечика – это эквипотенциальный орган, который наряду со звуком может воспринимать любые вибрации.

В промежуточном органе и слуховом гребне были выявлены элементы с разной чувствительностью к параметрам вибраций: ускорению, скорости и смещению, а также рецепторы с различными оптимальными частотами. Данные различия могут быть обусловлены факторами, действующими как по отдельности, так и совместно. Рецепторы тимпанального органа располагаются на трахее, сверху их прикрывает текториальная мембрана. Некоторые сенсиллы промежуточного органа являются интегументными, прикрепленными к кутикуле голени. Большая часть рецепторов слухового гребня расположена в ряд, и размеры рецепторов к его дистальному концу уменьшаются; самые мелкие, дистальные сенсиллы лежат на мембране попарно. Угол наклона сколопсов меняется на протяжении слухового гребня (Kalmring et al., 1993). Перечисленные особенности как строения, так и положения бифункциональных рецепторов слухового органа кузнечика, несомненно, могут влиять на их функциональные свойства.

Проводя анализ чувствительности рецепторов к различным параметрам вибрационного стимула, на наш взгляд, полезно сравнить их с техническими устройствами для измерения и анализа вибраций. Они представлены разными видами датчиков: велосиметрами, акселерометрами и датчиками смещения. В зависимости от целей исследования применяют разные устройства: для анализа низкочастотных вибраций используют датчики смещения, высокочастотных – акселерометры, промежуточных частот – велосиметры. Все эти устройства основаны на разных принципах действия. Проводя аналогию с виброрецепторами насекомых, можно предположить, что кузнечики также получают информацию о вибрациях, основываясь на реакциях рецепторов на разные параметры этих механических колебаний.

При этом механо-сенсорная передача осуществляется в результате функционирования механозависимых ионных каналов на мембране дендрита, испытывающей деформацию. Однако механическое воздействие на мембрану могут оказывать непосредственно или опосредованно разные элементы. Хордотональная сенсилла представляет собой комплекс из нескольких клеток, каждую из которых можно рассматривать как механическую систему. При восприятии вибраций они подвергаются воздействию вибрационной волны непосредственно (например, шапочковые клетки подколенного органа) и (или) через контактирующие с гемолимфой шапочковые клетки субинтегументных сенсилл, обкладочные клетки и тела нейронов. Кроме того, эти клетки могут обладать собственными резонансами и реагировать на резонансные колебания участка трахеи, на котором расположена сенсилла. Поэтому хордотональная сенсилла может сочетать в себе функции как приемника смещения, так и акселерометра за счет различий в механических свойствах между ее клетками и окружающими структурами. Косвенным подтверждением правомочности этой гипотезы могут служить частотно-пороговые кривые реакций некоторых рецепторов промежуточного органа на ускорение: на них после роста пороговых ускорений с повышением частоты стимула наблюдается плато, а также зоны повышенной чувствительности у ряда рецепторов тимпанального органа к определенным частотам.

Бифункциональные рецепторы промежуточного органа и слухового гребня обладают высокой чувствительностью к механическим колебаниям в широком частотном диапазоне. Повышенная чувствительность к высокочастотным вибрационным стимулам позволяет насекомым воспринимать вибрационную компоненту коммуникационных

звуковых сигналов или конспецифические вибрационные сигналы, которые издают, например, представители изученных нами видов прямокрылых (Benediktov et al., 2020; Korsunovskaya et al., 2020). Абиотические шумы и вибрации, сопровождающие локомоцию или иные проявления жизнедеятельности других животных, как правило, лежат в низкочастотном диапазоне – 0.1–2 кГц. Они также вызывают реакции соответствующих рецепторов даже при чрезвычайно низких уровнях их амплитуды.

Ранее дифференцированные реакции на разные параметры вибраций были обнаружены у рецепторов бедренного хордотонального органа палочников и саранчи (см. обзоры: Field, Matheson, 1998; Eberl et al., 2016), а также слуховых органов саранчи и кузнечика (Kuehne, 1982). Однако различия в функциях бедренного хордотонального органа, основная функция которого – контроль движения ноги в коленном суставе, и слухового тимпанального органа не позволяют проводить прямые аналогии, которые помогли бы вскрыть причины этого явления. Результаты исследования Р. Кюне (Kuehne, 1982), как упоминалось ранее, также не способствуют пониманию особенностей восприятия вибраций рецепторами, так как принадлежность последних осталась не выясненной. Следует также иметь в виду, что механизмы механо-сенсорной передачи в дендритах хордотональных рецепторов насекомых все еще далеки от понимания, поэтому мы можем лишь указать на некоторые особенности этих сенсилл, возможно, влияющие на данные процессы.

Наличие у насекомых бифункциональных механорецепторов – хордотональных сенсилл слухового органа кузнечиков – существенно расширяет возможности анализа биологически важных стимулов. Это повышает эффективность взаимодействия конспецифических особей (например, во время брачного поведения) и вероятность выживания при опасности нападения хищника. Наличие таких адаптаций, наряду с другими особенностями морфо-функциональной организации, позволяет насекомым быть одной из наиболее процветающих групп живых организмов на Земле.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Л. С. Шестакову (Институт проблем передачи информации РАН) за помощь в калибровке вибро-акустической аппаратуры и М. В. Иванову (Московский государственный технический университет им. Н. Э. Баумана) за обсуждение результатов работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по государственным темам 121032300064-0, ААА-А-А19-119020590085-0 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00104а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантiev Р. Д. 1969. Ультраструктурная организация механорецепторных сенсилл насекомых. Журнал общей биологии **30** (2): 224–230.
- Жантiev Р. Д. 1971. Частотные характеристики тимпанальных органов кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). Зоологический журнал **50** (4): 507–514.
- Жантiev Р. Д. 1981. Биоакустика насекомых. М.: Издательство МГУ, 256 с.
- Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С. 1978. Морфофункциональная организация тимпанальных органов кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae). Зоологический журнал **57** (7): 1012–1016.

- Жантиев Р. Д., Корсуновская О. С. 1997. Подавление импульсной активности рецепторов тимпанального органа кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae). Сенсорные системы **11** (2): 118–127.
- Корсуновская О. С., Жантиев Р. Д. 2011. Реакции рецепторов тимпанального органа кузнечиков на вибрационные стимулы. В кн.: Материалы Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, с. 76.
- Чуканов В. С., Жантиев Р. Д. 1978. Влияние акустических трахей на функциональные характеристики слуховых органов кузнечиков *Tettigonia cantans* Fuess. (Orthoptera, Tettigoniidae). Вестник МГУ. Серия биология **4**: 43–47.
- Benediktov A. A., Korsunovskaya O. S., Polilov A. A., Zhantiev R. D. 2020. Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (Orthoptera: Tetrigidae). Science of Nature – Naturwissenschaften **107**: 1–5. <https://doi.org/10.1007/s00114-020-1668-z>
- Dambach M. 1972. Der Vibrationssinn der Grillen. I. Schwellenmessungen an Beinen frei beweglicher Tiere. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **79** (3): 281–304. <https://doi.org/10.1007/bf00694221>
- Eberl D. F., Kamikouchi A., Albert J. T. 2016. Auditory transduction. In: G. Pollack, A. Mason, A. Popper, R. Fay (eds). Insect Hearing. Springer Handbook of Auditory Research, vol. 55. Cham: Springer, p. 159–175. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_7
- Field L. H., Matheson T. 1998. Chordotonal organs of insects. In: P. D. Evans (ed.). Advances in Insect Physiology. Vol. 27. San Diego: Academic Press, p. 1–228. [https://doi.org/10.1016/s0065-2806\(08\)60013-2](https://doi.org/10.1016/s0065-2806(08)60013-2)
- Kalrmring K., Hoffmann E., Jahto M., Sickmann T., Grossbach M. 1996. The auditory-vibratory sensory system of the bushcricket *Polysarcus denticauda* (Phaneropterinae, Tettigoniidae) II. Physiology of receptor cells. Journal of Experimental Zoology **276** (5): 315–329. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-010x\(19961201\)276:5%3C315::aid-jez2%3E3.0.co;2-r](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-010x(19961201)276:5%3C315::aid-jez2%3E3.0.co;2-r)
- Kalrmring K., Rössler W., Ebendt R., Ahi J., Lakes R. 1993. The auditory receptor organs in the forelegs of bushcrickets: physiology, receptor cell arrangement, and morphology of the tympanal and intermediate organs of three closely related species. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere **97** (1): 75–94.
- Kalrmring K., Rössler W., Unrast C. 1994. Complex tibial organs in the fore-, mid- and hindlegs of the bushcricket *Gampsocleis gratoisa* (Tettigoniidae): Comparison of physiology of the organs. Journal of Experimental Zoology **270** (2): 155–161. <https://doi.org/10.1002/jez.1402700205>
- Korsunovskaya O., Berezin M., Heller K.-G., Tkacheva E., Kompantseva T., Zhantiev R. 2020. Biology, sounds and vibratory signals of hooded katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phyllophorinae). Zootaxa **4852**: 309–322. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4852.3.3>
- Kuehne R. 1982. Neurophysiology of the vibration sense in locusts and bushcrickets: response characteristics of single receptor units. Journal of Insect Physiology **28** (2): 155–163. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90123-8](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90123-8)
- Latimer W., Schatral A. 1983. The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. I. Behavioural responses to sound and vibration. Behavioural Processes **8** (2): 113–124. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(83\)90001-3](https://doi.org/10.1016/0376-6357(83)90001-3)
- Oldfield B. P. 1982. Tonotopic organisation of auditory receptors in Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **147** (4): 461–469. <https://doi.org/10.1007/bf00612011>
- Oldfield B. P. 1985. The tuning of auditory receptors in bush crickets. Hearing Research **17** (1): 27–35. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(85\)90126-1](https://doi.org/10.1016/0378-5955(85)90126-1)
- Schwabe J. 1906. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, Stuttgart **50**: 1–154.
- Sismondo E. 1980. Physical characteristics of the drumming of *Meconema thalassinum*. Journal of Insect Physiology **26** (3): 209–212. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(80\)90082-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(80)90082-7)
- Stoelting H., Stumpner A. 1998. Tonotopical organization of auditory receptors of the bushcricket *Pholidoptera griseoaptera* (De Geer 1773) (Tettigoniidae, Decticinae). Cell and Tissue Research **294** (2): 377–386. <https://doi.org/10.1007/s004410051187>
- Strauß J., Stritih-Peljhan N., Lakes-Harlan R. 2019. Determining vibroreceptor sensitivity in insects: the influence of experimental parameters and recording techniques. In: P. Hill, R. Lakes-Harlan, V. Mazzoni, P. Narins, M. Virant-Doberlet, A. Wessel (eds). Biotremology: Studying Vibrational Behavior. Animal Signals and Communication, vol. 6. Cham: Springer, p. 209–233. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_11
- Stritih-Peljhan N., Strauß J. 2018. The mechanical leg response to vibration stimuli in cave crickets and implications for vibrosensory organ functions. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology **205** (7): 687–702. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1271-3>

- Virant-Doberlet M., Kuhelj A., Polajnar J., Šturm R. 2019. Predator-prey interactions and eavesdropping in vibrational communication networks. *Frontiers in Ecology and Evolution. Behavioral and Evolutionary Ecology* 7: article 203: 1–15. doi: 10.3389/fevo.2019.00203.
- Yack J. 2016. Vibrational signaling. In: G. S. Pollack, A. C. Mason, A. N. Popper, R. R. Fay (eds). *Insect Hearing*. Berlin: Springer Verlag, p. 99–123. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_5

FUNCTIONS OF CHORDOTONAL SENSILLA IN BUSHCRICKETS (ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE)

R. D. Zhantiev, O. S. Korsunovskaya

Key words: bushcrickets, tympanal organ, bifunctional auditory receptors, vibrational sensitivity.

SUMMARY

Using electrophysiological methods, the acoustic and vibrational sensitivity of identified single auditory receptors in bushcrickets has been studied. In the intermediate organ, neurons were identified whose response to acceleration in a significant frequency range does not depend on the frequency of the stimulus; along with them, there are cells demonstrating increased sensitivity to frequencies of 0.4–0.8 kHz (per displacement), and (or) 0.1–0.3; 1–1.2 kHz, and 1.4–3 kHz for all vibration parameters. In addition, most of the studied receptors have a zone of increased sensitivity to high-frequency vibrations (1.5–2.5 kHz). In sensilla of the *crista acustica*, increased sensitivity is recorded in the range of 0.1–0.3, 0.4–0.8, 1–1.2, and 1.4–2.5 kHz. One and the same sensillum can have optimal frequencies in different ranges for the perception of different vibration parameters. Such differences in sensitivity to vibration acceleration, vibration velocity and displacement, as well as different optimal frequencies of the receptors of the intermediate organ and the *crista acustica*, can be due to differences in the size, position and details of the structure of the sensilla, their own resonances and reactions to resonance vibrations of the trachea site, on which vibroreceptors lie. Thus, chordotonal sensillum is a bifunctional mechanoreceptor, which, along with auditory sensitivity, can combine the functions of both a displacement receiver and an accelerometer due to differences in the mechanical properties between its cells and surrounding structures.

УДК 595.7, 591.18

ФОРМИРОВАНИЕ МОТОРНЫХ КОМАНД У НАСЕКОМЫХ: РОЛЬ СЕНСОРНОГО ОКРУЖЕНИЯ

© 2021 г. М. И. Жуковская,* И. Ю. Северина,** И. Л. Исавнина,***

А. Н. Князев

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
пр. Тореца, 44, С.-Петербург, 194223 Россия

*e-mail: mzhukovskaya@yahoo.com, **e-mail: severinaira@mail.ru,

***e-mail: inga_isavnina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.2020 г.

После доработки 4.08.2021 г.

Принята к публикации 4.08.2021 г.

Быстрое приспособление насекомых к изменениям в окружающей среде во многом обеспечивается пластичностью их реагирования на биологически значимые внешние сигналы. Формирование поведения нервной системой насекомого, как и других животных, состоит из сенсорного, интегративного и моторного компонентов. Сенсорная информация различных модальностей участвует в корректировке поведенческого ответа на всех этапах. Интегративный этап завершается формированием моторной команды, которая далее выполняется с помощью нервных цепей, координирующих работу мотонейронов. Подстройка работы моторных нервных центров к текущей обстановке происходит на двух уровнях: локальном и системном. Локальная подстройка обеспечивается обратными связями между проприоцепторами, передающими информацию о положении конечности, и моторными центрами. На системном уровне вклад экстерорецепторных сигналов о состоянии окружающей среды, обеспечивающих контроль работы командных нейронов, остается в значительной степени неисследованным, хотя именно он обеспечивает высокую пластичность поведения насекомого.

Ключевые слова: насекомые, поведение, сенсорные системы, локомоция.

DOI: 10.31857/S0367144521030047

Насекомые – класс членистоногих, представители которого освоили множество разнообразных местообитаний, в том числе благодаря поведенческим реакциям. Одна из важнейших составляющих экологической пластичности – способность насекомых активно выбирать подходящие для обитания участки и убежища, расширяя ареал (Кауфман, 1999; Abram et al., 2017; Blanckenhorn, 2018). Сложность и лабильность поведенческих реакций имеют существенное, если не определяющее, значение в эволюции насекомых разных таксономических групп, например сверчков (Orthoptera, Gryllidae) (Ghalichi et al., 2020), наездников (Hymenoptera, Ichneumonidae) (Каспарян, 1996) и общественных насекомых (Hunt, 2012). Механизмы, лежащие в основе поведения насекомого, обеспечивают тонкую подстройку его движений к сиомиутному

окружению, воспринимаемому распределенными по всему телу рецепторами. Распознавание разнообразных характеристик сигналов, поступающих из окружающей среды через сенсорные системы, необходимо для формирования сложных форм поведения насекомых, как и других высокоорганизованных животных. Компактная нервная система, состоящая из относительно небольшого по сравнению с позвоночными количества нейронов, делает насекомых удобной моделью для изучения нейронной организации и реализации поведения (Chow et al., 2011; Ayali et al., 2015). Недавно доказанная гомология нервной системы и ее некоторых отделов у позвоночных и насекомых (Strausfeld, Hirth, 2013; Barron, Klein, 2016) способствует использованию последних в качестве недорогих и удобных модельных объектов для изучения общих принципов организации двигательной активности у животных и человека. Необходимо отметить, что хотя нервная система, построенная на основе идентифицируемых нейронов, достигла наибольшего совершенства у насекомых, сходные элементы – Маунтеровские клетки и их гомологи, обеспечивающие реакцию избегания, – обнаружены также у низших позвоночных (Eaton et al., 2001).

Поведение насекомого имеет модульную иерархическую структуру, в основе которой лежат относительно жестко запрограммированные, обычно повторяющиеся элементы, как, например, при ходьбе, беге и полете. Такое поведение обеспечивается с помощью центральных генераторов паттерна (ЦГП), открытых 60 лет назад (Hughes, Wiersma, 1960) и активно исследуемых в настоящее время (Knebel et al., 2017; Bidaye et al., 2018). Эти нервные цепи организованы из относительно небольшого числа нейронов и могут работать изолированно, в отсутствие какого-либо сенсорного входа и нисходящих путей, либо испытывать воздействие афферентных или модулирующих элементов (Marder, 2005; Hustert, Mashaly, 2013; Ayali et al., 2015). ЦГП состоят из более мелких единиц, обеспечивающих элементарные акты, как, например, цикл сгибания-разгибания ноги при ходьбе. Внутреннее состояние организма насекомого, несомненно, часто определяет выбор одной из нескольких поведенческих программ. Ответ насекомого на сенсорную стимуляцию зависит от состояния голода или жажды (Wu et al., 2005; Farhan et al., 2013; Reisenman et al., 2013), уровня полового возбуждения и стадии полового цикла (Jang, 1995; Barroso et al., 2010; Rings, Goodwin, 2019). С возрастом у насекомого происходят значительные изменения в выборе моторных программ. Молодые половозрелые самки обычно более избирательны по отношению к самцам, отвечая только на сигналы молодых самцов, девственные самки старшего возраста реагируют на более широкий диапазон стимулов – триггеров копулятивного поведения (Verburgt et al., 2010; Жемчужников, Князев, 2011). По-видимому, такая подстройка обусловлена расширением сенсорного диапазона, запускающего положительный фонотаксис.

Модуляция в сенсорных системах

Проблеме пластичности работы периферических и центральных отделов сенсорных систем насекомых под действием как нервных, так и гуморальных влияний уделялось много внимания за последние 30 лет. Чувствительность клеток может меняться в результате повторной стимуляции, например, вследствие адаптации (Kaissling, 1987) или сенситизации (Guerrieri et al., 2016). В некоторых случаях реакции сенсорных клеток модулируются другими нейронами через синаптические контакты, в других – гуморально, посредством гормонов или гормоноподобных веществ (Капицкий, Жуковская,

2001; Meola, Sittertz-Bhatkar, 2002; Birmingham, Tauck, 2003; Schendzielorz et al., 2015; Zhukovskaya, Polyanovsky, 2017).

Адаптация рецепторных клеток – наиболее исследованная форма сенсорной пластичности. Она выражается в ослаблении ответа на продолжающуюся или повторную стимуляцию. Адаптация по внешним проявлениям может быть сходна с привыканием, неассоциативной формой обучения, которое не связано напрямую с сенсорными и моторными структурами (Scheiner, 2004; McDiarmide et al., 2009). Скорость адаптации определяет форму ответа рецепторной клетки на стимул: быстрая адаптация приводит к фазным ответам с выраженным пиком и последующим спадом активности, а медленная – к тоническим ответам. Традиционно адаптация рассматривается как обратная связь, приводящая к уменьшению активности рецептора или уменьшению усиления каскада трансдукции в рецепторной клетке. В обонятельных сенсорных нейронах насекомых адаптация наблюдается только в клетках, экспрессирующих обонятельные рецепторы (odorant receptors, OR), ключевую роль в этом процессе играет кальций, входящий через неселективные катионные каналы (Cao et al., 2016; Wicher, 2018). Обонятельные рецепторные клетки, несущие эволюционно более древние ионотропные рецепторы (ionotropic receptors, IR), не адаптируются к повторяющемуся стимулу (Cao et al., 2016). По-видимому, адаптация в обонятельных рецепторных клетках насекомых включает механизмы, не ограниченные взаимодействием рецепторного белка с одорантом, поскольку экспериментальная экспрессия рецепторов к двум разным одорантам в одной клетке приводила к ослаблению ответа на оба запаха после стимуляции одним из них (Nagel, Wilson, 2011). Эти данные были недавно подтверждены в работе Гуо с соавт. (Guo et al., 2017), которые показали, что состояние адаптации связано с дефосфорилированием корецептора ORCO (odorant receptor coreceptor) вследствие периода нейрональной активности, даже если она вызвана экспериментальной электрической стимуляцией.

Рецепторные клетки глаза насекомого при ответе на яркие вспышки света активируют ионные каналы TRP (transient receptor potential) и подобные им TRPL (TRP-like), через которые ионы кальция входят в клетку и уменьшают чувствительность этих каналов к их лиганду, диацилглицеролу, обеспечивая быстрое падение чувствительности клетки (Gu et al., 2005; Fain et al., 2010; Frolov, 2016). В механорецепторных клетках уменьшение ответной импульсации на повторяющуюся или продолжающуюся стимуляцию происходит вследствие изменений в области генератора нервных импульсов (French, Torkkeli, 1994; DiCaprio et al., 2002), поскольку электрическая стимуляция сенсорного нейрона приводит к сходным изменениям импульсной активности. Кроме того, механорецепторный белок, описанный у *Drosophila melanogaster* как NOMPC и принадлежащий к распространенному семейству TRP-белков (Поляновский, Алексеева, 2001), вероятно, тоже участвует в адаптации к механической стимуляции (Lee et al., 2010). Несмотря на существенные различия в физической природе, скорости распространения и механизмах рецепции сенсорных стимулов различной модальности, адаптация рецепторных клеток позволяет увеличить диапазон интенсивности воспринимаемых сигналов и выделять полезную информацию из фона (Laughlin, Hardie, 1978; Hildebrandt et al., 2015; Haney et al., 2018).

Нейрогуморальная регуляция рецепторных органов. В периоды повышенной активности в течение суток (Linn et al., 1994) и при поведенческих реакциях, связанных с возбужденным состоянием насекомого, например, при проявле-

ниях агрессии, в полете и при половом поведении (Adamo et al., 1995), нейрогормон октопамин, выделяющийся в гемолимфу, усиливает ответы обонятельных рецепторных клеток на запахи (Pophof, 2000; Капицкий, Жуковская, 2001; Zhukovskaya, Kapitsky, 2006; Жуковская, 2007; Vergoz et al., 2009; Zhukovskaya, 2012). Этот эффект связывают с механизмами адаптации, а именно, с повышением уровня циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) вследствие активации рецепторов октопамина на мембране рецепторной клетки, которое приводит к фосфорилированию корецептора ORCO, переводя его из адаптированного в неадаптированное состояние (Flecke, Stengl, 2009; Schendzielorz et al., 2012, 2015). Механорецепторы, обеспечивающие тактильную, слуховую и ветрочувствительность, также могут менять свою активность под действием нейрогуморальных влияний. Так, октопаминэргические, серотонинэргические и ГАМК-эргические интернейроны образуют слуховую эфферентную систему, регулирующую работу рецепторных клеток в Джонстоновом органе комара посредством нервной и нейрогуморальной передачи (Andres et al., 2016). Нейропептиды играют не менее существенную, чем биогенные амины, роль в подстройке такого мультисенсорного органа, как антенна, под текущие потребности насекомого (Latorre-Estivalis et al., 2020). Отдельная проблема поющего насекомого – чрезмерная стимуляция слуховой системы издаваемыми самим насекомым звуками. Она решается блокированием возбуждения при помощи нервной связи генератора песни и первого синаптического контакта слуховой системы как пресинаптически, так и постсинаптически (Ной, 2002).

Структурные изменения в рецепторных органах. Уменьшение выходного сигнала сенсорного нейрона может быть связано и со структурными изменениями рецепторной клетки. Так, обонятельные сенсорные нейроны дрозофилы не только меняют ответы на некоторые вещества при многократном предъявлении, но и уменьшают число синапсов на разветвлениях своих аксонов (Golovin et al., 2019). Прямое изменение чувствительности рецепторных клеток происходит вследствие регуляции экспрессии их рецепторных белков (Fox et al., 2001; Hill et al., 2019). Изменение уровня белков, участвующих в реакциях, протекающих в окружающих рецепторные клетки вспомогательных структурах, изменяет чувствительность к стимулу опосредованно (Zhou et al., 2009; Guerrieri et al., 2016). Другой механизм управления чувствительностью антеннальных хеморецепторных сенсилл состоит в секреции липофильной жидкости на поверхность антенны насекомого, которая затем удаляется при груминге, таким образом элиминируя молекулы запаха, адсорбированные на кутикуле, что улучшает временное разрешение сигнала (Жуковская, 2011; Böröczky et al., 2013; Wada-Katsumata, Schal, 2019). Изменения в распределении пигментных гранул в суперпозиционных глазах у большинства ночных насекомых увеличивают чувствительность к свету за счет уменьшения разрешающей способности (Грибакин, 1981; Narendra et al., 2016), иногда этот процесс сопровождается изменением геометрии омматидия (Immonen et al., 2014).

Первичные зоны обработки сенсорной информации в центральной нервной системе также подвержены модуляции сенсорными стимулами. Так, в антеннальные доли, обрабатывающие запаховые сигналы, интернейроны антеннального механорецепторного и двигательного центра (АММС) передают информацию о направлении и скорости ветра (Zeiner, Tichy, 1998; Han et al., 2005). Иннервирующий все гломерулы антеннальных долей мозга интернейрон, обнаруженный у табачной (*Heliothis virescens* Fabricius, 1777) и хлопковой (*Helicoverpa armigera* Hübner, 1808) совок, отвечает как на предъявление запаха, так и на ультразвук (Zhao et al., 2013), по-видимому, модули-

руя обонятельные ответы в присутствии ультразвукового сигнала хищника, летучей мыши. С другой стороны, Антон с соавт. (Anton et al., 2011) обнаружили, что проекционные нейроны, выходящие из антеннальных долей у египетской совки (*Spodoptera littoralis* Boisduval, 1833), сенситизируются на следующий день после стимуляции ультразвуковым сигналом летучей мыши. Первичная обработка звукового призывного сигнала сверчков *Gryllus bimaculatus* DeGeer, 1773 происходит в проторакальном ганглии с помощью омега-нейрона, который помимо призывного сигнала от тимпанального органа получает информацию от вибрационных рецепторов передней ноги (Wiese, 1981). Сходным образом нейрон (AN2), кодирующий ультразвуковые сигналы, тормозится виброрецепторами ноги (Kühne et al., 1984), но получает также информацию о движении воздуха от церкальной системы, которая суммируется с ответом на ультразвук (Someya, Ogawa, 2018). В отличие от рецепторных нейронов, способных либо быстро адаптироваться к сенсорным стимулам, на которые они настроены, либо медленно подстраиваться гуморальными влияниями, сенсорные нейроны центральной нервной системы (ЦНС) получают сигнал, в некоторой степени измененный мультисенсорной информацией, приходящей от соответствующих органов чувств. Медленные гуморальные влияния и адаптация, по-видимому, характерны для большинства нейронов, однако их крайне трудно отделить в ответах интернейронов на сенсорную стимуляцию от модуляции сенсорного нейрона (Hildebrandt et al., 2009). Таким образом, помимо передачи и обработки сенсорной информации главной модальности в сенсорных системах происходит подстройка к уровню и частоте следования сигналов с помощью механизма адаптации, а также модулирование передачи информации сигналами других органов чувств.

Мультисенсорная интеграция в ассоциативных центрах

Брюшная нервная цепочка. Сенсорная информация, приходящая в грудные и брюшные ганглии, ограничена механическими и контактными химическими сигналами, которые, взаимодействуя, создают соматотопическое представление, позволяющее выполнение точных рефлекторных движений (Laurent, 1986; Newland et al., 2000). В пределах каждого грудного ганглия сенсорные нейроны от рецепторов ноги проецируются к популяции импульсных локальных и интерганглионарных интернейронов, которые в свою очередь передают информацию моторным нейронам и безимпульсным локальным интернейронам (Burrows, Newland, 1993). Кроме этого, интернейроны грудных ганглиев получают предварительно обработанную в брюшных ганглиях информацию от рецепторов генитального аппарата самца или яйцеклада, а также от кутикулярных рецепторов брюшка. Гигантские восходящие нейроны, тело и дендриты которых располагаются в последнем брюшном ганглии, а аксоны достигают грудных ганглиев, получают сигналы от церкальных механорецепторов и обеспечивают реакцию избегания в ответ на стимуляцию церков (Westin et al., 1977). Обдувание церков у таракана при контакте конечностей с субстратом вызывает убежание, а без контакта – полет; стимуляция колоколовидных сенсилл ног при контакте с субстратом переключает поведение с одной программы на другую (Ritzmann et al., 1982; Libersat, 1991). Направление поворота таракана при реакции избегания определяется не только сигналами от церков насекомого, но и влиянием многих других сенсорных входов. Группа торакальных интернейронов, относящихся к нейронам типа А (Ritzmann et al., 1991), функционирует как интегративный центр, обрабатывая сенсорные сигналы разных модальностей (механорецепторные, звуковые, зрительные и др.)

и передавая их далее на мотонейроны, обеспечивающие движения ноги (Ritzmann et al., 1991; Северина и др., 2018). Нисходящие интернейроны, передающие обработанную информацию с ветрочувствительных и осязательных рецепторов головы, влияют на мембранный потенциал А-нейронов. Внезапное повышение освещенности может через нисходящие интернейроны влиять на реакцию избегания, изменяя направление поворота или длительность пробежки (Ritzmann et al., 1991).

Нельзя исключить и роль температурной сенсорной информации, модулирующей туловищные рефлексы, однако данные о терморепрепторах на теле крайне скудны и, по-видимому, ненадежны (Kerkut, Taylor, 1957; Reinouts van Haga, Mitchell, 1975; Ou, Clealand, 2019). Нагретые поверхности, излучающие электромагнитные волны в инфракрасном диапазоне, воспринимаются специальными ИК-рецепторами на теле жука *Merimna atrata* Gory et Laporte, 1837, представленными мультиполярными чувствительными нейронами (Schmitz et al., 2001; Hinz et al., 2018), или специализированными сенсиллами у клопов рода *Aradus* Fabricius, 1803 (Schmitz et al., 2010) и жуков *Melanophila acuminata* De Geer, 1774 (Gronenberg, Schmitz, 1999), для которых показаны связи с ганглионарными нейронами.

На уровне сегментарных ганглиев у насекомых возможно образование условных рефлексов (Eisenstein, Cohen, 1965; Aranda, Luco, 1969; Harris, Eisenstein, 1999), требующих ассоциации условного и безусловного сигналов.

Надглоточный ганглий. Сенсорная информация, поступающая в надглоточный ганглий (мозг), обрабатывается в оптических и антеннальных долях, оцеллярном центре, дорсальной доле дейтоцеребрума и затем поступает в ассоциативные центры. Высшие интегративные центры мозга насекомого, грибовидные тела, получают мультисенсорную информацию, при этом в их чашечки она поступает по отдельным сенсорным входам, которые передают частично модулированный на более ранних этапах сигнал, а многие интернейроны стебельков мультимодальны (Ganeshina, Menzel, 2001; Farris et al., 2013) Так, летящее насекомое использует зрительную информацию для анализа крена с помощью нейронов оптических ганглиев (Мазохин-Поршняков, 1977; Крап 1998); обонятельная информация о присутствии аттрактанта, приходящая из антеннальной доли дейтоцеребрума, улучшает оценку крена, выпрямляя и укорачивая траекторию движения у дрозophil с интактными грибовидными телами, а генетические манипуляции, нарушающие развитие или функционирование грибовидных тел, препятствуют этой связи (Chow, Frye, 2009; Chow et al., 2011). Грибовидные тела насекомых играют ключевую роль в образовании условных рефлексов, при этом информация об условном сигнале, поступающая в чашечки, должна совпасть по времени с активацией октопаминэргических, в случае положительного пищевого подкрепления, или дофаминэргических, при отрицательном подкреплении, интернейронов (Hammer, 1993; Vergoz et al., 2007; Perry, Barron, 2013; Awata et al., 2015; Haenicke et al., 2018). Следует отметить, что октопаминэргический нейрон пчелы VUMmx1, ключевой элемент системы положительного пищевого подкрепления, имеет разветвления в трех нейропилах, участвующих в обработке запаха: в гломерулах антеннальной доли, калликсах грибовидных тел и в латеральной протоцеребральной доле (Hammer, Menzel, 1998). Нейроны, выходящие из грибовидных тел (output neurons), передают информацию о подкреплении, т. е. обуславливают тип поведения – положительную или отрицательную реакцию на стимул, воспринимаемый органами чувств (Okada et al., 2007; Strube-Bloss et al., 2011; Aso et al., 2014). При изменении значения условного сигнала

ответ этих нейронов меняется в соответствии со вновь формируемым поведением (Berry et al., 2018).

Другие отделы протоцеребрума, не связанные напрямую с формированием условных рефлексов, также получают информацию от разных органов чувств. Особое место, как морфологически, так и физиологически, занимает центральное тело – протоцеребральная структура, состоящая из четырех элементов – веерообразного (веерообразного) тела, протоцеребрального мостф, эллипсоидного тела и парных нодулей (Turner-Evans, 2016). Так, веерообразное тело (fan-shaped body) интегрирует сенсорную и пространственную информацию, что обеспечивает привязку окружающих насекомых предметов с их сенсорными характеристиками, такими как форма, цвет, плоскость поляризации света и антеннальные тактильные стимулы, к определенному положению в пространстве (Strausfeld, 2013; Turner-Evans, 2017), что необходимо для формирования реакций, направленных на взаимодействие с окружающей средой. Латеральные добавочные доли (lateral accessory lobes) содержат билатеральные нейроны, обладающие импульсной активностью с разными частотами (высокой и низкой) и формирующие зигзагообразный полет или побежки при потере феромонного (Kanzaki et al., 1994; Namiki et al., 2014), а возможно, и других сигналов, к источнику которых движется насекомое. Некоторые из этих нейронов – ГАМК-эргические (Iwano et al., 2010), что указывает на участие реципрокного торможения в их работе.

Интеграция информации, поступающей от рецепторов разных модальностей, происходит и на других уровнях формирования поведения.

Приблизительно 200 пар нейронов надглоточного ганглия имеют нисходящие аксональные проекции в торакальные ганглии (Staudacher, 1998; Okada, 2003). У тараканов и сверчков дендриты нисходящих нейронов обнаружены во многих областях мозга, в том числе в латеральных и медиальных областях протоцеребрума, но их нет в оптических и антеннальных долях, грибовидном теле и в центральном комплексе. Таким образом, нисходящие нейроны связывают основные ассоциативные центры мозга (грибовидные тела и центральный комплекс) с торакальными ганглиями не напрямую, а через интернейроны премоторных областей (Staudacher, 1998; Okada, 2003). Среди нисходящих нейронов у стрекозы *Aeschna grandis* Linnaeus, 1758 есть нейроны, дендриты которых ветвятся непосредственно в нейропилях лобных глазков, обеспечивая быструю передачу информации об уровне освещенности и о положении головы к моторным центрам торакальных ганглиев для контроля полета (Северина и др., 2016).

Более 100 нейронов соединяют надглоточный и подглоточный ганглии (Kien, Altman, 1984). Нисходящие нейроны латеральных добавочных долей и, в большей степени, заднего склона (posterior slope) в основном дают проекции в подглоточном ганглии (Strausfeld et al., 1984; Namiki et al., 2018). Так, у медоносной пчелы *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 информация, передаваемая вкусовыми рецепторами ротовых органов, интегрируется с приходящими из грибовидных тел сигналами об условных стимулах, обеспечивая пластичность выученных реакций (Menzel, 2012). В значительной мере подглоточный ганглий и нижележащие структуры модулируют уже сформированные высшими интегративными центрами протоцеребрума программы поведения, меняя вероятность их запуска. Аксоны нисходящих интернейронов мозга нейрогуморально регулируются нейронами подглоточного ганглия, обеспечивая подстройку формирующихся моторных программ: их блокировка с помощью анестетиков или яда паразитической осы *Ampulex compressa* Fabricius, 1781 повышает порог запуска моторных про-

грамм, в особенности ходьбы, у таракана *Periplaneta americana* Linnaeus, 1758 (Gal, Libersat, 2010).

Сенсорная подстройка моторных программ

Формирование моторных команд на уровне грудных ганглиев, которые управляют конечностями и крыльями насекомого, непосредственно предшествует поведенческому акту и представляет собой последний этап интеграции мультисенсорной информации. По аксональным разветвлениям нейронов, приходящих из надплоточного и подплоточного ганглиев, в грудные ганглии поступает сигнал о поведенческой программе, выбранной на основе обработанной в высших ассоциативных центрах информации. Хотя двигательная активность насекомых обеспечивается центральными программами, контролируется она периферическими обратными связями.

Математическое моделирование ЦГП позволило определить минимальное число компонентов, позволяющее конечности не только преодолевать неровности субстрата, но и менять направление движения (Kukillaya et al., 2009). Изучению моторной программы ходьбы на шести ногах посвящено большое количество работ, в том числе в связи с прикладным значением этих исследований для конструирования шагающих роботов и управления ими. Физиологические механизмы сходны для всех ритмически организованных форм активности. Пейсмейкерные нейроны периодически генерируют нервные импульсы; с ними связаны другие, отвечающие на их сигналы клетки, модифицирующие ритм этих импульсов (Taylor, Lukowiak, 2000). В свою очередь, генераторы паттерна иннервируют мотонейроны. Однако нельзя исключить, что некоторые нейронные цепи лишены пейсмейкеров, а ритм создается за счет взаимодействия входящих в них нейронов (Calabrese, 1995). Отдельные ЦГП служат в качестве модулей при организации более сложных движений, при этом включение различных элементов в систему в значительной степени определяется нейрогуморальными влияниями (Pflüger, 2017). Ритм работы центрального генератора моторных единиц может изменяться, обеспечивая повороты при ходьбе, изменение скорости движения, приспособление к неровностям поверхности, по которой насекомое двигается (Горелкин и др., 2004, 2008, 2012; Büschges, Gruhn, 2007; Szczecinski et al., 2014; Ayali et al., 2015). Такая координация работы включает сенсорный вход от проприоцепторов конечностей, экспериментальное исключение которого ведет к нарушениям походки (Горелкин и др., 2012; Akaу et al., 2014). Изменение нагрузки на конечности, воспринимаемое сенсиллами лапки, подстраивает работу ЦГП, изменяя соотношение между фазой опоры конечности на субстрат и фазой движения конечности в воздухе (Zill et al., 2011, 2015). Хордотональные органы бедра также модулируют работу ЦГП, их влияние распространяется и на соседние ганглии, участвуя в координации движения конечностей (Ludwar et al., 2005). Морфологические особенности интернейронов в торакальных ганглиях американского таракана свидетельствуют о том, что корректировка ЦГП с помощью сенсорной информации от рецепторов соседних конечностей осуществляется в основном с помощью ипсилатеральных интерсегментарных нейронов, в то время как сигналы из головных ганглиев действуют через нисходящие контралатеральные интернейроны (Северина и др., 2018). Электрофизиологические данные, полученные в опытах на саранче, подтверждают эти представления (Knebel et al., 2017).

Сенсорная регуляция двигательной активности насекомых с помощью обратных связей с механорецепторами обеспечивает быструю координацию основных способов передвижения насекомых – ходьбы и полета (Tuthill, Wilson, 2016). Помимо ходьбы грудные ганглии насекомых участвуют в организации и других стереотипных форм поведения: переворачивание со спины на ноги и груминг (Zill, 1986). Переворачивание запускается только из положения «на спине» и заканчивается сразу после возвращения в нормальное положение, при этом координация движений ног значительно отличается от таковой при ходьбе. Груминг характеризуется меньшей скоординированностью движений, причем не все конечности участвуют в поведенческом акте. При груминге только простые движения в ответ на раздражение обеспечиваются локальными нервными цепями, тогда как более сложные скоординированные последовательности движений нуждаются в стимуляции командными интернейронами подглоточного ганглия (Zhukovskaya et al., 2013).

Полет, также управляемый грудными ганглиями, программируется отдельным ЦГП, однако может сопрягаться с ритмом ходьбы (Rillich et al., 2013). Интересно отметить, что при стимуляции пилокарпином, агонистом мускариновых рецепторов к ацетилхолину, деафферентированные препараты таракана *Periplaneta americana* показывают «фиктивную ходьбу» – паттерн активности, сходный с обычной ходьбой (Fuchs et al., 2011; Ayali et al., 2015). Деафферентированный препарат саранчи демонстрирует сопряженные ритмы ходьбы и полета под воздействием пилокарпина, тогда как тирамин хоть и инициирует активность обоих ЦГП, но их активность оказывается нескоординированной. Другой нейрого르몬, октопамин, запускает только полетную активность (Rillich et al., 2015). Тараканы, саранча и палочники относятся к группе ортоптероидных насекомых со сходным устройством грудных ганглиев, состоящих из гомологичных нейронов, следовательно, можно предположить, что межвидовые различия в процессах управления движениями связаны с нейрохимическими механизмами сопряжения отдельных сходных ЦГП и их подстройки к экологической нише вида. Таким образом, нервные цепи с общими элементами могут быть использованы для организации разных поведенческих программ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные позволяют заключить, что мультисенсорная информация по-разному участвует в формировании моторных программ у насекомых на разных уровнях: модулирующее влияние наиболее характерно для сенсорных областей и моторных цепей, в то время как в ассоциативных центрах происходит истинная межсенсорная интеграция, определяющая выбор ответа из поведенческого репертуара вида (рис. 1). Существует много данных и хорошее понимание того, какие механизмы участвуют в подстройке моторных программ к определенному типу локомоторной активности, информация о которой приходит от проприоцепторов и рецепторов конечностей. С другой стороны, понятно, что внешние условия существенно влияют как на поведение в целом, так и на отдельные моторные акты, однако нервные пути и механизмы этих влияний изучены недостаточно. Например, детальная информация о нейронных связях, обеспечивающих зрительный анализ при оптомоторных ответах у такого хорошо изученного объекта, как дрозофила, сочетается с недостаточным пониманием того, как обработанный зрительный сигнал изменяет двигательную активность мухи в оптомоторном барабане (Borgmann, Büschges, 2015; Borst,

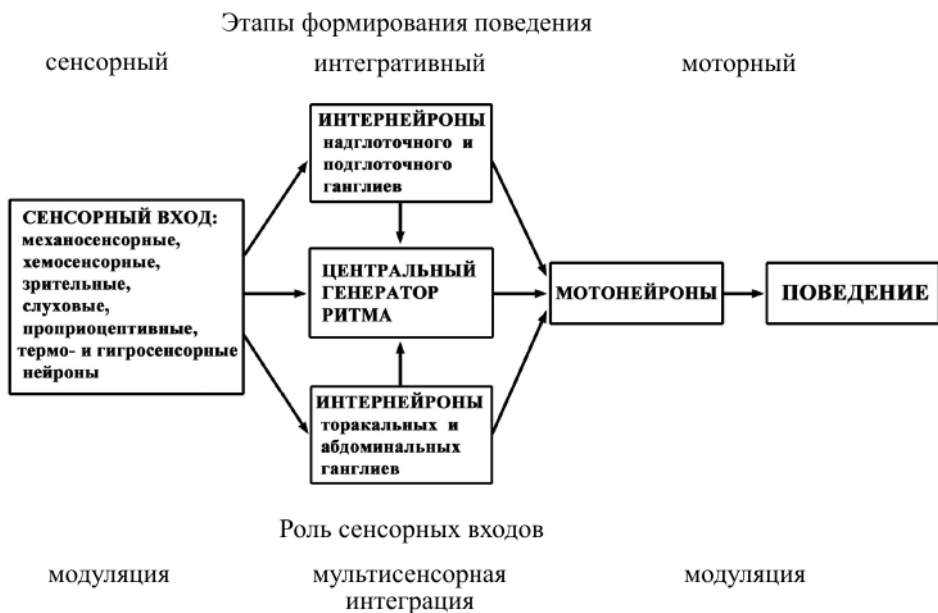


Рис. 1. Роль сенсорных стимулов на разных этапах формирования поведения насекомого (схема).

Helmstaedter, 2015). Известно, что контроль грудных ганглиев со стороны вышележащих отделов необходим для запуска или остановки ходьбы, однако какая именно сенсорная информация участвует в формировании этих сигналов – остается неясным (Bidaye et al., 2018). Нейроны, отвечающие на механическую стимуляцию антенны, предположительно определяют выбор направления движения у палочника (Ache et al., 2015) и таракана (Burdohan, Comer, 1996), однако их конкретные функции при взаимодействии с моторными центрами неизвестны. Приближающиеся темные объекты через нисходящий MDN-нейрон (нейрон лунной походки) нейрон, получающий информацию от зрительной системы, модулируют ЦГП конечностей во всех трех торакальных ганглиях, вызывая попячивание у дрозофилы (Sen et al., 2017). О важности зрительной информации для контроля движения свидетельствует также реакция замирания у таракана в ответ на ультрафиолетовую стимуляцию (Новикова и др., 2017).

У насекомых, близких таксономически, но занимающих разные экологические ниши, обычно можно идентифицировать нейроны в ЦНС, которые принято считать гомологичными – они занимают сходное положение и имеют почти идентичные рисунки ветвления дендритов и аксонов. Так, например, американский таракан *P. americana* и мадагаскарский таракан *Gromphadorhina portentosa* Schaum, 1853 обладают развитым церкальным аппаратом, механорецепторы которого переключаются в терминальном ганглии на интернейроны (называемые гигантскими нейронами), передающими информацию о стимуляции в головной мозг, давая коллатерали в грудных ганглиях. Считается, что такая нервная организация обеспечивает очень быструю реакцию, позволяя насекомому спастись от хищников. Все это кажется верным для американского таракана и полностью синантропного прусака *Blattella germanica* (Linnaeus, 1767),

но не подходит для мадагаскарского таракана, лишённого реакции избегания (Simpson et al., 1986). Электрофизиологические исследования ответов гигантских нейронов на потоки воздуха разной скорости показали, что как у летающих *P. americana* и *Blaberus craniifer* Burmeister, 1838, так и у нелетающих *G. portentosa* и *Blattella germanica* ответы демонстрируют увеличивающуюся с возрастанием скорости ветра частоту нервных импульсов, хотя небольшие различия между видами были обнаружены (McGory et al., 2014). По-видимому, различия в поведении этих видов обусловлены перенаправлением возбуждения, вызванного сенсорной стимуляцией церков, с реакции избегания на реакцию шипения, которое животное издает, резко выбрасывая воздух через дыхальца. Вероятно, в ходе эволюционной дивергенции таракановых наращивание массы оказалось выгодным для живущего в разлагающейся древесине *G. portentosa*, что привело к точечным перестройкам в ЦНС. Мадагаскарские тараканы стали популярным объектом для создания биороботов (Latif, Vozkurt, 2012), поскольку они могут нести достаточно большую нагрузку и их медленные движения легко отслеживаются, однако особенности их нейронной организации остаются практически неизученными.

Несмотря на большой интерес к проблеме организации поведения, сведений о нейробиологической организации двигательных реакций как основы поведения от клеточного до поведенческого уровня пока недостаточно. Для прогресса в понимании механизмов выбора поведенческой программы при определенных характеристиках окружающей среды, кодируемых органами чувств насекомого необходимы комплексные морфологические, поведенческие и физиологические исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках гостемы АААА-А18-118013090245-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горелкин В. С., Северина И. Ю. 2004. Роль центральных и периферических механизмов в контроле возбудимости сегментарных моторных центров у насекомых. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **40** (6): 508–513. <https://doi.org/10.1007/s10893-005-0019-1>
- Горелкин В. С., Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Свидерский В. Л. 2008. Влияние статической нагрузки на двигательное поведение таракана *Periplaneta americana* L. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **44** (3): 245–249. <https://doi.org/10.1134/S0022093008030046>
- Горелкин В. С., Северина И. Ю., Исавнина И. Л. 2012. О функциональной роли рецепторов конечностей таракана *Periplaneta americana* в системе управления ходьбой. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **48** (6): 577–581. <https://doi.org/10.1134/S0022093013030092>
- Грибакин Ф. Г. 1981. Механизмы фоторецепции насекомых. Л.: Наука, 213 с.
- Жемчужников М. К., Князев А. Н. 2011. Развитие полового и оборонительного поведения самок сверчков *Gryllus argentinus* Sauss. в предрепродуктивный и репродуктивный периоды имагинального онтогенеза. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 480–484. doi: 10.1134/S0022093011060093
- Жуковская М. И. 2007. Аминергическая регуляция феромонных сенсилл у таракана *Periplaneta americana* L. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **43** (3): 265–271. doi: 10.1134/S0022093007030064
- Жуковская М. И. 2011. Одорантзависимые изменения поверхностных кутикулярных выделений на антенне таракана *Periplaneta americana*. Сенсорные системы **25** (1): 78–86.
- Капицкий С. В., Жуковская М. И. 2001. Модуляция чувствительности к половому феромону у самца американского таракана *Periplaneta americana* L.: октопамин изменяет ответ сенсиллы. Сенсорные системы **15** (2): 147–154.
- Каспарян Д. Р. 1996. Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera). Энтомологическое обозрение **75** (4): 756–789.
- Кауфман Б. З. 1999. Фото- и термотропное поведение сверчков *Acheta domestica* L. и *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) в связи с некоторыми особенностями их эволюции. Энтомологическое обозрение **78** (1): 15–21.

- Мазохин-Поршняков Г. А. 1977. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Издательство Московского университета, 224 с.
- Новикова Е. С., Жуковская М. И. 2017. Реакция замирания под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*. Сенсорные системы **31** (1): 42–48.
- Поляновский А. Д., Алексеева Т. М. 2001. Механотрансдукция у беспозвоночных: молекулярные механизмы и ультраструктурные корреляты. Сенсорные системы **15** (2): 155–166.
- Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Князев А. Н. 2016. Топография восходящих и нисходящих нейронов над-глоточного, мезо- и метатаракальных ганглиев у древне- и новокрылых насекомых. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **52** (5): 362–370. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Князев А. Н. 2018. Межганглионарные таракальные нисходящие интернейроны таракана *Periplaneta americana*. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **54** (6): 421–427. doi: 10.1134/S0044452918060074
- Abram P. K., Boivin G., Moiroux J., Brodeur J. 2017. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews* **92** (4): 1859–1876. doi: 10.1111/brv.12312
- Ache J. M., Haupt S. S., Dürr V. 2015. A direct descending pathway informing locomotor networks about tactile sensor movement. *Journal of Neuroscience* **35** (9): 4081–4091. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3350-14.2015>
- Adamo S. A., Linn C. E., Hoy R. R. 1995. The role of neurohormonal octopamine during “fight or flight” behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Experimental Biology* **198**: 1691–1700. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.8.1691>
- Akay T., Tourtellotte W. G., Arber S., Jessell T. M. 2014. Degradation of mouse locomotor pattern in the absence of proprioceptive sensory feedback. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **111** (47): 16877–16882. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419045111>
- Anton S., Evengard K., Barrozo R. B., Anderson P., Skals N. 2011. Brief predator sound exposure elicits behavioral and neuronal long-term sensitization in the olfactory system of an insect. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **108**: 3401–3405. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008840108>
- Aranda L. C., Luco J. V. 1969. Further studies on an electric correlate to learning. Experiments in an isolated insect ganglion. *Physiology & Behaviour* **4**: 133–136. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(69\)90068-7](https://doi.org/10.1016/0031-9384(69)90068-7)
- Aso Y., Sitaraman D., Ichinose T., Kaun K. R., Vogt K., Belliart-Guérin G., Plaçais P. Y., Robie A. A., Yamagata N., Schnaitmann C., Rowell W. J., Johnston R. M., Ngo T. B., Chen N., Korff W., Nitabach M. N., Heberlein U., Preat T., Branson R. M., Tanimoto H., Rubin G. M. 2014. The neuronal architecture of the mushroom body provides a logic for associative learning. *eLife* **3**: e04577. doi: 10.7554/eLife.04580
- Awata H., Watanabe T., Hamanaka Y., Mito T., Noji S., Mizunami M. 2015. Knockout crickets for the study of learning and memory: Dopamine receptor Dop1 mediates aversive but not appetitive reinforcement in crickets. *Scientific Reports* **5**: 15885. doi: 10.1038/srep15885 (2015).
- Ayali A., Borgmann A., Büschges A., Couzin-Fuchs E., Gruhn S. D., Holmes P. 2015. The comparative investigation of the stick insect and cockroach models in the study of insect locomotion. *Current Opinion in Insect Science* **12**: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.07.004>
- Barron A. B., Klein C. 2016. What insects can tell us about the origins of consciousness. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **113** (18): 4900–4908. <https://doi.org/10.1073/pnas.1520084113>
- Barroso J. G., Pedro L. M., Gonçalves M. A., Figueiredo A. C., Miguel M. G., Almeida M. L. 2010. Toxic effects of three essential oils on *Ceratitis capitata*. *Journal of Essential Oil Bearing Plants* **13**: 191–199. <https://doi.org/10.1080/0972060X.2010.10643811>
- Berry J. A., Phan A., Davis R. L. 2018. Dopamine neurons mediate learning and forgetting through bidirectional modulation of a memory trace. *Cell Reports* **25** (3): 651–662. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.09.051>
- Bidaye S. S., Bockemühl T., Büschges A. 2018. Six-legged walking in insects: how CPGs, peripheral feedback, and descending signals generate coordinated and adaptive motor rhythms. *Journal of Neurophysiology* **119** (2): 459–475. <https://doi.org/10.1152/jn.00658.2017>
- Birmingham J. T., Tauck D. L. 2003. Neuromodulation in invertebrate sensory systems: from biophysics to behavior. *Journal of Experimental Biology* **206**: 3541–3546. <https://doi.org/10.1242/jeb.00601>
- Blanckenhorn W. U. 2018. Behavioral, plastic, and evolutionary responses to a changing world. In: A. Córdoba-Aguilar, D. González-Tokman, I. González-Santoyo (eds). *Insect Behavior: From Mechanisms to Ecological and Evolutionary Consequences*. Oxford University Press, p. 292–308. doi: 10.1093/oso/9780198797500.003.0019
- Borgmann A., Büschges A. 2015. Insect motor control: methodological advances, descending control and inter-leg coordination on the move. *Current Opinion in Neurobiology* **33**: 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.12.010>

- Böröczky K., Wada-Katsumata A., Batchelor D., Zhukovskaya M., Schal C. 2013. Insects groom their antennae to enhance olfactory acuity. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **110** (9): 3615–3620. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212466110>
- Borst A., Helmstaedter M. 2015. Common circuit design in fly and mammalian motion vision. *Nature Neuroscience* **18**: 1067–1076. <https://doi.org/10.1038/nn.4050>
- Burdohan J. A., Comer C. M. 1996. Cellular organization of an antennal mechanosensory pathway in the cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Neuroscience* **16**: 5830–5843. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-18-05830>
- Burrows M., Newland P. L. 1993. Correlation between the receptive fields of locust interneurons, their dendritic morphology, and the central projections of mechanosensory neurons. *Journal of Comparative Neurology* **329** (3): 412–426. <https://doi.org/10.1002/cne.903290311>
- Büschesges A., Gruhn M. 2007. Mechanosensory feedback in walking: from joint control to locomotor patterns. *Advances in Insect Physiology* **27** (12): 3285–3294. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34004-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34004-6)
- Calabrese R. L. 1995. Oscillation in motor pattern-generating networks. *Current Opinion in Neurobiology* **5** (6): 816–823. [https://doi.org/10.1016/0959-4388\(95\)80111-1](https://doi.org/10.1016/0959-4388(95)80111-1)
- Cao L. H., Jing B. Y., Yang D., Zeng X., Shen Y., Tu Y., Luo D.G. 2016. Distinct signaling of *Drosophila* chemoreceptors in olfactory sensory neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113** (7): E902–E911. <https://doi.org/10.1073/pnas.1518329113>
- Chow D. M., Frye M. A. 2009. The neuro-ecology of resource localization in *Drosophila*: behavioral components of perception and search. *Fly (Austin)* **3**: 50–61. <https://doi.org/10.4161/fly.3.1.7775>
- Chow D. M., Theobald J. C., Frye M. A. 2011. An olfactory circuit increases the fidelity of visual behavior. *Journal of Neuroscience* **31** (42): 15035–15047. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1736-11.2011>
- DiCaprio R. A., Wolf H., Büschesges A. 2002. Activity-dependent sensitivity of proprioceptive sensory neurons in the stick insect femoral chordotonal organ. *Journal of Neurophysiology* **88** (5): 2387–2398. <https://doi.org/10.1152/jn.00339.2002>
- Eaton R. C., Lee R. K. K., Foreman M. B. 2001. The Mauthner cell and other identified neurons of the brainstem escape network of fish. *Progress in Neurobiology* **63** (4): 467–485. [https://doi.org/10.1016/S0301-0082\(00\)00047-2](https://doi.org/10.1016/S0301-0082(00)00047-2)
- Eisenstein E. M., Cohen M. J. 1965. Learning in an isolated prothoracic insect ganglion. *Animal Behaviour* **13**: 104–108. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(65\)90079-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(65)90079-5)
- Fain G. L., Hardie R., Laughlin S. B. 2010. Phototransduction and the evolution of photoreceptors. *Current Biology* **20** (3): R114–R124. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.12.006>
- Farhan A., Gulati J., Große-Wilde E., Vogel H., Hansson B. S., Knaden M. 2013. The CCHamide 1 receptor modulates sensory perception and olfactory behavior in starved *Drosophila*. *Scientific Reports* **3** (1): 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep02765>
- Farris S. M. 2013. Evolution of complex higher brain centers and behaviors: behavioral correlates of mushroom body elaboration in insects. *Brain, Behavior and Evolution* **82** (1): 9–18. <https://doi.org/10.1159/000352057>
- Flecke C., Stengl M. 2009. Octopamine and tyramine modulate pheromone-sensitive olfactory sensilla of the hawkmoth *Manduca sexta* in a time-dependent manner. *Journal of Comparative Physiology A* **195**: 529–545. doi: 10.1007/s00359-009-0429-4
- Fox A. N., Pitts R. J., Robertson H. M., Carlson J., Zwiebel L. J. 2001. Candidate odorant receptors from the malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* and evidence of down-regulation in response to blood feeding. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **98**: 14693–14697. <https://doi.org/10.1073/pnas.261432998>
- French A. S., Torkkeli P. H. 1994. The basis of rapid adaptation in mechanoreceptors. *Physiology* **9** (4): 158–161. <https://doi.org/10.1152/physiologyonline.1994.9.4.158>
- Frolov R. V. 2016. Current advances in invertebrate vision: insights from patch-clamp studies of photoreceptors in apposition eyes. *Journal of Neurophysiology* **116**: 709–723. <https://doi.org/10.1152/jn.00288.2016>
- Frye M. A. 2010. Multisensory systems integration for high-performance motor control in flies. *Current Opinion in Neurobiology* **20** (3): 347–352. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.002>
- Fuchs E., Holmes P., Kiemel T., Ayali A. 2011. Inter-segmental coordination of cockroach locomotion: adaptive control of centrally coupled pattern generator circuits. *Frontiers in Neural Circuits* **4**: 125. <https://doi.org/10.3389/fncir.2010.00125>
- Gal R., Libersat F. 2010. On predatory wasps and zombie cockroaches: Investigations of free will and spontaneous behavior in insects. *Communicative and Integrative Biology* **3** (5): 458–461. <https://doi.org/10.4161/cib.3.5.12472>
- Ganeshina O., Menzel R. 2001. GABA immunoreactive neurons in the mushroom bodies of the honeybee: An electron microscopic study. *Journal of Comparative Neurology* **437**: 335–349. <https://doi.org/10.1002/cne.1287>

- Ghalichi N. S., Heinen-Kay J. L., Zuk M. 2020. Acoustic experience interacts with perceived risk of predation in shaping female response in crickets. *Journal of Insect Behavior* **33**: 38–47. <https://doi.org/10.1007/s10905-020-09744-y>
- Golovin R. M., Vest J., Vita D. J., Broadie K. 2019. Activity-dependent remodeling of *Drosophila* olfactory sensory neuron brain innervation during an early-life critical period. *Journal of Neuroscience* **39** (16): 2995–3012. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2223-18.2019>
- Gronenberg W., Schmitz H. 1999. Afferent projections of infrared-sensitive sensilla in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae). *Cell and Tissue Research* **297** (2): 311–318.
- Gu Y., Oberwinkler J., Postma M., Hardie R. C. 2005. Mechanisms of light adaptation in *Drosophila* photoreceptors. *Current Biology* **15**: 1228–1234. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.05.058>
- Guerrieri E., Giorgini M., Cascone P., Carpenito S., van Achterberg C. 2016. Species diversity in the parasitoid genus *Asobara* (Hymenoptera: Braconidae) from the native area of the fruit fly pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *PLoS ONE* **11** (2): e0147382. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147382>
- Guo H., Kunwar K., Smith D. 2017. Odorant receptor sensitivity modulation in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience* **37** (39): 9465–9473. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1573-17.2017>
- Haenicke J., Yamagata N., Zwaka H., Nawrot M., Menzel R. 2018. Neural correlates of odor learning in the presynaptic microglomerular circuitry in the honeybee mushroom body calyx. *eNeuro* **5** (3): 1–13. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0128-18.2018>
- Hammer M. 1993. An identified neuron mediates the unconditioned stimulus in associative olfactory learning in honeybees. *Nature* **366**: 59–63. <https://doi.org/10.1038/366059a0>
- Hammer M., Menzel R. 1998. Multiple sites of associative odor learning as revealed by local brain microinjections of octopamine in honeybees. *Learning and Memory* **5** (1): 146–156.
- Han Q., Hansson B. S., Anton S. 2005. Interactions of mechanical stimuli and sex pheromone information in antennal lobe neurons of a male moth, *Spodoptera littoralis*. *Journal of Comparative Physiology A* **191** (6): 521–528. doi: 10.1007/s00359-005-0618-8
- Haney S., Saha D., Raman B., Bazhenov M. 2018. Differential effects of adaptation on odor discrimination. *Journal of Neurophysiology* **120**: 171–185. <https://doi.org/10.1152/jn.00389.2017>
- Harris J. T., Eisenstein E. M. 1999. Transfer of learned information between ganglia in the insect ventral nerve cord. *Behavioural Brain Research* **103** (2): 211–217. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00039-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00039-X)
- Hildebrandt K. J., Benda J., Hennig R. M. 2009. The origin of adaptation in the auditory pathway of locusts is specific to cell type and function. *Journal of Neuroscience* **29** (8): 2626–2636. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4800-08.2009>
- Hildebrandt K. J., Benda J., Hennig R. M. 2015. Computational themes of peripheral processing in the auditory pathway of insects. *Journal of Comparative Physiology A* **201** (1): 39–50. doi: 10.1007/s00359-014-0956-5
- Hill S. R., Ghaninia M., Ignell R. 2019. Blood meal induced regulation of gene expression in the maxillary palps, a chemosensory organ of the mosquito *Aedes aegypti*. *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**: 336. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00336>
- Hinz M., Klein A., Schmitz A., Schmitz H. 2018. The impact of infrared radiation in flight control in the Australian “firebeetle” *Merimna atrata*. *PLoS ONE* **13** (2): e0192865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192865>
- Hoy R. 2002. Neurobiology: tuning in by turning off. *Nature* **418** (6900): 831–832. <https://doi.org/10.1038/418831a>
- Hughes G. M., Wiersma C. A. G. 1960. The co-ordination of swimmeret movements in the crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). *Journal of Experimental Biology* **37**: 657–670. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.4.657>
- Hunt J. H. 2012. A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality. *Journal of Evolutionary Biology* **25** (1): 1–19. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02421.x>
- Hustert R., Mashaly A. M. 2013. Spontaneous behavioral rhythms in the isolated CNS of insects – Presenting new model systems. *Journal of Physiology – Paris* **107** (1–2): 147–151. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.05.001>
- Immonen E. V., Ignatova I., Gislén A., Warrant E., Vähäsöyrinki M., Weckström M., Frolov R. 2014. Large variation among photoreceptors as the basis of visual flexibility in the common backswimmer. *Proceeding of the Royal Society B* **281**: 20141177. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1177>
- Iwano M., Hill E. S., Mori A., Mishima T., Mishima T., Ito K., Kanzaki R. 2010. Neurons associated with the flip-flop activity in the lateral accessory lobe and ventral protocerebrum of the silkworm moth brain. *Journal of Comparative Neurology* **518**: 366–388. <https://doi.org/10.1002/cne.22224>
- Jang E. B. 1995. Effects of mating and accessory gland injections on olfactory-mediated behavior in the female Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Journal of Insect Physiology* **41** (8): 705–710. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(95\)00015-M](https://doi.org/10.1016/0022-1910(95)00015-M)
- Kaissling K. E., Zack Strausfeld C., Rumbo E. R. 1987. Adaptation processes in insect olfactory receptors. Mechanisms and behavioral significance. *Annals of the New York Academy of Sciences* **510**: 104–112. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb43475.x>

- Kanzaki R., Ikeda A., Shibuya T. 1994. Morphological and physiological properties of pheromone-triggered flipflopping descending interneurons of the male silkworm moth, *Bombyx mori*. *Journal of Comparative Physiology A* **175**: 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1987.tb43475.x>
- Kerkut G. A., Taylor B. 1957 A temperature receptor in the tarsus of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Experimental Biology* **34**: 486–493.
- Kien J., Altman J. S. 1984. Descending interneurons from the brain and subesophageal ganglia and their roles in the control of locust behaviour. *Journal of Insect Physiology* **30**: 59–72. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90108-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90108-2)
- Knebel D., Ayali A., Pflüger H. J., Rillich J. 2017. Rigidity and flexibility: the central basis of inter-leg coordination in the locust. *Frontiers in Neural Circuits* **10**: 112. <https://doi.org/10.3389/fncir.2016.00112>
- Krapp H. G., Hengstenberg B., Hengstenberg R. 1998. Dendritic structure and receptive-field organization of optic flow processing interneurons in the fly. *Journal of Neurophysiology* **79** (4): 1902–1917.
- Kühne R., Silver S., Lewis B. 1984. Processing of vibratory and acoustic signals by ventral cord neurons in the cricket *Gryllus campestris*. *Journal of Insect Physiology* **30**: 575–585. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90086-6](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90086-6)
- Kukillaya R., Proctor J., Holmes P. 2009. Neuromechanical models for insect locomotion: Stability, maneuverability, and proprioceptive feedback. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* **19** (2): 026107. <https://doi.org/10.1063/1.3141306>
- Latif T., Bozkurt A. 2012. Line following terrestrial insect biobots. Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. doi: 10.1109/embc.2012.6346095.
- Latorre-Estivalis J. M., Sterkel M., Ons S., Lorenzo M. G. 2020. Transcriptomics supports local sensory regulation in the antenna of the kissing-bug *Rhodnius prolixus*. *BMC Genomics* **21** (1): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6514-3>
- Laughlin S. B., Hardie R. C. 1978. Common strategies for light adaptation in the peripheral visual systems of fly and dragonfly. *Journal of Comparative Physiology* **128** (4): 319–340.
- Laurent G. 1986. Thoracic intersegmental interneurons in the locust with mechanoreceptive inputs from a leg. *Journal of Comparative Physiology A* **159**: 171–186. <https://doi.org/10.1007/BF00612300>
- Lee J., Moon S., Cha Y., Chung Y. D. 2010. *Drosophila* TRPN (= NOMPC) channel localizes to the distal end of mechanosensory cilia. *PLoS ONE* **5** (6): e11012. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011012>
- Libersat F., Hoy R. R. 1991. Ultrasonic startle behavior in bushcrickets (Orthoptera; Tettigoniidae). *Journal of Comparative Physiology A* **169** (4): 507–514. doi: 10.1007/BF00197663
- Linn C. E. Jr., Poole K. R., Roelofs W. L. 1994. Studies on biogenic amines and their metabolites in nervous tissue and hemolymph of adult male cabbage looper moths. I. Quantitation of photoperiod changes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology* **108** (1): 73–85. [https://doi.org/10.1016/1367-8280\(94\)90092-2](https://doi.org/10.1016/1367-8280(94)90092-2)
- Ludwar B. C., Göritz M. L., Schmidt J. 2005. Intersegmental coordination of walking movements in stick insects. *Journal of Neurophysiology* **93** (3): 1255–1265. <https://doi.org/10.1152/jn.00727.2004>
- Marder E., Bucher D., Schulz D. J., Taylor A. L. 2005. Invertebrate central pattern generation moves along. *Current Biology* **15** (17): R685–R699. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.08.022>
- McDiarmid T. A., Yu A. J., Rankin C. H. 2019. Habituation is more than learning to ignore: multiple mechanisms serve to facilitate shifts in behavioral strategy. *BioEssays* **41** (9): 1900077. <https://doi.org/10.1002/bies.201900077>
- McGorry C. A., Newman C. N., Triplehorn J. D. 2014. Neural responses from the wind-sensitive interneuron population in four cockroach species. *Journal of Insect Physiology* **66**: 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.05.017>
- Menzel R. 2012. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Reviews Neuroscience* **13** (11): 758. <https://doi.org/10.1038/nrn3357>
- Menzel R., Knaut R. 1973. Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Comparative Physiology A* **86**: 125–138. <https://doi.org/10.1007/BF00702533>
- Meola S. M., Sittertz-Bhatkar H. 2002. Neuroendocrine modulation of olfactory sensory neuron signal reception via axo-dendritic synapses in the antennae of the mosquito, *Aedes aegypti*. *Journal of Molecular Neuroscience* **18**: 239–245. <https://doi.org/10.1385/JMN:18:3:239>
- Nagel K. I., Wilson R. I. 2011. Biophysical mechanisms underlying olfactory receptor neuron dynamics. *Nature Neuroscience* **14** (2): 208–216. <https://doi.org/10.1038/nn.2725>
- Namiki S., Iwabuchi S., Pansopha Kono P., Kanzaki R. 2014. Information flow through neural circuits for pheromone orientation. *Nature Communications* **5**: 5919. <https://doi.org/10.1038/ncomms6919>
- Namiki S., Wada S., Kanzaki R. 2018. Descending neurons from the lateral accessory lobe and posterior slope in the brain of the silkworm *Bombyx mori*. *Scientific Reports* **8** (1): 9663. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27954-5>

- Narendra A., Greiner B., Ribí W. A., Zeil J. 2016. Light and dark adaptation mechanisms in the compound eyes of *Myrmecia* ants that occupy discrete temporal niches. *Journal of Experimental Biology* **219** (16): 2435–2442. <https://doi.org/10.1242/jeb.142018>
- Newland P. L., Rogers S. M., Gaaboub I., Matheson T. 2000. Parallel somatotopic maps of gustatory and mechanosensory neurons in the central nervous system of an insect. *Journal of Comparative Neurology* **425** (1): 82–96. [https://doi.org/10.1002/1096-9861\(20000911\)425:1<82::AID-CNE8>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/1096-9861(20000911)425:1<82::AID-CNE8>3.0.CO;2-5)
- Okada R., Sakura M., Mizunami M. 2003. Distribution of dendrites of descending neurons and its implications for the basic organization of the cockroach brain. *Journal of Comparative Neurology* **458**: 158–174. <https://doi.org/10.1002/cne.10580>
- Okada R., Rybak J., Manz G., Menzel R. 2007. Learning-related plasticity in PE1 and other mushroom body-extrinsic neurons in the honeybee brain. *Journal of Neuroscience* **27** (43): 11736–11747. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2216-07.2007>
- Ou J., Cleland C. L. 2019. Escape strategies of the Madagascar hissing cockroach (*Gromphadorhina portentosa*) in response to looming and localized heat stimuli. *Journal of Insect Behavior* **32** (4–6): 315–323. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09737-6>
- Perry C. J., Barron A. B. 2013. Neural mechanisms of reward in insects. *Annual Review of Entomology* **58**: 543–562. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153631>
- Pflüger H. J. 2017. Motor pattern selection and initiation in invertebrates with an emphasis on insects. In: S. L. Hooper, A. Büschges (eds). *Neurobiology of Motor Control: Fundamental Concepts and New Directions*. Hoboken: John Wiley and Sons, p. 195–223.
- Pophof B. 2000. Octopamine modulates the sensitivity of silkmoth pheromone receptor neurons. *Journal of Comparative Physiology A* **186**: 307–313. <https://doi.org/10.1007/s003590050431>
- Reinouts Van Haga H., Mitchell B. 1975. Temperature receptors on tarsi of the tsetse fly *Glossina morsitans* West. *Nature* **255**: 225–226. <https://doi.org/10.1038/255225a0>
- Reisenman C. E., Riffell J. A., Duffy K., Pesque A. 2013. Species-specific effects of herbivory on the oviposition behavior of the moth *Manduca sexta*. *Journal of Chemical Ecology* **39** (1): 76–89. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0228-1>
- Rillich J., Stevenson P. A. 2015. Releasing stimuli and aggression in crickets: octopamine promotes escalation and maintenance but not initiation. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **9**: 95. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00095>
- Rillich J., Stevenson P. A., Pflueger H. J. 2013. Flight and walking in locusts – cholinergic co-activation, temporal coupling and its modulation by biogenic amines. *PLoS One* **8** (5): e62899. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062899>
- Rind F. C., Bramwell D. I. 1996. Neural network based on the input organization of an identified neuron signaling impending collision. *Journal of Neurophysiology* **75** (3): 967–985. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.75.3.967>
- Rings A., Goodwin S. F. 2019. To court or not to court – a multimodal sensory decision in *Drosophila* males. *Current Opinion in Insect Science* **35**: 48–53. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.06.009>
- Ritzmann R. E., Pollack A. J., Tobias M. L. 1982. Flight activity mediated by intracellular stimulation of dorsal giant interneurons of the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Physiology* **147** (3): 313–322. <https://doi.org/10.1007/BF00609665>
- Ritzmann R. E., Pollack A. J., Hudson S. E., Hyvonen A. 1991. Convergence of multi-modal sensory signals at thoracic interneurons of the escape system of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Brain Research* **563**: 175–183. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(91\)91531-5](https://doi.org/10.1016/0006-8993(91)91531-5)
- Scheiner R. 2004. Responsiveness to sucrose and habituation of the proboscis extension response in honey bees. *Journal of Comparative Physiology A* **190** (9): 727–733. doi: 10.1007/s00359-004-0531-6
- Schendzielorz T., Peters W., Boekhoff I., Stengl M. 2012. Time of day changes in cyclic nucleotides are modified via octopamine and pheromone in antennae of the Madeira cockroach. *Journal of Biological Rhythms* **27**: 388–397. <https://doi.org/10.1177/0748730412456265>
- Schendzielorz T., Schirmer K., Stolte P., Stengl M. 2015. Octopamine regulates antennal sensory neurons via daytime-dependent changes in cAMP and IP3 levels in the hawkmoth *Manduca sexta*. *PLoS One* **10** (3): e0121230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121230>
- Schmitz H., Schmitz A., Bleckmann H. 2001. Morphology of a thermosensitive multipolar neuron in the infrared organ of *Merimna atrata* (Coleoptera, Buprestidae). *Arthropod Structure and Development* **30** (2): 99–111. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(01\)00028-7](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(01)00028-7)
- Schmitz A., Schätzel H., Schmitz H. 2010. Distribution and functional morphology of photomechanic infrared sensilla in flat bugs of the genus *Aradus* (Heteroptera, Aradidae). *Arthropod Structure and Development* **39** (1): 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.10.007>
- Sen R., Wu M., Branson K., Robie A., Rubin G. M., Dickson B. J. 2017. Moonwalker descending neurons mediate visually evoked retreat in *Drosophila*. *Current Biology* **27** (5): 766–771. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.008>

- Simpson B. S., Ritzmann R. E., Pollack A. J. 1986. A comparison of the escape behaviors of the cockroaches *Blaberus craniifer* and *Periplaneta americana*. *Journal of Neurobiology* **17** (5): 405–419. <https://doi.org/10.1002/neu.480170505>
- Someya M., Ogawa H. 2018. Multisensory enhancement of burst activity in an insect auditory neuron. *Journal of Neurophysiology* **120** (1): 139–148. <https://doi.org/10.1152/jn.00798.2017>
- Staudacher E. 1998. Distribution and morphology of descending brain neurons in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Cell and Tissue Research* **294**: 187–202. <https://doi.org/10.1007/s004410051169>
- Strausfeld N. J., Bassemir U., Singh R. N., Bacon J. P. 1984. Organizational principles of outputs from dipteran brains. *Journal of Insect Physiology* **30**: 73–93. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(84\)90109-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(84)90109-4)
- Strausfeld N. J., Hirth F. 2013. Deep homology of arthropod central complex and vertebrate basal ganglia. *Science* **340** (6129): 157–161. doi: 10.1126/science.1231828
- Strube-Bloss M. F., Nawrot M. P., Menzel R. 2011. Mushroom body output neurons encode odor–reward associations. *Journal of Neuroscience* **31** (8): 3129–3140. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2583-10.2011>
- Szczecinski N. S., Brown A. E., Bender J. A., Quinn R. D. 2014. A neuromechanical simulation of insect walking and transition to turning of the cockroach *Blaberus discoidalis*. *Biological Cybernetics* **108** (1): 1–21. <https://doi.org/10.1007/s00422-013-0573-3>
- Taylor B. E., Lukowiak K. 2000. The respiratory central pattern generator of *Lymnaea*: a model, measured and malleable. *Respiration Physiology* **122** (2–3): 197–207. [https://doi.org/10.1016/S0034-5687\(00\)00159-6](https://doi.org/10.1016/S0034-5687(00)00159-6)
- Turner-Evans D. B., Jayaraman V. 2016. The insect central complex. *Current Biology* **26** (11): R453–R457. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.006>
- Tuthill J. C., Wilson R. I. 2016. Mechanosensation and adaptive motor control in insects. *Current Biology* **26** (20): R1022–R1038. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.070>
- Verburt L., Ferreira M., Ferguson J. W. H. 2011. Male field cricket song reflects age, allowing females to prefer young males. *Animal Behaviour* **81** (1): 19–29. doi:10.1016/j.anbehav.2010.09.010
- Vergoz V., Roussel E., Sandoz J. C., Giurfa M. 2007. Aversive learning in honeybees revealed by the olfactory conditioning of the sting extension reflex. *PLoS One* **2**, e288. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000288>
- Vergoz V. H., McQuillan J., Geddes L. H., Pullar K., Nicholson B. J., Paulin M. G., Mercer A. R. 2009. Peripheral modulation of worker bee responses to queen mandibular pheromone. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 20930–20935. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907563106>
- Wada-Katsumata A., Schal C. 2019. Antennal grooming facilitates courtship performance in a group-living insect, the German cockroach *Blattella germanica*. *Scientific Reports* **9** (1): 2942. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39868-x>
- Westin J., Langberg J. J., Camhi J. M. 1977. Responses of giant interneurons of the cockroach *Periplaneta americana* to wind puffs of different directions and velocities. *Journal of Comparative Physiology* **121**: 307–324. <https://doi.org/10.1007/BF00613011>
- Wicher D. 2018. Tuning insect odorant receptors. *Frontiers in Cellular Neuroscience* **12**: 94. <https://doi.org/10.3389/fncel.2018.00094>
- Wiese K. 1981. Influence of vibration on cricket hearing: interaction of low frequency vibration and acoustic stimuli in the omega neuron. *Journal of Comparative Physiology* **143** (1): 135–142. <https://doi.org/10.1007/BF006606077>
- Wu Q., Zhao Z., Shen P. 2005. Regulation of aversion to noxious food by *Drosophila* neuropeptide Y- and insulin-like systems. *Nature Neuroscience* **8** (10): 1350–1355. <https://doi.org/10.1038/nn1540>
- Zeiner R., Tichy H. 1998. Combined effects of olfactory and mechanical inputs in antennal lobe neurons of the cockroach. *Journal of Comparative Physiology A* **182**: 467–473.
- Zhao X., Pfuhl G., Surlykke A., Tro J., Berg B. G. 2013. A multisensory centrifugal neuron in the olfactory pathway of heliothine moths. *Journal of Comparative Neurology* **521** (1): 152–168. <https://doi.org/10.1007/s003590050194>
- Zhou S., Stone E. A., Mackay T. F., Anholt R. R. 2009. Plasticity of the chemoreceptor repertoire in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genetics* **5** (10): p.e1000681. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000681>
- Zhukovskaya M. I. 2012. Modulation by octopamine of olfactory responses to nonpheromone odorants in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Chemical Senses* **37** (5): 421–429. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjr121>
- Zhukovskaya M. I., Kapitsky S. V. 2006. Activity modulation in cockroach sensillum: The role of octopamine. *Journal of Insect Physiology* **52**: 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.005>
- Zhukovskaya M. I., Polyakovskiy A. D. 2017. Biogenic amines in insect antennae. *Frontiers in Systems Neuroscience* **11**: 45. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2017.00045>
- Zhukovskaya M. I., Yanagawa A., Forschler B. T. 2013. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects* **4** (4): 609–630. <https://doi.org/10.3390/insects4040609>
- Zill S. N. 1986. A model of pattern generation of cockroach walking reconsidered. *Journal of Neurobiology* **17** (4): 317–328. <https://doi.org/10.1002/neu.480170406>

- Zill S. N., Büschges A., Schmitz J. 2011. Encoding of force increases and decreases by tibial campaniform sensilla in the stick insect, *Carausius morosus*. *Journal of Comparative Physiology A*. **197** (8): 851–867. <https://doi.org/10.1007/s00359-011-0647-4>
- Zill S. N., Chaudhry S., Büschges A., Schmitz J. 2015. Force feedback reinforces muscle synergies in insect legs. *Arthropod Structure and Development* **44** (6 A): 541–553. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.001>
- Zorović M., Hedwig B. 2013. Descending brain neurons in the cricket *Gryllus bimaculatus* (de Geer): auditory responses and impact on walking. *Journal of Comparative Physiology A* **199** (1): 25–34. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0765-7>

THE CONTRIBUTION OF SENSORY STIMULATION TO MOTOR PERFORMANCE IN INSECTS

M. I. Zhukovskaya, I. Ju. Severina, I. L. Isavnina, A. N. Knyazev

Key words: insect, behaviour, sensory systems, receptors, locomotion.

SUMMARY

Rapid adaptation of insects to changes in the environment is largely due to the plasticity of their response to biologically significant external signals. The generation of behaviour by the nervous system of an insect, like that in other animals, consists of the sensory, integrative and motor components, but sensory inputs of different modalities adjust the behavioural response at all levels of neural processing. The integrative component ends with the formation of a motor command, which is then carried out by circuits that coordinate motor neurons. The adjustment of motor nerve centres to the current situation is performed at two levels: local and central. Sensory feedback from proprioceptors that carry information about the position of the limb adapts insect movements to the local situation. Contribution of exteroceptor signals of different modalities at the organism level, which integrates current sensory signals to control command neurons, remains largely unexplored, although it provides high adaptability of insect behavior.

УДК 59.595.76 575.2

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ
МЕЖДУ КОМАРАМИ *CULEX VAGANS* WIEDEMANN, 1828
И *CULEX TORRENTIUM* MARTINI, 1925
(DIPTERA, CULICIDAE)**

© 2021 г. М. В. Федорова, ^{1*} Е. В. Шайкевич, ^{2,3**} К. А. Сычева, ^{4***}
А. В. Халин, ^{5****} И. М. Махинова, ^{6*****} Л. А. Ганушкина ^{3*****}

¹ Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии Роспотребнадзора
ул. Новогиревская, 3а, Москва, 111123 Россия
* e-mail: culicidae@mail.ru

² Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия
** e-mail: elenashaikevich@mail.ru

³ Институт медицинской паразитологии, тропических и трансмиссивных заболеваний
им. Е. И. Марциновского Первого МГМУ им. И. М. Сеченова
ул. Малая Пироговская, 20, Москва, 119435 Россия
***** e-mail: lganushkina@mail.ru

⁴ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
ул. Колмогорова, 1, стр. 12, Москва, 119192 Россия
*** e-mail: k.sycheva2019@gmail.com

⁵ Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
**** e-mail: hallisimo@yandex.ru

⁶ Читинская противочумная станция Роспотребнадзора
ул. Биологическая, 1, Чита, 672014 Россия
***** e-mail: mixer-i@mail.ru

Поступила в редакцию 29.10.2020 г.

После доработки 7.08.2021 г.

Принята к публикации 7.08.2021 г.

Для уточнения диагностики видов *Culex vagans* и *C. torrentium* изучены морфологические особенности гениталий самцов, а также маркерные участки ДНК (*COI* и *ITS2*). Исследованы бальзамные микропрепараты гениталий самцов данных видов из различных частей ареалов, для генетического анализа использован спиртовой материал. Обнаружены морфологические различия между гениталиями самцов *C. vagans* и *C. torrentium* в форме латеральной пластинки фаллосомы. Генетические различия между видами составляют 3.5–3.6 % по участку гена *COI* и 14 % по участку ядерного маркера *ITS2*. Последовательность *ITS2* у *C. vagans* установлена впервые. Полученные данные могут быть использованы для определения *C. vagans* и *C. torrentium* и уточнения их ареалов.

Ключевые слова: кровососущие комары, диагностика видов, гениталии самцов, молекулярная филогения, *COI*, *ITS2*, *Culicidae*, *Culex vagans*, *Culex torrentium*.

DOI: 10.31857/S0367144521030059

Начиная с 90-х годов XX в. в странах Южной и Центральной Европы регулярно регистрируют заболевания лихорадкой Западного Нила (ЛЗН) (Leggiewie et al., 2016). В Российской Федерации природные очаги заболевания находятся на территории Южного федерального округа, в Нижнем и Среднем Поволжье и некоторых областях центрального региона (Platonov et al., 2014). Основные переносчики вируса Западного Нила (ВЗН) – это кровососущие комары рода *Culex* Linnaeus, 1758, в том числе представители группы *pipiens*: *C. pipiens* Linnaeus, 1758 и *C. torrentium* Martini, 1925 (Leggiewie et al., 2016). Данные виды морфологически близки, из них первый встречается в Палеарктике повсеместно, тогда как ареал *C. torrentium* ограничен Европой и Западной Сибирью (Виноградова, 1997). В отечественной литературе в течение длительного времени *Culex torrentium* чаще упоминался как *C. exilis* Dyar, 1924 (Виноградская, 1970; Гуцевич и др., 1970). Между тем название *C. exilis*, согласно ревизии, проведенной Эдвардсом (Edwards, 1926), представляет собой синоним *C. vagans* Wiedemann, 1828 (Гуцевич и др., 1970; Harbach, 1988). *Culex vagans* распространен в восточной части Палеарктики (в том числе на юге Восточной Сибири и на Дальнем Востоке РФ), очень сходен с *C. torrentium* (Гуцевич и др., 1970; Супин, 1983; Chong, Wada, 1985), но не отмечен как переносчик ВЗН. Таким образом, название *C. exilis* в России использовалось для двух видов – *C. torrentium* и *C. vagans*. В последние десятилетия *C. vagans* стал упоминаться в списках видов кровососущих комаров европейской части России (Горностаева, 2000; Будаева и др., 2014) и Западной Сибири (Малькова и др., 2013), т. е. был указан для территорий, выходящих за пределы ранее известного ареала данного вида. Цель нашей работы заключалась в уточнении диагностических признаков, позволяющих надежно дифференцировать *C. vagans* и *C. torrentium*.

Согласно литературным данным, *Culex torrentium* и *C. vagans* имеют ряд морфологических различий.

1. Признаки хетома личинки противоречивы. Так, Гуцевич с соавт. (Гуцевич и др., 1970) указывают наличие 5 пар пучков волосков на сифоне у *Culex vagans* и 4 пар – у *C. torrentium*. Р. Харбах (Harbach, 1988) же отмечает, что у *C. vagans* на сифоне может быть как 4, так и 5 пучков, и предлагает дополнительные признаки для различения этих видов (строение волосков на груди, а также на 3-м, 4-м, 5-м и 10-м сегментах брюшка).

2. Имаго *Culex vagans* характеризуется светлыми продольными полосами на передней поверхности передних и средних бедер и голеней, у *C. torrentium* таких полос нет (Harbach, 1988). Однако Гуцевич с соавт. (Гуцевич и др., 1970) отмечают изменчивость этого признака и наличие экземпляров *C. vagans* с едва выраженными полосами.

3. Гениталии самцов сем. *Culicidae*, как правило, имеют четкие видоспецифичные морфологические признаки, но у *Culex torrentium* и *C. vagans* гениталии очень похожи (Гуцевич и др., 1970). Р. Харбах (Harbach, 1988) указывает на различие в форме дорсальной и латеральной пластин фаллосомы, но не включает эти признаки в определительную таблицу и считает необходимым проведение дополнительных исследований. Кроме того, данный автор отметил следующие различия в строении генитального ап-

парата: лопасти IX тергита с 6–14 щетинками у *C. vagans* и 5–11 – у *C. torrentium*, на бородавке коксита уплощенная щетинка на вершине заострена у *C. vagans* и округлая – у *C. torrentium*.

Генетический анализ подтверждает различия между *Culex pipiens* и *C. torrentium* (Федорова, Шайкевич, 2007; Becker et al., 2012; Danabalan et al., 2012), а также между *C. pipiens* и *C. vagans* (Wang et al., 2012; Maekawa et al., 2016), но специальных сравнительных генетических исследований в отношении *C. torrentium* и *C. vagans* не проводили.

В работе были поставлены следующие задачи: изучить строение генитального аппарата самцов методами световой и растровой электронной микроскопии, а также провести молекулярно-генетический анализ двух маркерных участков ДНК. Один из них находится в области митохондриального гена цитохромоксидазы (*COI*) и ранее был рекомендован для диагностики *C. pipiens* и *C. torrentium* (Shaikevich, 2007; Danabalan et al., 2012), а также использован в Китае, Японии и Южной Корее для определения *C. vagans* (Wang et al., 2012; Maekawa et al., 2016). Второй маркерный участок, расположенный в высоко вариабельной области транскрибируемого спейсера рибосомной РНК (ITS2), также применяли для определения видов рода *Culex* (Miller et al., 1996), в том числе *C. pipiens* и *C. torrentium* в России (Федорова, Шайкевич, 2007). Использование маркеров ядерной ДНК, в частности ITS2, позволяет избежать ошибок видовой идентификации в случаях митохондриальной интрогрессии при гибридизации близких видов (Абрамсон, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в лаборатории паразитологии и в Центре коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (ЗИН), а также в лаборатории природно-очаговых инфекций ЦНИИ эпидемиологии и в Институте общей генетики РАН. Использованы материалы фондовых коллекций ЗИН (спиртовой материал, бальзамные микропрепараты), Института Медицинской паразитологии, тропических и трансмиссивных заболеваний (ИМПТиЗ) (спиртовой материал), сборы сотрудников Читинской Противочумной станции (спиртовой материал).

Морфологический анализ. Изучены бальзамные микропрепараты гениталий самцов 2 видов: *Culex vagans* (17 экз.) и *C. torrentium* (10 экз.).

Culex vagans. **Россия.** *Забайкальский край:* Каларский р-н, пос. Чара, 1 ♂ (№ 1704). *Амурская обл.:* г. Зея, 06.IX.1970, 1 ♂ (№ 7) (ИМПТиЗ). *Хабаровский край:* Верхнебуреинский р-н, пос. Ургал, 4 ♂ (№№ 1392, 1394, 1494, 1498). *Приморский край:* г. Уссурийск, 2 ♂ (№№ 1170, 1254); Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», 8 ♂ (№№ 1253, 1384–1387, 1391, 1393, 1975). **Китай.** Пров. Ляонин, Далянь, 1 ♂ (№ 1390) (ЗИН).

Culex torrentium. **Чехия.** 1 ♂ (№ 1406). **Россия.** *Ленинградская обл.,* 4 ♂ (№№ 277, 1169, 1400, 1402). *Ставропольский край:* г. Ессентуки, 1 ♂; г. Кисловодск, 1 ♂ (№ 1401). *Оренбургская обл.:* г. Оренбург, 22.VI.1935, 1 ♂. *Томская обл.:* г. Томск, 2 ♂ (№№ 1921, 1922).¹

Фотографии препаратов (1–4 фотографии каждого препарата) получали с помощью светового микроскопа Leica MZ95 и видеокамеры Leica DFC320. Обработку фотографий осуществляли в программе Helicon Focus 7. Всего было проанализировано 79 фотографий.

¹ Бальзамные микропрепараты *Culex torrentium* из Оренбурга, Томска, Ессентуков, Кисловодска и Ленинградской обл. (№№ 277, 1169, 1400) были подписаны как *Culex exilis* или *Culex exilis* = *C. torrentium*.

С целью уточнения строения пластин фаллосомы использовали растровый электронный микроскоп (РЭМ) Hitachi TM-1000. Были изучены 3 самца *Culex torrentium* и 2 самца *C. vagans* из коллекции ЗИН. Мы препарировали экземпляры при помощи вольфрамовых игл, микрохирургических ножниц и пинцета под бинокулярным микроскопом Leica MZ95, затем фиксировали на специальных столиках двухсторонним скотчем (Халин, 2009).

Генетический анализ. Всего исследовано 9 экз. *Culex vagans*. *Забайкальский край*: Шилкинский р-н, пос. Галкино, VII.2019, 2 личинки (№№ 1.2 и 1.3). Окр. Читы, IX.2019, 1 ♀ (№ 3). Оловянинский р-н, р. Олон, V.2019, 1 ♀ (№ 4) (Читинская противочумная станция). *Амурская обл.*: г. Зея, сборы 1970 г., 1 ♂ (№ 7), 2 ♀ (№№ 5 и 6) (ИМиТМ). *Приморский край*: с. Красный Яр, 22.VII.1939, 2 личинки (№№ 8 и 9) (ЗИН).

Выделение ДНК проводилось с использованием набора D1Atom™ DNA Prep («Изоген», Москва), ПЦР-набора Evrogen Encyclo PCR kit («Евроген», Москва). Для амплификации ITS2 использовали праймеры 5.8S и 28S (Porter, Collins, 1991). Размер ПЦР-фрагмента составляет для *Culex torrentium* – 410 п. н. и для *C. vagans* – 414 п. н. Участок гена цитохромоксидазы I (*COI*) размером около 750 п. н. амплифицировали с помощью праймеров TY-J-1460 (Simon et al., 1994) и COI-R (Shaikovich, 2007). ПРЦ-продукты выделяли из 1%-ного агарозного геля с помощью набора Clean up extraction kit («Евроген», Москва) для последующего секвенирования с BigDye Termination kit 3.1 (Applied Biosystems, США). Вновь полученные последовательности гена *COI* зарегистрированы в Генбанке (The National Center for Biotechnology Information) под номерами MT711531–MT711536, последовательности локуса ITS2 – под номерами MT711188–MT711190.

Для анализа нуклеотидных последовательностей были применены программы ChromasPro, BLASTN, ClustalW, MAFFT v. 6, MEGA v. 6. Филогенетические деревья построены с использованием метода Neighbor-Joining, эволюционные расстояния рассчитаны методом Maximum Composite Likelihood в программе MEGA v. 6 (Tamura et al., 2013). Результаты сравнивались с данными, полученными ранее для *Culex torrentium* и *C. pipiens* (Федорова, Шайкевич, 2007; Shaikovich, Zakharov, 2010), а также с последовательностями ДНК *C. vagans* и видов рода *Culex*, отобранными из ГенБанка. Соответствующие регистрационные номера представлены на дендрограммах. Статистическую достоверность ветвей филогенетических деревьев оценивали бутстреп-методом (1000 итераций). Генетические различия вычисляли как уровень эволюционной дивергенции между последовательностями и анализировали в программе MEGA v. 6 (Tamura et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологический анализ. Исследование гениталий самцов *Culex vagans* и *C. torrentium* показало, что у обоих видов парапрокт имеет длинные, серповидно изогнутые, склеротизованные базальные отростки, расположенные симметрично относительно фаллосомы (рис. 1, А–Е). Форма, длина и кривизна отростков практически одинаковы у обоих видов. Фаллосома представлена тремя отделами: вентральной, дорсальной и латеральной пластинками. Вентральная пластинка (ventral arm) имеет заостренный дистальный конец, и по форме одинакова у *C. vagans* и *C. torrentium*. Дорсальная пластинка (dorsal arm) в дистальной части у обоих видов также имеет сходную листовидную форму (рис. 1, В, Г, Д, Е). Латеральная пластинка представлена структурой сложной формы. У *C. torrentium* латеральная пластинка широкая, дистальный конец покрыт многочисленными шипиками, а у *C. vagans* – узкая, с редкими шипиками. У основания латеральной пластинки *C. torrentium* развит широкий базальный выступ, который в 1.3–1.6 раза короче дистальной части пластинки; конец выступа тупой, угол между основанием выступа и дистальной частью пластинки острый (рис. 1, Г, Е). У *C. vagans* этот выступ узкий, сужающийся к концу, в 2–2.5 раза короче дистальной части, угол между основанием выступа и дистальной частью пластинки

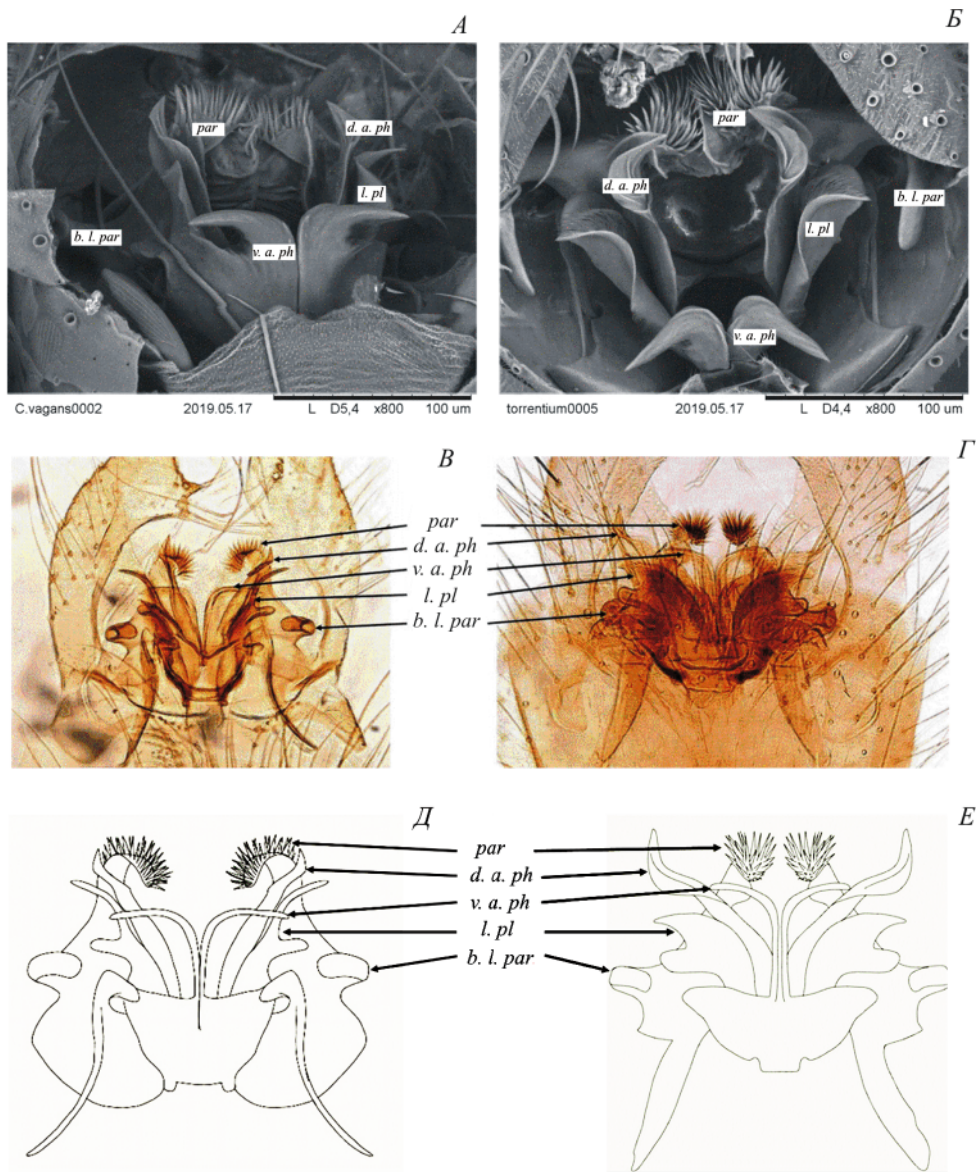


Рис. 1. Гениталии самцов *Culex vagans* Wiedemann (A, B, Д) и *C. torrentium* Martini (Б, Г, E).

A, Б – под сканирующим электронным микроскопом; B, Г – под световым микроскопом; Д, E – схема.
A, B–E – вид снизу; Б – вид сзади.

b. l. par – базальный вырост парапрокта; *d. a. ph* и *v. a. ph* – дорсальная и вентральная пластинки фаллосомы; *l. pl* – латеральная пластинка; *par* – парапрокты.

прямой (рис. 1, В, Д). Гениталии самцов из коллекции ЗИН, подписанные как *Culex exilis* или *Culex exilis* = *C. torrentium*, по строению идентичны таковым *C. torrentium*. Экземпляр имаго ♂ № 7 из коллекции ИМПТиТЗ по строению гениталий определен нами как *C. vagans*.

Генетический анализ. При сравнении нуклеотидных последовательностей гена *COI* мтДНК *Culex vagans* с таковыми *C. torrentium* и *C. pipiens* обнаружены 21 или 22 нуклеотидные замены в паре *C. vagans* и *C. pipiens* и 22–25 замен в паре *C. vagans* и *C. torrentium*. Различия между *C. vagans* и *C. torrentium* составили 3.5–3.6 %, что соответствует уровню межвидовых различий и незначительно превышает уровень различий между *C. pipiens* и *C. torrentium* (табл. 1). Определение имаго ♂ № 7 и личинок №№ 1.2 и 1.3 как *C. vagans* по морфологическим признакам подтверждено анализом маркерного участка *COI* (ГенБанк, №№ МТ711531 и МТ711532).

На филогенетической дендрограмме *Culex vagans*, *C. pipiens* и *C. torrentium* образуют отдельные кластеры, внешняя группа представлена видами группы *sitiens* подрода *Culex*: *C. pseudovishnui* Colless, 1957; *C. tritaeniorhynchus* Giles, 1901 и *C. vishnui* Theobald, 1901 (рис. 2).

Сравнение последовательностей ДНК гена *COI* экземпляров *Culex vagans* выявило 6 митохондриальных гаплотипов (ГенБанк, №№ с МТ711531 по МТ711536). Среди них 3 гаплотипа отмечено в материале из Забайкалья (2019 г.), 2 – из Амурской обл. (1970 г.) и 1 – из Приморья (1939 г.) (см. рис. 2). Полученные последовательности *C. vagans* отличаются от таковых из Южной Кореи на 0.3 %, из Японии – на 0.5 % и из КНР – на 1.3 %, что соответствует уровню внутривидовой изменчивости данного участка ДНК. В целом на исследованном участке гена *COI* различия между особями *C. vagans* из географически удаленных популяций варьировали от 0.3 до 1.6 % (табл. 2). Разнообразие последовательностей ДНК гена *COI* среди наших 9 экз. *C. vagans* составило 0.2 % (см. табл. 2). Для *C. vagans* из Южной Кореи и Японии также характерна изменчивость мтДНК в пределах одной популяции (см. рис. 2, табл. 2).

При сравнении ядерной ДНК мы исследовали область ITS2 кластера генов рРНК и в последовательностях у *Culex vagans*, *C. torrentium* и *C. pipiens* обнаружены замены нуклеотидов, делеции и вставки (рис. 3). Генетические отличия *C. vagans* от *C. torrentium* и *C. pipiens* (биотипы ‘*pipiens*’ и ‘*molestus*’ Forskal, 1775) составляют соответственно 14 и 17 % (см. табл. 1). *Culex vagans* образует отдельный

Таблица 1. Межвидовые и внутривидовые (отмечены полужирным шрифтом) генетические различия в роде *Culex* L. на основе анализа гена *COI* и ITS2

Вид	<i>COI</i>			ITS2		
	<i>C. vagans</i>	<i>C. torrentium</i>	<i>C. pipiens</i>	<i>C. vagans</i>	<i>C. torrentium</i>	<i>C. pipiens</i>
<i>C. vagans</i> Wiedemann	0.00483	0.004*	0.001*	0.00410	0.008*	0.006*
<i>C. torrentium</i> Martini	0.03471	–	–	0.14145	–	–
<i>C. pipiens</i> L.	0.03666	0.01300	–	0.17276	0.14487	–
<i>C. vishnui</i> Theobald	0.07310	0.08435	0.08347	0.18067	0.14284	0,14796

Примечание. * – данные по: Шайкевич, 2015.



Рис. 2. Филогенетическая дендрограмма видов группы *pipiens* по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *COI*.

кластер на дендрограмме, значительно отличаясь от кластеров *C. torrentium*, *C. pipiens* и *C. vishnui* (рис. 4). В ГенБанке нет зарегистрированных последовательностей ITS2 *C. vagans* из других регионов. У исследованных нами экземпляров *C. vagans* ДНК в области ITS2 мало вариабельна, внутривидовые различия составляют 0.4 % (см. табл. 1). Нами обнаружено 3 гаплотипа. 1-й (ГенБанк № MT711188) найден у 3 экз. из Забайкалья (№№ 1.2, 3 и 4). 2-й (ГенБанк

Таблица 2. Межпопуляционные и внутривидовые (отмечены полужирным шрифтом) генетические различия у *Culex vagans* Wiedemann на основе анализа гена *COI*

Страна происхождения популяции <i>C. vagans</i>	Россия	Южная Корея	Япония
Россия	0.00187	0.0047	0.0092
Южная Корея	0.00312	–	–
Япония	0.00528	0.00716	–
Китай	0.01329	0.01483	0.01687

№ МТ711189), отличающийся от 1-го одной мутацией (С325Т), обнаружен у всех 3 экз. из Амурской обл. (№№ 5, 6 и 7) и 1 экз. из Забайкалья (№ 1.3). 3-й гаплотип (ГенБанк № МТ711190) найден среди экземпляров *C. vagans* из Приморья и характеризуется отсутствием одного из 6 микросателлитных повторов АС в районе сайтов 168–180.

ОБСУЖДЕНИЕ

Culex vagans, *C. torrentium*, а также *C. pipiens* относятся к группе *pipiens* подрода *Culex*, но принадлежат к разным подгруппам: *C. torrentium* и *C. vagans* – к подгруппе *trifilatus*, а *C. pipiens* – к подгруппе *pipiens* (Harbach, 2011). Однако по мнению Р. Харбаха (Harbach, 1988), среди видов своей подгруппы *C. vagans* занимает особое место, отличаясь от них и от *C. pipiens* наличием продольных полос на передних и средних бедрах и голенях. Этот признак сближает *C. vagans* с видами подгруппы *theileri*. Проведенный нами филогенетический анализ также подтверждает, что *C. vagans* эволюционно далек как от *C. pipiens*, так и от *C. torrentium*, и генетические различия между *C. torrentium* и *C. pipiens* меньше, чем между *C. vagans* и каждым из указанных видов.

Сложности диагностики *Culex vagans* по морфологическим признакам были известны и ранее. Так, *Culex tipuliformis* Theobald, 1901, синоним *C. vagans*, был включен в список видов фауны Турции в 1931 г. Мартини (Martini, 1931, цит. по: Harbach, 1988) на основании признаков гениталий самцов. Повторное изучение данных препаратов показало принадлежность исследуемых экземпляров к *C. torrentium* (Mattingly, 1955). В Египте из-за наличия светлых полосок на передних и средних бедрах и голенях название *C. vagans* ошибочно относили к *Culex theileri* Theobald, 1903 (Ramsdale et al., 2001).

Проведенные нами исследования подтвердили результаты Р. Харбаха (Harbach, 1988): диагностические различия в строении гениталий самцов *Culex vagans* и *C. torrentium* заключаются в форме латеральной пластинки фаллосомы. Харбах исследовал экземпляры из Афганистана, Ирана, Гонконга и 1 экз. из России (Владивосток) – лектотип *C. exilis*. В нашей работе этот список расширен за счет материала из других частей ареала, расположенных на юге Восточной Сибири и на Дальнем Востоке России. Кроме того, морфологические данные нами подтверждены высоким уровнем генетических различий по митохондриальному и ядерному маркерам, что позволяет использовать указанные морфологические признаки для различения *C. vagans* и *C. torrentium*.

```

#MT711188_Culex_vagans_h1      TTTATCTATT CAACTGTGGC CTCCACAC- -----G----- -ACGCAGCA GAATGGTGTT TTGCTGCCTT CGGTGGCTGG CAAACATTC [180]
#MT711189_Culex_vagans_h2      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [180]
#MT711190_Culex_vagans_h3      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [180]
#AJ850085_Culex_pipiens        TTTATCTATT CAACTGTGCA CACA----- -CGCAGCA GAATGGTGTT TTGCTGCCTT CGGTGGCTGG CAAACATTC [180]
#AJ850083_Culex_torrentium     TTTATCTATT CAACTGTGGC CACA----- -CGCAGCA GAATGGTGTT TTGCTGCCTT CGGTGGCTGG CAAACATTC [180]
#AF165899_Culex_vishnuai      TTTATCTATT CAACTGTGTG TGCTCTCTC- ----GGGAG CATAACGCA GCATGGTGTT TTGCTGCCTT CGGTGGCTGG CAAACATTT [180]

#MT711188_Culex_vagans_h1      AAGACGTC- TCAGC- --GG GTTTC----- -CGAAGAC AGCACTG-GT GCGGACTCC GAAACACAAC GACACACA CAGCGGGTGA [270]
#MT711189_Culex_vagans_h2      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [270]
#MT711190_Culex_vagans_h3      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [270]
#AJ850085_Culex_pipiens        AAGACGTC A GCGGCTCGG GTTTTGTTT GCGGACGGC CACACTG-GT GCGGACGAC GCGACTGAAC GGAC----GA CGRACGCGT [270]
#AJ850083_Culex_torrentium     AAGACGTC A GCGGCTCTGG GGCTC----- -CGAAGAC CACACTGGT GCGGACACC GA-----ACT CCCTGACGGT [270]
#AF165899_Culex_vishnuai      AAGATACTC- CCGGTTCCGG T----- -GCGACGACC ATCACTG-GC GCGGACAC- -----GACGT [270]

#MT711188_Culex_vagans_h1      GAGAATACAT CCCACACACC AACCTGGCTT GGGGCGCGAT GTAGCATCTC TCTCCGGC- ------TCG CTCGTTTCGTG [360]
#MT711189_Culex_vagans_h2      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [360]
#MT711190_Culex_vagans_h3      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [360]
#AJ850085_Culex_pipiens        GAGAATACCT CCCACACACC AACCTGGCTT GGGGCGCGAT GTATCATCTC TCAGCGGTC ACCTCGTGT CACAGTTC. TTGCTCATC [360]
#AJ850083_Culex_torrentium     GAGAATACAT CCCACACACC AACCTGGCTT GGGGCGCGAT GTAGCATCTC TCACTTTG- -GTCTTGGCGT TTCG----- [360]
#AF165899_Culex_vishnuai      GAGAATACAT CCCACACACC AACCTGGCTT GGGGCGCGAT GTAAGCTCTC TCG----- [360]

#MT711188_Culex_vagans_h1      TT--TTGTCC GGGGTACCGC GTCGGGGCCA --AMAAACC C----- [450]
#MT711189_Culex_vagans_h2      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [450]
#MT711190_Culex_vagans_h3      .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- .....T----- [450]
#AJ850085_Culex_pipiens        CGGCGTCGTC GGGGTACCGC GTCCAGAA --CAGAACA CCCAACACAC GAGCAGCGCA TCAGCAAGC- GATAAGATAA A-CCCCCATG [450]
#AJ850083_Culex_torrentium     ---GTCGTC GGGGTACCGC GTCGCCGGCC --CGAAAATA T----- -A TATATAGAC GAGGCGGAT ACACACCATG [450]
#AF165899_Culex_vishnuai      C---GATGTC GGGGTACCGC GTCGACTGTT --CATGAACC A----- -TATC----- --TCACCATG [450]

```

Рис. 3. Сравнение области ITS2 у *Culex vagans* Wiedemann, *C. pipiens* L. и *C. torrentium* Martini и *C. vishnuai* Theobald.

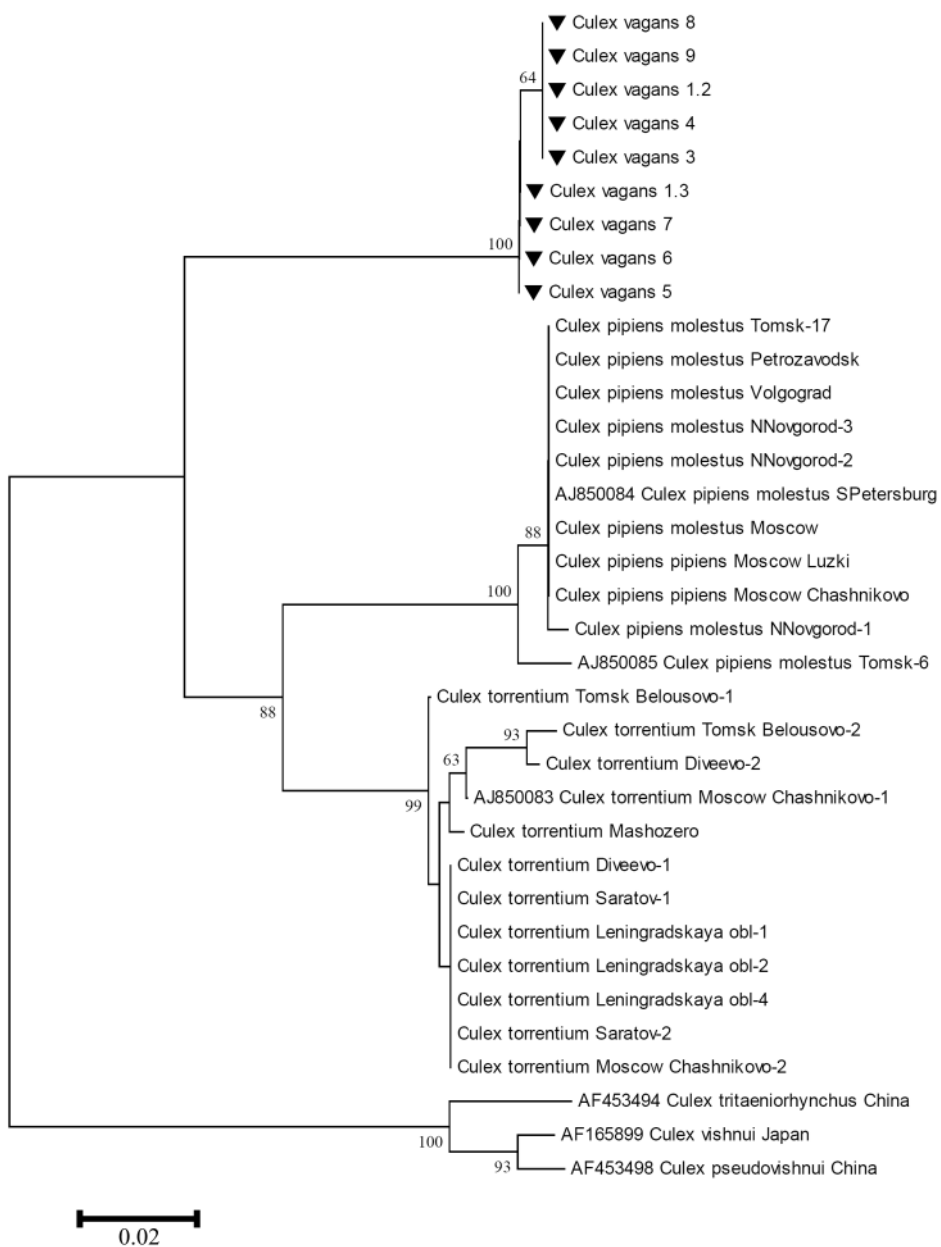


Рис. 4. Филогенетическая дендрограмма форм группы *pipiens* по данным анализа нуклеотидных последовательностей области ITS2 кластера генов рРНК.

Хотя небольшой объем материала не позволяет делать выводы относительно разнообразия популяций *Culex vagans*, интересно отметить генетические различия между экземплярами, собранными в трех регионах с временными промежутками в 30–80 лет. В каждой выборке выявлены митохондриальные гаплотипы, не повторяющиеся у особей из других выборок. Одинаковые ядерные гаплотипы обнаружены у особей, собранных в Забайкалье и Амурской обл. с интервалом в 50 лет. Образцы 1939 г. из Приморья практически идентичны по исследованным генетическим маркерам, но отличаются от экземпляров из других областей. Наиболее разнообразна ДНК у экземпляров, собранных в Забайкалье в 2019 г.: у них обнаружены 3 митохондриальных и 2 ядерных гаплотипа. Расстояния между точками сбора позволяют предполагать пространственную изоляцию особей и независимое накопление мутаций со временем. Такая географическая изменчивость, однако, не превышает обычный порог внутривидовой и свидетельствует о наличии единой популяции *C. vagans* на востоке России. Такое же разнообразие мтДНК было выявлено у *C. torrentium* (Shaikovich, Zakharov, 2010). В отличие от *C. vagans* и *C. torrentium*, у *C. pipiens* наблюдается крайне низкий уровень полиморфизма мтДНК при отсутствии снижения разнообразия ядерной ДНК, что связывают с инфекцией симбиотической бактерией *Wolbachia* (Shaikovich, Zakharov, 2010).

В Европе недавние исследования показали, что *Culex torrentium* – более эффективный переносчик ВЗН, чем *C. pipiens* (Hesson et al., 2014; Zित्रa et al., 2016). Напротив, *C. vagans* не входит в число переносчиков арбовирусных инфекций (Karthika et al., 2018). В средней полосе европейской части России вспышки ЛЗН наблюдаются регулярно в ряде областей, в том числе Воронежской, Липецкой, Саратовской и Ульяновской (Путинцева и др., 2020). Точное определение переносчиков ВЗН имеет большое значение для мониторинга их численности и прогнозирования эпидемической ситуации. Проведенные нами исследования подтвердили отсутствие *C. vagans* на территории европейской части России и Западной Сибири, однако изученный материал недостаточен для того, чтобы делать окончательные выводы. Полученные данные могут послужить основой для определения современных границ ареалов *C. torrentium* и *C. vagans* и уточнения видового состава переносчиков ЛЗН в очагах заболевания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Подтверждены различия в строении генитального аппарата самцов *Culex vagans* и *C. torrentium*: у первого вида латеральная пластинка фаллосомы и расположенный на ней базальный выступ более узкие.
2. Генетические отличия *Culex vagans* от *C. torrentium* составляют 3.5–3.6 % на исследованном участке гена *COI* и 14 % в области ITS2. Последовательность ITS2 у *C. vagans* установлена впервые.
3. Полученные данные могут быть использованы для различения *Culex vagans* и *C. torrentium* и уточнения их ареалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на базе Центра коллективного пользования «Таксон» при поддержке Государственной темы «Пути формирования видового, таксономического и морфоэкологического разнообразия паразитических и кровососущих членистоногих»

(Гос. регистрационный номер: АААА-А17-117030310209-7) с использованием уникальной фондовой коллекции Зоологического института РАН, а также при финансовой поддержке проекта № 0112-2019-0002 «Генетические технологии в биологии, медицине, сельскохозяйственной и природохозяйственной деятельности».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н. И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. Вестник Вавиловского общества генетики и селекции **11** (2): 307–331.
- Будаева И. А., Колупаев А. С., Веслевская Е. Ю., Болгова А. В. 2014. К таксономическому составу и изученности кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Воронежской области. В кн.: С. П. Гапонова (ред.) Современные проблемы зоологии и паразитологии. Воронеж: Издательство «Дом ВГУ», с. 21–29.
- Виноградова Е. Б. 1997. Комары комплекса *Culex pipiens* в России (таксономия, распространение, экология, физиология, генетика, практическое значение и контроль). Л.: Зоологический институт РАН, 307 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 271).
- Виноградская О. Н. 1970. К нахождению *Culex torrentium* Martini (*Culex exilis* Dyar) в Подмоскowie. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **4**: 502–504.
- Горностаева Р. М. 2000. Список комаров (сем. Culicidae) европейской части России. Паразитология **34** (5): 428–433.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука, 384 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 3, вып. 4).
- Кухарчук Л. П. 1980. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Сибири. Систематика. Новосибирск: Наука, 223 с.
- Малькова М. Г., Якименко В. В., Винарская Н. П., Немчинова Н. Н., Михайлова О. А. 2013. Кровососущие комары Западной Сибири: фауна, систематика, особенности экологии, методы полевых и лабораторных исследований: методическое пособие. Омск: ООО ИЦ «Омский научный вестник», 80 с.
- Путинцева Е. В., Алексейчик И. О., Чеснокова С. Н., Удовиченко С. К., Бородай Н. В., Никитин Д. Н., Агаркова Е. А., Батурин А. А., Шпак И. М., Фомина В. К., Несговорова А. В., Смелянский В. П., Викторов Д. В., Топорков А. В. 2020. Результаты мониторинга возбудителя лихорадки Западного Нила в Российской Федерации в 2019 г и прогноз развития эпидемической ситуации на 2020 г. Проблемы особо опасных инфекций **1**: 51–60.
- Супин В. И. 1983. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Восточного Забайкалья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 28 с.
- Федорова М. В., Шайкевич Е. В. 2007. Морфологические и молекулярно-генетические различия имаго комаров *Culex torrentium* и *C. pipiens* (Diptera, Culicidae) Московского региона. Энтомологическое обозрение **86** (1): 32–41.
- Халин А. В. 2009. Трехмерность формы гениталий самцов комаров в диагностике видов рода *Aedes* Meigen, 1818 (Diptera, Culicidae). Паразитология **43** (5): 389–410.
- Шайкевич Е. В. 2015. Генетическая идентификация близкородственных видов насекомых и роль симбионтов в их эволюции (на примере комплекса видов *Culex pipiens* и *Adalia* spp.). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: Институт общей генетики РАН, 45 с.
- Becker N., Jost A., Weitzel T. 2012. The *Culex pipiens* complex in Europe. Journal of the American Mosquito Control Association **28** (4s): 53–67. doi: 10.2987 / 8756-971X-28.4s.53
- Chong Y. J., Wada Y. 1985. Seasonal prevalence of the vector mosquitoes of Japanese encephalitis virus in Kyungpook Province, Korea. The Korean Journal of Parasitology **23** (1): 139–150.
- Dahl C. 1988. Taxonomic studies on *Culex pipiens* and *Culex torrentium*. Biosystematics of Haematophagous Insects **37**: 149–172.
- Danabalan R., Ponsonby D. J., Linton Y. M. 2012. A critical assessment of available molecular identification tools for determining the status of *Culex pipiens* s. l. in the United Kingdom. Journal of the American Mosquito Control Association **28** (4s): 68–74. <https://doi.org/10.2987/8756-971X-28.0.68>
- Edwards F. W. 1926. Una revisione delle zanzare delle regioni paleartiche. Rivista di Malariologia **5**: 1–152.

- Harbach R. 1988. The mosquitoes of the subgenus *Culex* in Southwestern Asia and Egypt (Diptera: Culicidae). Contribution of the American Entomological Institute **24** (1): 1–239.
- Harbach R. 2011. Classification within the cosmopolitan genus *Culex* (Diptera: Culicidae): The foundation for molecular systematics and phylogenetic research. Acta Tropica **120** (1–2): 1–14. doi: 10.1016/j.actatropica.2011.06.005
- Hesson J. C., Rettich F., Merdić E., Vignjević G., Ostman O., Schäfer M., Schaffner F., Foussadier R., Besnard G., Medlock J., Scholte E.-J., Lundström J. O. 2014. The arbovirus vector *Culex torrentium* is more prevalent than *Culex pipiens* in northern and central Europe. Medical and Veterinary Entomology **28**: 179–186.
- Karthika P., Vadivalagan C., Thirumurugan D., Kumar R. R., Murugan K., Canale A., Benelli G. 2018. DNA barcoding of five Japanese encephalitis mosquito vectors (*Culex fuscocephala*, *Culex gelidus*, *Culex tritaeniorhynchus*, *Culex pseudovishnui* and *Culex vishnui*). Acta Tropica **183**: 84–91. doi: 10.1016/j.actatropica.2018.04.006
- Leggewie M., Badusche M., Rudolf M., Jansen S., Börstler J., Krumkamp R., Huber K., Krüger A., Schmidt-Chanasit J., Tannich E., Becker S. C. 2016. *Culex pipiens* and *Culex torrentium* populations from Central Europe are susceptible to West Nile virus infection. One Health **2**: 88–94. doi: 10.1016/j.onehlt.2016.04.001
- Maekawa Y., Ogawa K., Komagata O., Tsuda Y., Sawabe K. 2016. DNA barcoding for molecular identification of Japanese mosquitoes. Medical Entomology and Zoology **67** (3): 183–198. doi: 10.7601/mez.67.183
- Mattingly P. F. 1955. Mosquitoes (Diptera: Culicidae) from the Tropical Institute at Hamburg. Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B. Taxonomy **24**: 27–33.
- Miller B. R., Crabtree M. B., Savage H. M. 1996. Phylogeny of fourteen *Culex* mosquito species, including the *Culex pipiens* complex, inferred from the internal transcribed spacers of ribosomal DNA. Insect Molecular Biology **5**: 93–107. doi: 10.1111/j.1365-2583.1996.tb00044.x
- Platonov A. E., Tolpin V. A., Gridneva K. A., Titkov A. V., Platonova O. V., Kolyasnikova N. M., Busani L., Rezza G. 2014. The incidence of West Nile disease in Russia in relation to climatic and environmental factors. International Journal of Environmental Research and Public Health **11** (2): 1211–1232. doi: 10.3390/ijerph110201211
- Porter C. H., Collins F. H. 1991. Species-diagnostic differences in a ribosomal DNA internal transcribed spacer from the sibling species *Anopheles freeborni* and *Anopheles hermsi* (Diptera: Culicidae). The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene **45**: 271–279.
- Ramsdale C. D., Alten B., Çağlar S. S., Ozer N. 2001. A revised, annotated checklist of the mosquitoes (Diptera, Culicidae) of Turkey. European Mosquito Bulletin **9**: 18–27.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipiński A., Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution **30**: 2725–2729. doi: 10.1093/molbev/mst197
- The National Center for Biotechnology Information. [URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>].
- Shaikovich E. V. 2007. PCR-RFLP of the *COI* gene reliably differentiates *Cx. pipiens*, *Cx. pipiens* f. *molestus* and *Cx. torrentium* of the Pipiens Complex. European Mosquito Bulletin **23**: 25–30.
- Shaikovich E. V., Zakharov I. A. 2010. Polymorphism of mitochondrial *COI* and nuclear ribosomal ITS2 in *Culex pipiens* complex and in *Culex torrentium* (Diptera, Culicidae). Comparative Cytogenetics **4** (2): 161–174. <http://dx.doi.org/10.3897/compcytogen.v4i2.45>
- Simon C., Frati F., Beckenbach A., Crespi B., Liu H., Flook P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. Annals of the Entomological Society of America **87** (6): 651–701.
- Wang G., Li C., Guo X., Xing D., Dong Y., Wang Z., Zhang Y., Liu M., Zheng Z., Zhang H., Zhu X., Wu Z., Zhao T. 2012. Identifying the main mosquito species in China based on DNA barcoding. PLoS One **7** (10): e47051. doi: 10.1371/journal.pone.0047051
- Zittra C., Flechl E., Kothmayer M., Vitecek S., Rossiter H., Zechmeister T., Fuehrer H.-P. 2016. Ecological characterization and molecular differentiation of *Culex pipiens* Complex taxa and *Culex torrentium* in Eastern Austria. Parasites & Vectors **9**: 197. doi: 10.1186/s13071-016-1495-4

MORPHOLOGICAL AND GENETIC DIFFERENCES BETWEEN
MOSQUITOES *CULEX VAGANS* WIEDEMANN, 1828
AND *CULEX TORRENTIUM* MARTINI, 1925 (DIPTERA, CULICIDAE)

M. V. Fedorova, E. V. Shaikevich, K. A. Sycheva, A. V. Khalin, I. M. Makhinova,
L. A. Ganushkina

Key words: mosquitoes, identification, male genitalia, molecular phylogeny, *COI*, *ITS2*, Culicidae, *Culex vagans*, *Culex torrentium*.

SUMMARY

Culex torrentium and *C. vagans* are morphologically similar mosquito species, for which the name *C. exilis* was used in Russia for several decades. The aim of the work was to compare the male genitalia and to analyze genetic differences for separation of *C. vagans* and *C. torrentium*. We examined specimens of *C. vagans* and *C. torrentium* sampled in different parts of the species ranges. The results show that *C. vagans* is readily distinguished from *C. torrentium* by the shape of the lateral plates of the phallosome. Genetic differences between the species are 3.5–3.6% for the *COI* gene and 14% for the *ITS2* nuclear marker and reliably differentiate *C. vagans* from *C. torrentium*. The *ITS2* sequence of *C. vagans* is determined for the first time. The data obtained can be used to separate *C. vagans* and *C. torrentium* and to specify their ranges.

ние жилкования либо имеется, либо отсутствует) (Smith et al., 1997; Łopuch, Tofilski, 2016; Солонкин и др., 2017; Gülmez, 2019). Часто в основе дискретного варьирования таких признаков лежит скрытая количественная изменчивость некоторых параметров морфогенеза (например, сигнальных веществ): если величины этих параметров достигают порога, то в фенотипе проявляется одно из альтернативных состояний признака, а если не достигают – другое (Васильев, 1988, 2005; Halgrímsson et al., 2005; Palmer, 2012). В рамках эпигенетической концепции фенетики, которая восходит к эпигенетическим представлениям К. Х. Уоддингтона (1970) и М. А. Шишкина (1984), дискретные устойчивые состояния пороговых неметрических признаков называются фенами (Berry, Searle, 1963; Васильев, 1988, 2005). Фены в данном понимании могут рассматриваться как проявление в фенотипе альтернативных путей морфогенеза. Считается, что частоты встречаемости фенов позволяют охарактеризовать набор потенциальных путей развития какой-либо морфоструктуры и вероятности их реализации, т. е. эпигенетический ландшафт популяции (Васильев, 1988; 2005). Косвенными критериями для отнесения дискретного фенотипического признака к пороговым служат, во-первых, наличие 4 типов билатеральных композиций (+/+; -/-; +/-; -/+; где «+» и «-» обозначают разные состояния признака), и, во-вторых, количественное варьирование степени выраженности признака, если он проявился в фенотипе (Васильев, 2005).

В фенетических исследованиях важно различать устойчивые дискретные состояния порогового признака (фены) и устойчивые сочетания состояний разных признаков (композиции фенов) (Васильев, 1988, 2005; Sereno, 2007). При изучении нарушений жилкования крыльев одна жилка рассматривается в качестве одного признака, и нарушения, расположенные в пределах одной жилки, считаются одинаковыми (Akahira, Sakagami, 1959; Porporato et al., 2014; Солонкин и др., 2017; Eligül et al., 2017). Однако жилки насекомых обладают значительной протяженностью, и нарушения жилкования могут формироваться в разных местах одной и той же жилки. Возникает вопрос, должны ли такие нарушения жилкования рассматриваться как один фен или как разные. Согласно представлениям о выделении и разграничении морфологических признаков (Sereno, 2007; Васильев, Васильева, 2009), если на разных участках одной и той же жилки могут совместно встречаться одинаковые или разные нарушения, то эти участки способны к независимому варьированию и поэтому должны считаться разными признаками.

Нарушения жилкования крыльев насекомых часто рассматриваются как случайные ошибки развития, в связи с чем частоты их встречаемости используются в качестве дополнительной меры уровня нестабильности развития особей в популяциях наряду с величиной флуктуирующей асимметрии (Ross, Robertson, 1990; Clarke, 1993; Smith et al., 1997; Padró et al., 2014; Łopuch, Tofilski, 2016). Однако возможность применения частот встречаемости редких состояний неметрических признаков (фенодевиаций) для оценки уровня нестабильности развития особей остается под вопросом. Теоретическое обоснование корректности использования данного метода в известной нам литературе отсутствует. Ряд авторов отрицает возможность применения какой-либо другой меры нестабильности развития, кроме флуктуирующей асимметрии (Debat, David, 2001; Willmore et al., 2007; Takahashi, 2019).

Под стабильностью индивидуального развития понимают устойчивость к случайным нарушениям морфогенеза (онтогенетический шум), способность реализовывать фенотипическую норму при данном генотипе и в одних и тех же условиях среды.

Стабильность развития привлекает внимание исследователей как возможный показатель «качества» особей в популяции и «качества» среды, в которой они обитают. Предполагается, что наиболее приспособленные особи характеризуются наиболее стабильным онтогенезом (Захаров, 1987; Dongen, 2006; Klinbergen, 2019). Известно, что вероятность реализации в фенотипе редкого состояния неметрического признака зависит от генотипа особи, условий окружающей среды во время развития, чувствительности морфогенеза к этим факторам и степени его нестабильности (Debat, David, 2001; Hallgrímsson et al., 2005; Willmore et al., 2007; Takahashi, 2019). Нарушения жилкования крыльев насекомых могут рассматриваться как маркеры нестабильности развития только в том случае, если их возникновение обусловлено случайными ошибками морфогенеза и не зависит от генотипа и условий окружающей среды.

Насколько нам известно, не существует метода, который бы позволил на материале из природных популяций прямо определить вклад разных факторов в развитие фенотипического отклонения. Для косвенной оценки может быть использован анализ закономерностей антимерного проявления фенодевииций, разработанный Б. Л. Астауровым (1974). Если все особи обладают одинаковой предрасположенностью (генетической или индуцированной факторами внешней среды) к развитию данной фенодевииции, то ее проявление у конкретных особей будет зависеть только от случайных ошибок морфогенеза. При этом если фенодевииция на разных сторонах тела развивается независимо, то вероятность ее асимметричного проявления (p_{asym}) будет равна:

$$p_{asym} = p_a * (1 - p_b) + p_b * (1 - p_a) \quad (1),$$

а вероятность симметричного проявления (p_{sym}):

$$p_{sym} = p_a * p_b, \quad (2),$$

где p_a и p_b – вероятности возникновения фенодевииции соответственно на правой и левой сторонах тела (Астауров, 1974; Васильев, 2005; Palmer, 2012). Фенодевииции, эмпирические частоты встречаемости которых значимо не отличаются от ожидаемых в случае их случайного и независимого проявления на разных сторонах тела особи, можно рассматривать в качестве маркеров, характеризующих нестабильность развития в исследуемой популяции. Этот вывод справедлив только для конкретной анализируемой группы. Отличия групп по частоте встречаемости фенодевииции могут быть обусловлены не только различиями в уровне нестабильности развития, но и генетическими или экологическими факторами, поэтому для сравнения уровня нестабильности развития в разных группах целесообразно использовать редкие состояния не одного, а нескольких независимых друг от друга неметрических признаков. Согласованное изменение частот встречаемости редких состояний ряда таких признаков, вероятнее всего, будет свидетельствовать об изменении уровня стабильности развития.

В данной работе предпринята попытка на примере нарушений жилкования крыльев боярышницы рассмотреть следующие вопросы: 1) являются ли нарушения жилкования крыльев пороговыми признаками со скрытой количественной природой варьирования? 2) могут ли разветвления, возникшие в разных местах одной жилки, считаться гомологичными? 3) проявляются ли нарушения жилкования независимо друг от друга? 4) могут ли частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев насекомых

использоваться в качестве меры уровня неустойчивости развития особей в популяциях?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы выборки имаго боярышницы *Aporia crataegi* L. (3804 самца и 3119 самок), сделанные в 2013–2019 гг. в окрестностях дер. Фомино на базе биологической станции Уральского федерального университета (Свердловская обл., Сысертский р-н, 56°36' с. ш., 61°03' в. д.). Материал хранится в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Поиск нарушений жилкования вели, просматривая отпрепарированные крылья с вентральной стороны под бинокулярным микроскопом МБС-10. Нарушения жилкования учитывали отдельно на каждом участке жилок и в каждой ячейке крыла, схема разделения жилок крыла на участки приведена на рис. 1. Особей без части крыла не учитывали при анализе нарушений жилкования на поврежденном участке, но использовали для анализа остальных участков крыльев, поэтому объемы выборок по разным жилкам не совпадают (табл. 1).

В работе рассматриваются нарушения жилкования пяти типов (рис. 2): дополнительные разветвления жилок (I); дополнительные продольные жилки, расположенные в ячейках крыла (II); случаи редукции присутствующих в норме жилок (III); слияние присутствующих в норме жилок (IV) и полное разделение одной жилки на две, расположенные параллельно (тип V). Методика учета и классификации нарушений жилкования подробно описана в работе И. А. Солонкина с соавт. (Солонкин и др., 2017), для данного исследования она была незначительно модифицирована. В частности, в анализ добавлены некоторые участки жилок ($M_2-M_1 + R_{4+5}$, R_1-R_{2+3} , $M_1 + R_{4+5}$, M_2 на переднем крыле), которые в предыдущей работе были исключены.

Для анализа изменчивости степени проявления нарушений жилкования крыльев и местоположения нарушений на жилках были выбраны два наиболее часто встречающихся дополнительных разветвления: жилки Su_1 переднего крыла и M_2 заднего крыла. Всего были проанализированы морфометрические параметры 149 разветвлений жилки Su_1 и 350 разветвлений жилки M_2 . Измерения проводили под бинокулярным микроскопом МБС-10 с помощью окуляр-микрометра. Схема промеров приведена на рис. 3. Параметр 1 характеризует общую протяженность жилки от точки ее ответвления до конца основной ветви, параметр 2 – расстояние от точки дополнительного ветвления до края крыла, и параметр 3 – длину дополнительной ветви разветвления. Если обе ветви были выражены полностью, то параметр 3 не измерялся. Верхняя ветвь жилки Su_1 практически всегда (в 96 % случаев) была выражена полностью, а нижняя часто (в 69 % случаев) была выражена слабо, поэтому верхняя ветвь рассматривалась в качестве основной, а нижняя – в качестве дополнительной. Для разветвления жилки M_2 характерна обратная картина: верхняя ветвь часто (в 85 % случаев) была слабо выражена, а нижняя – практически всегда (в 98 % случаев) была выражена полностью. В связи с этим у разветвления жилки M_2 нижняя ветвь считалась основной, а верхняя – дополнительной.

Для характеристики местоположения нарушения на жилке использовали индекс 1, рассчитанный по формуле: (параметр 2 / параметр 1). Для характеристики степени выраженности дополнительной ветви разветвлений использовали индекс 2, рассчитанный по формуле: (параметр 3 / параметр 2). Медианы индексов, рассчитанных для разных разветвлений, сравнивали с помощью критерия Манна–Уитни (U), а распределения индексов – с помощью критерия Колмогорова–Смирнова (d).

Взаимосвязь проявления различных нарушений жилкования между собой оценили с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s). Для корреляционного анализа были отобраны нарушения, встретившиеся более 10 раз в общей выборке имаго одного пола. В результате были рассчитаны корреляции между 39 нарушениями жилкования у самцов и 33 – у самок. Полученные корреляционные матрицы были обработаны методом метрического многомерного шкалирования (главных координат, PCO). Затем провели кластерный анализ методом Уорда, для

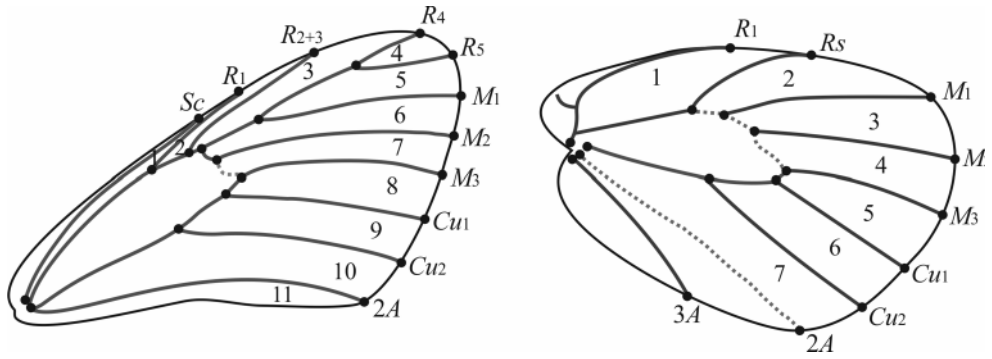


Рис. 1. Схема нормального жилкования крыльев *Aporia crataegi* L. Точками обозначены границы анализируемых участков жилок, прерывистой линией выделены участки жилок, исключенные из анализа. Цифрами указаны номера ячеек крыла.

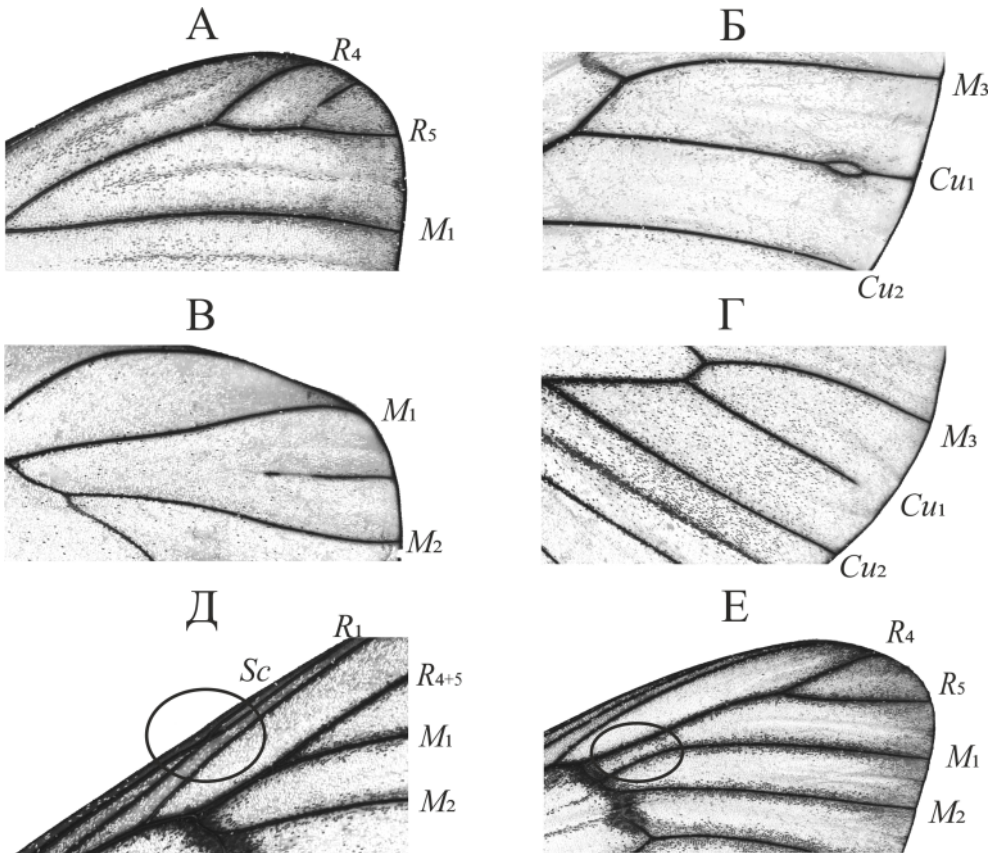


Рис. 2. Анализируемые типы нарушений жилкования крыльев *Aporia crataegi* L.

А, Б – дополнительные разветвления жилок (тип I), В – дополнительная жилка в ячейке крыла (тип II), Г – редукция жилки (тип III), Д – слияние присутствующих в норме жилок (тип IV), Е – полное разделение присутствующей в норме жилки на две (тип V). По: Солонкин и др., 2017, с изменениями.

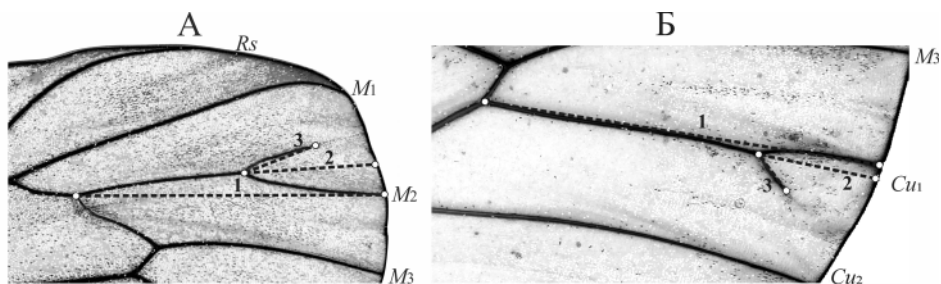


Рис. 3. Схема промеров дополнительных разветвлений жилок M_2 заднего крыла (А) и Cu_1 переднего крыла (Б) *Aporia crataegi* L.

1 – длина жилки от точки ее ответвления до конца основной ветви, 2 – расстояние от точки дополнительного разветвления до края крыла, 3 – длина дополнительной ветви разветвления.

которого были отобраны главные координаты признаков, каждая из которых объясняла не менее 2 % общей изменчивости (первые 26 координат у самцов и 24 – у самок).

Для анализа закономерностей антимерного проявления были отобраны нарушения жилкования, встретившиеся более 10 раз. В данном случае учетной единицей считали сторону тела особи. Если на одной и той же жилке обнаруживали несколько одинаковых нарушений, то такая сторона тела учитывалась один раз как сторона с нарушением данной жилки. В результате закономерности антимерного проявления были проанализированы для 39 нарушений у самцов и 32 у самок. Для каждого нарушения жилкования были рассчитаны частота его встречаемости на правой и левой сторонах тела (p_a и p_b соответственно) и количество особей с асимметричным и симметричным проявлением данного нарушения. С целью выявления направленной асимметрии сравнивали частоту встречаемости каждого нарушения жилкования на разных сторонах тела с помощью точного критерия Фишера. Затем вычисляли ожидаемые частоты встречаемости особей с асимметричным и симметричным проявлением каждого нарушения при условии его случайного и независимого возникновения на разных сторонах тела по формулам (1) и (2). Эмпирические и ожидаемые частоты встречаемости особей с асимметричным и симметричным проявлением каждого нарушения сравнивали с помощью точного критерия Фишера, затем вычисляли долю особей с асимметричным проявлением нарушения от общего числа особей, имеющих данное нарушение жилкования (долю асимметричного проявления). В качестве показателя величины отклонения наблюдаемых частот встречаемости особей с симметричным проявлением нарушения от ожидаемых использовали величину разности между наблюдаемой и ожидаемой долей асимметричного проявления данного нарушения (D). Изменчивость D в зависимости от пола имаго и группы нарушений проанализировали путем двухфакторного робастного дисперсионного анализа. Во всех случаях множественных сравнений уровни значимости корректировали по методу Бенджамини–Хохберга. Для характеристики мер центральной тенденции использовали медиану (Me). Все процедуры статистического анализа были выполнены в программе PAST 3.26 (Hammer et al., 2001) и в среде R (R Core Team, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Степень проявления добавочной ветви разветвлений жилок Cu_1 переднего крыла и M_2 заднего крыла варьирует в широком диапазоне, причем наиболее часто встречаются разветвления со слабо выраженной добавочной ветвью (рис. 4). Степень проявления добавочной ветви у разветвлений Cu_1 и M_2 не отличается ни по медиане ($U = 9920$; $p = 0.11$), ни по распределению в целом ($d = 0.14$; $p = 0.16$). Непрерывная количествен-

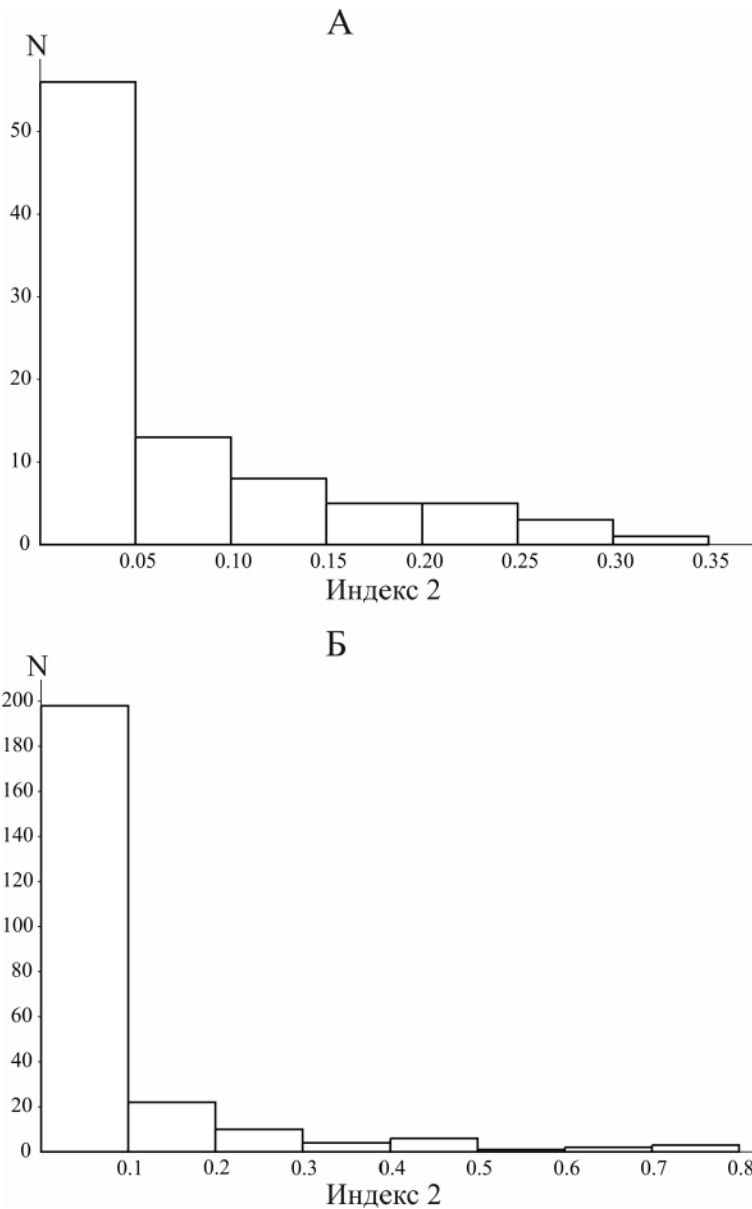


Рис. 4. Распределение дополнительных разветвлений жилок Cu_1 переднего крыла (А) и M_2 заднего крыла (Б) *Aporia crataegi* L. по степени выраженности дополнительной ветви.

ная изменчивость степени проявления разветвлений Cu_1 и M_2 позволяет предполагать, что в основе дискретного варьирования жилок лежит количественная изменчивость каких-то параметров морфогенеза крыла и нарушение жилкования проявляется в том случае, когда величины этих параметров оказываются выше (или ниже) определенного порога (Васильев, 2005; Halgrímsson et al., 2005). Согласно нашим наблюдениям, для остальных нарушений жилкования крыльев (разветвлений, дополнительных жи-

лок, редукции жилок), так же, как и для проанализированных здесь разветвлений жилок Cu_1 и M_2 , характерна непрерывная изменчивость степени проявления. Кроме того, нарушения жилкования образуют четыре типа билатеральных композиций (+/+; -/-; +/-; -/+). Следовательно, нарушения жилкования могут рассматриваться как устойчивые состояния пороговых неметрических признаков со скрытой количественной природой изменчивости, т. е. фены (Васильев, 2005). При этом природа факторов, непрерывная количественная изменчивость которых по пороговому механизму обуславливает проявление нарушений жилкования, остается неизвестной. Можно предположить, что частоты встречаемости различных нарушений жилкования отражают спектр возможных путей морфогенеза жилок и вероятности их реализации и, таким образом, позволяют охарактеризовать эпигенетический ландшафт изучаемой популяции.

Остается неясным, следует ли рассматривать одинаковые нарушения, возникающие в разных местах одной и той же жилки, как один фен или как разные. Мы получили противоречивые результаты, которые не позволяют окончательно ответить на этот вопрос. Установлено, что одинаковые нарушения жилкования встречаются совместно у одной особи на жилке Cu_1 в 5 % случаев, а на жилке M_2 – в 3 % случаев. Частота совместной встречаемости разветвлений Cu_1 на одной жилке соответствует ожидаемой при условии их случайного и независимого комбинирования ($p = 0.07$), в то время как разветвления M_2 совместно проявляются значимо реже, чем ожидается при их случайном и независимом комбинировании ($p = 0.006$). Одновременное присутствие одинаковых разветвлений в разных местах одной и той же жилки показывает, что разные части одной жилки могут варьировать независимо друг от друга и, следовательно, должны рассматриваться как разные признаки, а нарушения жилкования, возникающие в разных местах жилки, должны считаться разными фенами (Sereno, 2007; Васильев, Васильева, 2009). С другой стороны, как видно из распределения индекса 1 на рис. 5, разветвления возникают на всем протяжении жилок Cu_1 и M_2 , а не в каких-либо определенных участках. Вероятность формирования разветвлений минимальна вблизи основания обеих изученных жилок и постепенно возрастает по мере приближения к внешнему краю крыла (рис. 5). Местоположение разветвлений на жилках Cu_1 и M_2 не отличается ни по медиане ($U = 26064$; $p = 0.99$), ни по распределению в целом ($d = 0.10$; $p = 0.20$). Таким образом, на основе полученных результатов невозможно разделить изученные жилки на отдельные участки, которые можно было бы анализировать как самостоятельные признаки.

Примечательно, что на разных участках одной жилки у разных особей формируются одни и те же варианты разветвлений. Ранее было показано, что у боярышницы на разных жилках устойчиво реализуются определенные варианты нарушений (Солонкин и др., 2017). С учетом этих данных особенности расположения разветвлений на изученных жилках следует считать доказательством морфогенетического единства одной жилки и существования морфогенетических различий между разными жилками. В настоящее время нарушения жилкования можно рассматривать либо как фены, либо как композиции фенов разных признаков.

Независимость проявления нарушений жилкования крыльев оценили с помощью расчета коэффициентов корреляции Спирмена (R_s) между разными нарушениями. Согласно результатам кластерного анализа, все нарушения жилкования разделяются на два обособленных кластера (рис. 6). Кластер признаков № 1 у самцов образуют дополнительные жилки в ячейках № 3, 8 и 9 переднего крыла и в ячейке № 1 заднего крыла.

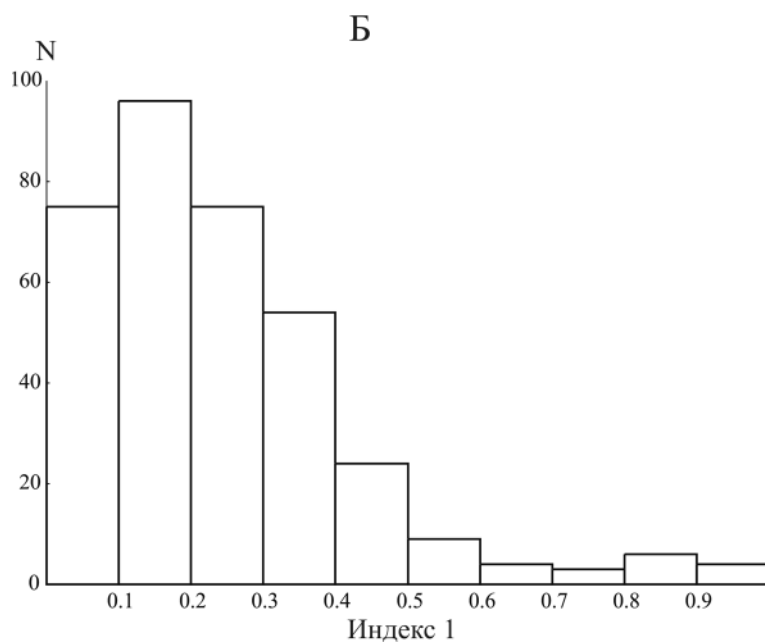
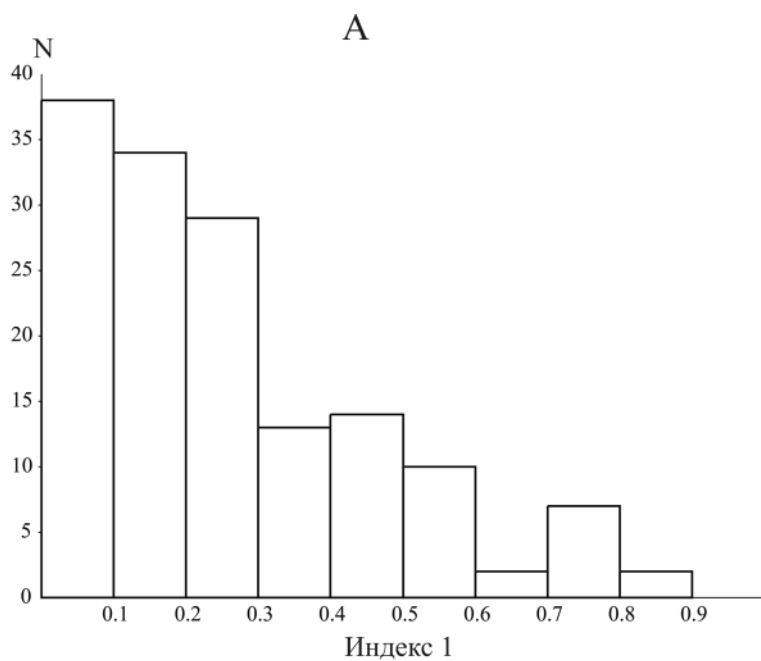


Рис. 5. Распределение дополнительных разветвлений жилок Cu_1 переднего крыла (А) и M_2 заднего крыла (Б) *Aporia crataegi* L. по их местоположению на жилке.

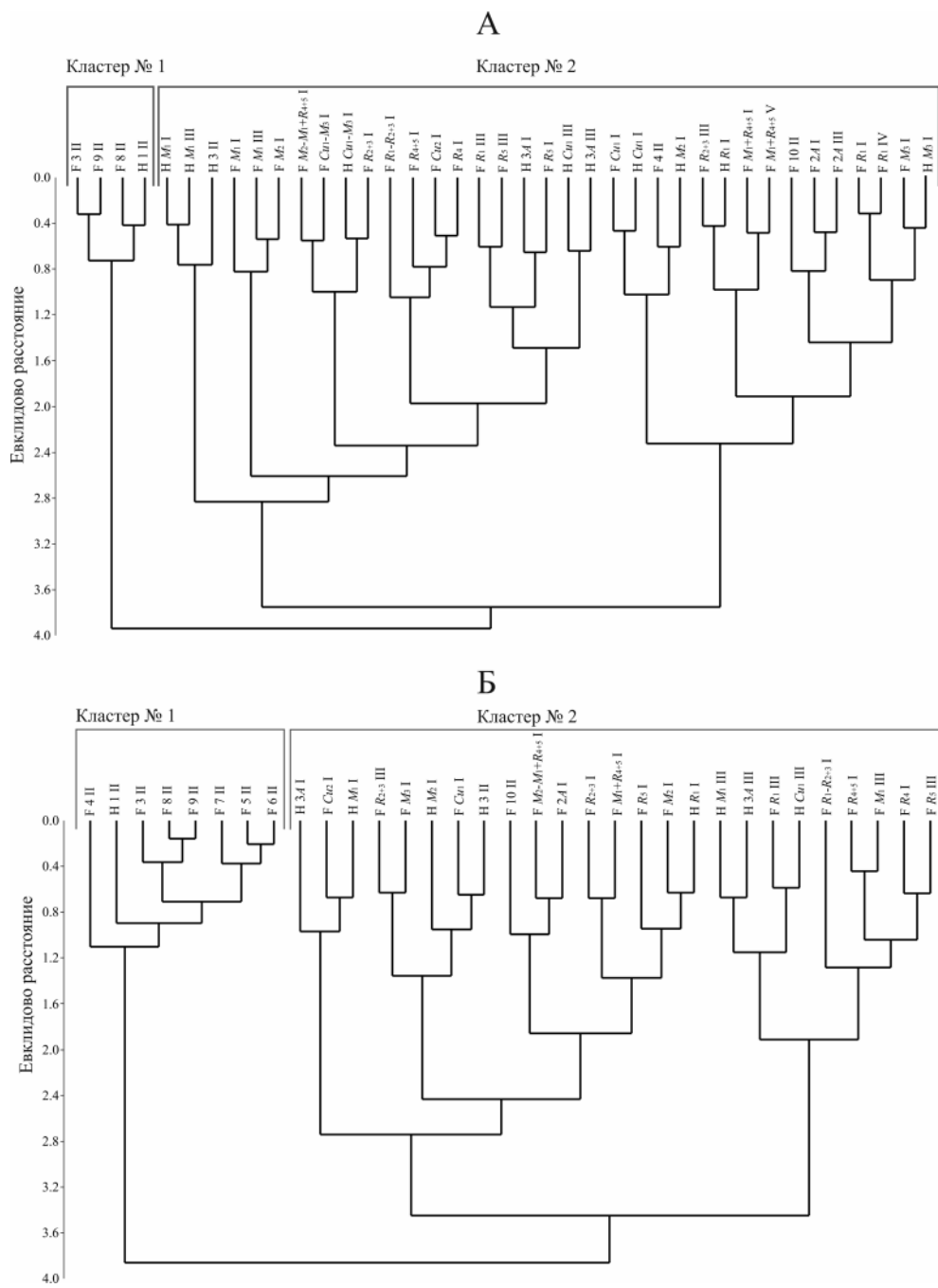


Рис. 6. Результаты кластерного анализа координат нарушений жилкования крыльев *Aporia crataegi* L., полученные в результате многомерного метрического шкалирования корреляционной матрицы. А – самцы, Б – самки.

F – переднее крыло, H – заднее крыло, арабскими цифрами указаны номера ячеек крыла, римскими цифрами – типы нарушений жилкования.

У самок в этот кластер входит тот же набор признаков, и, кроме этого, дополнительные жилки в ячейках № 4–6 переднего крыла. Все остальные анализируемые нарушения жилкования составляют кластер № 2 (см. рис. 6). Этот кластер и у самцов, и у самок отчетливо разделяется на два крупных субкластера. В каждый из этих субкластеров попадают нарушения жилкования, относящиеся к разным типам, расположенные на разных стволах жилок на переднем и заднем крыльях. Таким образом, не удается выявить закономерности, на основании которых выделяются эти два подкластера.

Нарушения жилкования, составляющие кластер № 2, проявляются преимущественно независимо друг от друга (значения коэффициентов корреляции у самок варьируют от -0.16 до 0.19 ; $Me = -0.02$, у самцов – от -0.11 до 0.18 , $Me = -0.01$). При этом у самцов значения коэффициентов корреляции между разными нарушениями одних и тех же жилок значимо выше, чем между нарушениями разных жилок ($Me_1 = 0.08$; $Me_2 = -0.01$; по результатам теста Манна–Уитни, $U = 1185$, $p < 0.001$). Большинство нарушений разных типов, расположенных на одних и тех же жилках у самцов, группируются в общие субкластеры (рис. 6А). Таким образом, если на крыле самца возникает более одного нарушения жилкования, то более вероятно, что они будут расположены на одной жилке, а не на разных.

Для признаков, составляющих кластер № 1, в сравнении с нарушениями жилкования из кластера № 2, характерно более частое совместное проявление у одной и той же особи: значения коэффициентов корреляции между ними варьируют от 0.11 до 0.55 у самок ($Me = 0.31$, $p < 0.05$) и от 0.12 до 0.24 у самцов ($Me = 0.17$, $p < 0.05$). Поскольку нарушения жилкования, входящие в кластер № 2, проявляются независимо друг от друга, то маловероятно, что взаимосвязанное проявление нарушений из кластера № 1 обусловлено скоординированностью процессов морфогенеза в разных ячейках крыла. Скорее всего, совместное проявление нарушений жилкования, принадлежащих к кластеру № 1, обусловлено влиянием некоего фактора (например, генотипа особи или условий среды), который увеличивает предрасположенность к возникновению дополнительных жилок в некоторых ячейках крыла. Таким образом, можно выделить две группы нарушений жилкования крыльев боярышницы. К первой относятся нарушения, входящие в кластер № 1, которые сравнительно часто встречаются совместно у одной особи. Ко второй группе относятся нарушения из кластера № 2, которые проявляются независимо друг от друга.

Направленная асимметрия в проявлении нарушений жилкования крыльев отсутствует (табл. 1.). Величина отклонения наблюдаемой доли асимметричного проявления от ожидаемой (D) у разных нарушений жилкования варьирует от 0 до 35% у самцов ($Me = 7.2\%$) и от 0 до 55% у самок ($Me = 13.6\%$). В 38% случаев у самцов и в 44% случаев у самок это отклонение значимо (см. табл. 1). Таким образом, антимерное проявление разных нарушений жилкования крыльев боярышницы подчиняется разным закономерностям: некоторые нарушения проявляются случайно и независимо на разных сторонах тела, в то время как проявление других в большей или меньшей степени отклоняется в сторону симметрии. случаев отклонения в сторону повышенной асимметричности проявления (т. е. склонности к антисимметрии) не обнаружено. Это хорошо согласуется с литературными данными: фенотипические отклонения на разных сторонах тела проявляются случайно и независимо друг от друга (Астауров, 1974; Васильев, 2005) или демонстрируют тенденцию к симметричному проявлению (Palmer, 2012).

Таблица 1. Закономерности антимерности проявления нарушений жилкования крыльев у *Aporia crataegi* L.

Крыло	Участок жилки или ячейка крыла	Тип нарушения	N	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		P_1	$D_3, \%$	P_2
				Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая			
Перднее	$M_2-M_1+R_{4+5}$ R_1-R_{2+3} R_1	I	3728	85	3	1.26	1.18	1	2.8	0.248
		I	3728	211	59	4.46	4.33	1	19.6	0.000
		I	3718	12	0	0.16	0.16	1	-0.1	1
	IV	III	3718	72	9	1.23	1.18	1	10.5	0.003
		IV	3718	15	6	0.35	0.37	1	28.4	0.013
	III	I	3706	43	0	0.56	0.59	1	-0.3	1
		III	3706	16	0	0.29	0.13	0.818	-0.1	1
	M_1+R_{4+5}	I	3726	143	52	3.31	3.64	1	24.9	0.000
		V	3726	15	8	0.37	0.45	1	34.6	0.002
		I	3717	18	0	0.32	0.16	0.811	-0.1	1
		I	3698	27	0	0.21	0.51	0.505	-0.2	1
		I	3674	50	8	1.21	0.56	0.113	13.4	0.006
	M_1	III	3674	14	0	0.22	0.16	1	-0.1	1
		I	3676	22	0	0.32	0.27	1	-0.1	1
		III	3676	17	1	0.22	0.30	1	5.4	1
M_2	I	3689	22	0	0.30	0.30	1	-0.1	1	

Таблица 1 (продолжение)

Крыло	Участок жилки или ячейка крыла	Тип нарушения	N	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		p_1	$D_3, \%$	p_2
				Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая			
Переднее	M_3	I	3688	25	2	0.38	0.43	1	7.2	0.419
	Cu_1-M_3	I	3727	16	0	0.29	0.13	0.818	-0.1	1
	Cu_1	I	3687	136	37	2.91	2.82	1	19.9	0.000
	Cu_2	I	3668	16	0	0.13	0.32	0.797	-0.1	1
	$2A$	I	3644	77	23	1.35	2.00	0.479	22.2	0.000
		III	3644	26	1	0.46	0.30	1	3.5	1
	№ 3	II	3687	107	40	2.50	2.55	1	25.9	0.000
	№ 4	II	3670	26	1	0.22	0.57	0.465	3.5	0.832
	№ 8	II	3665	10	4	0.27	0.22	1	28.5	0.069
	№ 9	II	3651	28	9	0.68	0.57	1	24.0	0.002
Заднее	№ 10	II	3622	217	55	4.42	4.70	1	17.9	0.000
	R_1	I	3693	12	1	0.19	0.19	1	7.6	1
	M_1	I	3661	66	5	1.00	1.05	1	6.5	0.060
		III	3661	42	8	0.73	0.86	1	15.6	0.005
	M_2	I	3656	299	54	5.41	5.70	1	12.4	0.000
	M_3	I	3661	9	1	0.19	0.11	1	9.9	1
	Cu_1-M_3	I	3701	25	2	0.51	0.27	0.797	7.2	0.419
	Cu_1	I	3666	13	0	0.16	0.19	1	-0.1	1

Задние	3А	3666	23	1	0.43	0.27	1	4.0	1
		3660	190	21	3.19	3.18	1	8.3	0.000
	№ 1	3660	40	5	0.84	0.51	0.708	10.8	0.054
	№ 3	3673	26	2	0.51	0.32	0.993	6.9	0.419
		3633	128	15	2.20	2.14	1	9.4	0.001

Самки

Передние	$M_2-M_1+R_{4+s}$	3023	37	1	0.49	0.79	1	2.3	1
	R_1-R_{2+3}	3023	138	40	3.52	3.69	1	20.6	0.000
	R_1	3014	75	7	1.55	1.38	1	7.8	0.014
	R_{2+3}	3005	35	2	0.63	0.66	1	5.1	0.354
		3006	14	0	0.23	0.23	1	-0.1	1
	M_1+R_{4+s}	3026	45	8	1.05	0.99	1	14.6	0.005
	R_{4+s}	3017	13	0	0.07	0.36	0.357	-0.1	1
	R_4	3010	27	1	0.53	0.43	1	3.3	1
	R_5	2993	62	1	0.93	1.19	1	1.1	1
		2993	9	2	0.23	0.20	1	18.1	0.348
	M_1	2993	5	4	0.20	0.26	1	44.3	0.039
	M_2	3003	16	3	0.40	0.33	1	15.6	0.165
	M_3	2995	23	1	0.50	0.33	1	4.0	1
	Cu_1	2995	86	14	1.95	1.85	1	13.0	0.001
	Cu_2	2992	22	1	0.43	0.46	1	4.1	1
	№ 3	3001	86	79	4.23	3.92	1	45.8	0.000
	№ 4	2989	30	4	0.53	0.73	1	11.5	0.095
	№ 5	2974	9	11	0.46	0.56	1	54.7	0.000

Таблица 1 (продолжение)

Крыло	Участок жилки или ячейка крыла	Тип нарушения	N	Число особей с нарушением		Частота встречаемости сторон тела с нарушением, %		p_1	$D, \%$	p_2	
				Асимметричные	Симметричные	Правая	Левая				
											Симметричные
Переднее	№ 6	II	2980	10	6	0.36	0.36	1	37.3	0.009	
	№ 7	II	2991	10	3	0.30	0.26	1	22.9	0.139	
	№ 8	II	2980	17	14	0.76	0.73	1	44.8	0.000	
	№ 9	II	2971	20	18	0.93	0.96	1	46.9	0.000	
	№ 10	II	2954	172	57	4.72	4.90	1	22.4	0.000	
	Заднее	R_1	I	2992	17	0	0.17	0.40	1	-0.1	1
		M_1	I	2975	33	0	0.43	0.66	1	-0.3	1
			III	2975	7	3	0.23	0.23	1	29.9	0.128
		M_2	I	2966	193	38	5.20	3.89	0.357	14.2	0.000
		Cu_1	III	2972	11	0	0.13	0.23	1	-0.1	1
3A		I	2993	145	17	3.08	2.91	1	9.0	0.001	
		III	2993	21	4	0.43	0.53	1	15.8	0.092	
№ 1		II	2980	20	11	0.60	0.83	1	35.1	0.000	
№ 3		II	2945	55	2	1.00	1.00	1	3.0	0.354	

Примечания. D – разность между наблюдаемой и ожидаемой долями асимметричного проявления нарушения жилкования, p_1 – значимость различий между частотами встречаемости нарушений справа и слева, p_2 – значимость различий между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами встречаемости особей с симметричным и асимметричным проявлением нарушений.

Согласно результатам робастного дисперсионного анализа, величина отклонения от ожидаемой доли асимметричного проявления (D) в значительной мере зависит от того, к какой группе относится нарушение ($p = 0.001$), и в меньшей степени – от пола имаго ($p = 0.026$). У самок проявление нарушений жилкования в целом имеет более симметричный характер, чем у самцов (рис. 7). Нарушения жилкования первой группы у обоих полов проявляются более симметрично в сравнении с другими нарушениями (рис. 7). Таким образом, нарушения жилкования первой группы сравнительно часто проявляются совместно и симметрично у одной особи. Отметим, что все нарушения жилкования, отнесенные к первой группе, представляют собой дополнительные жилки, т. е. результат избыточной и эктопической дифференцировки клеток мембраны крыла в клетки жилок. Возможно, что они возникают в результате реализации одного и того же морфогенетического пути, вероятность осуществления которого зависит от экологических или генетических факторов. Поэтому такие нарушения жилкования не могут рассматриваться в качестве независимых признаков, а частоты их встречаемости не могут быть использованы для характеристики уровня нестабильности развития особей в популяции.

Все остальные изученные нарушения жилкования (отнесенные ко второй группе) проявляются независимо друг от друга и, как правило, асимметрично. Однако среди них величина отклонения (D) от ожидаемой доли асимметричного проявления также сильно варьирует. В выборке самцов величина D у нарушений жилкования второй группы зависит от частоты их встречаемости: чем чаще данное нарушение встречается, тем в большей степени его проявление симметрично ($R_s = 0.69$; $p < 0.001$). Таким образом, у самцов редкие нарушения жилкования, как правило, формируются вследствие случайных ошибок морфогенеза, а возникновение относительно часто встречающихся нарушений в большей степени обусловлено генетическими или экологическими факторами. У самок эта закономерность не выражена ($R_s = 0.30$; $p = 0.15$).

В качестве маркера уровня нестабильности развития могут использоваться только нарушения жилкования со статистически незначимой разностью (D) между наблюдаемой и ожидаемой долями асимметричного проявления. Этому критерию удовлетворяет значительная часть изученных признаков: 24 из 39 проанализированных признаков у самцов и 18 из 32 – у самок. Доля этих нарушений жилкования от общего числа обнаруженных нарушений жилкования достигает всего 21 % у самцов и 23 % у самок. Следовательно, большая часть проанализированных нарушений жилкования не может рассматриваться в качестве показателя нестабильности развития. Таким образом, по частоте встречаемости всей совокупности нарушений жилкования крыльев боярышницы невозможно судить об уровне нестабильности развития особей в популяциях.

Полученные нами данные показывают, что нарушения жилкования крыльев боярышницы можно рассматривать как устойчивые состояния пороговых неметрических признаков, т. е. фены. Это согласуется с описанной нами ранее закономерностью: на одних и тех же участках жилок, как правило, возникают одни и те же разновидности нарушений (Солонкин и др., 2017). По-видимому, нарушения жилкования крыльев боярышницы наряду с другими описанными в литературе пороговыми неметрическими признаками можно считать результатами реализации определенных, относительно устойчивых абберрантных путей морфогенеза (Васильев, 1988; 2005).

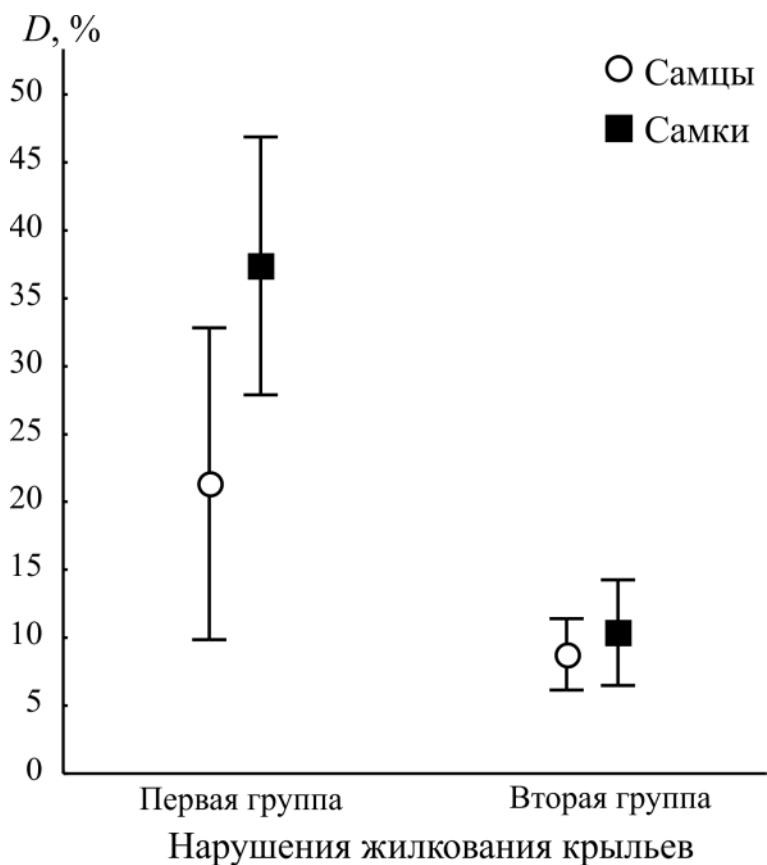


Рис. 7. Разность (D) между наблюдаемой и ожидаемой долями асимметричного проявления нарушений жилкования у самцов и самок *Aporia crataegi* L. Приведены средние значения и доверительные интервалы.

В данной работе установлено, что проявление разных нарушений жилкования подчиняется разным закономерностям. Некоторые нарушения (многие дополнительные жилки в ячейках крыла) проявляются совместно у одной особи с относительно высокой частотой, в то время как другие встречаются независимо друг от друга и не образуют устойчивых фенотипических комбинаций. Одни нарушения жилкования проявляются преимущественно асимметрично, случайно и независимо на разных сторонах тела (например, дополнительные разветвления жилки M_1 заднего крыла, случаи редукции жилок $2A$ переднего крыла и $3A$ заднего крыла), в то время как для других характерна тенденция к симметричному проявлению (в частности, для большинства дополнительных жилок, расположенных в ячейках крыла, и дополнительных разветвлений радиального ствола на участке R_1-R_{2+3}). Только нарушения жилкования, которые про-

являются независимо друг от друга и встречаются случайно и независимо на разных сторонах тела, могут считаться случайными ошибками развития и, следовательно, рассматриваться в качестве маркёров нестабильности развития. Как правило, они встречаются относительно редко и поэтому составляют меньшую часть от общего числа обнаруженных нарушений.

Таким образом, частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев, вероятно, можно использовать для характеристики эпигенетического ландшафта популяций насекомых (Васильев, 1988, 2005), однако оценивать с их помощью уровень нестабильности развития особей в популяциях следует с крайней осторожностью. Использованный нами подход может быть применен для анализа закономерностей изменчивости жилкования крыльев других групп насекомых, для которых характерны активный полет и относительная устойчивость видового паттерна жилкования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург) А. Г. Васильеву и И. А. Васильевой за обсуждение результатов работы, а также нашим коллегам А. В. Иванову, Т. С. Ослиной и П. В. Рудоискателю за помощь в сборе энтомологического материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Многолетний сбор полевого материала, камеральная обработка, анализ и интерпретация результатов выполнены в рамках темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № ААААА19-119031890087-7 при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б. Л. 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука, 359 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.
- Васильев А. Г., Васильева И. А. 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 511 с.
- Захаров В. М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 216 с.
- Мартынова О. М. 1948. Индивидуальная изменчивость крыльев Mecoptera. Известия Академии наук СССР. Серия биологическая (2): 193–198.
- Орлов Л. М. 1975. Жилкование крыла златоглазки *Chrysopa adspersa* Wesm. (Chrysopidae, Neuroptera) как модель микроэволюционных исследований. Журнал общей биологии **35** (6): 902–913.
- Солонкин И. А., Захарова Е. Ю., Шкурихин А. О., Ослина Т. С. 2017. Классификация и закономерности проявления нарушений жилкования крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae) на примере боярышницы *Aporia crataegi* L. Евразийский энтомологический журнал **16** (6): 579–589.
- Уоддингтон К. Х. 1970. Основные биологические концепции. В кн.: К. Х. Уоддингтон (ред.). На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир, с. 11–46.

- Шишкин М. А. 1984. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций). В кн.: Я. М. Галл (ред.). Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, с. 196–216.
- Akahira Y., Sakagami S.F. 1959. Observations on the variability of wing venation in the honeybees. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI. Zoology* **14** (2): 175–184.
- Berry R. J., Searle A. G. 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proceedings of the Zoological Society of London* **140**: 557–615.
- Clarke G. M. 1993. Patterns of developmental stability of *Chrysopa perla* L. (Neuroptera: Chrysopidae) in response to environmental pollution. *Environmental Entomology* **22** (6): 1362–1366. doi: 10.1093/ee/22.6.1362
- Debat V., David P. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology & Evolution* **16** (10): 555–561. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02266-2
- Dongen S. V. 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* **19** (6): 1727–1743. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x
- Eligül H., Özkan Koca A., Kandemir İ. 2017. Forewing deformations in Turkish honey bee populations. *Uludag Bee Journal* **17** (2): 72–81.
- Gülmez Y. 2019. Teratology in the solitary wasp family Sphecidae (Insecta: Hymenoptera). *Biologia* **74**: 1349–1357. doi: 10.2478/s11756-019-00254-7
- Hallgrímsson B., Donnabharín B. Ó., Blom D. E., Lozada M. C., Willmore K. T. 2005. Why are rare traits unilaterally expressed?: trait frequency and unilateral expression for cranial nonmetric traits in humans. *American Journal of Physical Anthropology* **128** (1): 14–25. doi: 10.1002/ajpa.20187
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST version 2.17. Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4** (1): 1–9.
- Klingenberg C. P. 2019. Phenotypic plasticity, developmental instability, and robustness: the concepts and how they are connected. *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**, Article № 56. doi: 10.3389/fevo.2019.00056
- Łopuch S., Tofilski A. 2016. The relationship between asymmetry, size and unusual venation in honey bees (*Apis mellifera*). *Bulletin of Entomological Research* **106** (3): 304–313. doi: 10.1017/S0007485315000784
- Padró J., Carreira V., Corio C., Hasson E., Soto I. M. 2014. Host alkaloids differentially affect developmental stability and wing vein canalization in cactophilic *Drosophila buzzatii*. *Journal of Evolutionary Biology* **27** (12): 2781–2797. doi: 10.1111/jeb.12537
- Palmer A. R. 2012. Developmental origins of normal and anomalous random right–left asymmetry: lateral inhibition versus developmental error in a threshold trait. *Contributions to Zoology* **81** (2): 111–124. doi: 10.1163/18759866-08102006
- Porporato M., Laurino D., Balzola L., Manino A. 2014. Wing venation teratology in *Apis mellifera* L. *Redia* **97**: 157–163.
- R Core Team. [Интернет документ] 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения 15.11.2019).
- Ross K. G., Robertson J. L. 1990. Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid. *Heredity* **64** (1): 93–103. doi: 10.1038/hdy.1990.12
- Sereno P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* **23** (6): 565–587. doi: 10.1111/j.1096-0031.2007.00161.x
- Smith D. R., Crespi B. J., Bookstein F. L. 1997. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization. *Journal of Evolutionary Biology* **10** (4): 551–574. doi: 10.1046/j.1420-9101.1997.10040551.x
- Sotavalta O. 1964. Studies on the variation of the wing venation of certain tiger moths (Lepidoptera, Arctiidae, subfamilia Arctiinae). *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. IV. Biologica. Helsinki: Suomalainen Tiedeakatemia*: 1–42.
- Takahashi K. H. 2019. Multiple modes of canalization: Links between genetic, environmental canalizations and developmental stability, and their trait-specificity. *Seminars in Cell & Developmental biology* **88**: 14–20. doi: 10.1016/j.semcdb.2018.05.018
- Willmore K. E., Young N. M., Richtsmeier J. T. 2007. Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology* **34** (3–4): 99–120. doi: 10.1007/s11692-007-9008-1

WING VENATION ABNORMALITIES IN THE BLACK-VEINED WHITE
APORIA CRATAEGI L. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE):
INSIGHT IN TERMS OF THE MODERN PHENETICS

I. A. Solonkin, E. Yu. Zakharova, A. O. Shkurikhin

Key words: wing venation abnormalities, phenetics, phenotypic variability, phenodeviance, developmental stability, Lepidoptera.

SUMMARY

Patterns of wing venation abnormalities appearance in the black-veined white (*Aporia crataegi* L.) were studied. It was shown that these abnormalities form four types of bilateral compositions and quantitatively vary in their degree of the phenotypic expression. This implies that wing venation abnormalities of the black-veined white butterfly can be considered as stable states of threshold nonmetric traits with hidden quantitative variability, i. e., «phenes». Patterns of various wing venation abnormalities appearance vary. Different abnormalities demonstrate a trend to joint occurrence in one individual or occur independently from each other. Some abnormalities appear mainly asymmetrically, randomly, and independently in different body sides, while others display the trend to symmetrical occurrence. Only the wing venation abnormalities that appear independently from each other, randomly and independently in different body sides can be considered as random developmental errors and as indicators of developmental instability. Such abnormalities are rare and make up less than 20% of the total number of abnormalities.

УДК 595.754 (571.54)

**К ФАУНЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(НЕТЕРОПТЕРА) РЕЛИКТОВЫХ СООБЩЕСТВ ВЯЗА
ЯПОНСКОГО В НИЗОВЬЯХ Р. СЕЛЕНГА
(РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)**

© 2021 г. Е. В. Софронова,^{1*} А. П. Софронов^{1,2**}

¹Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
ул. Улан-Баторская, 1, Иркутск, 664033 Россия

*e-mail: aronia@yandex.ru

²Педагогический институт Иркутского государственного университета
ул. Нижняя Набережная, 6, Иркутск, 664011 Россия

**e-mail: alesofronov@yandex.ru

Поступила 21.07.2021 г.

После доработки 2.09.2021 г.

Принята к публикации 2.09.2021 г.

Приведены новые данные о составе комплекса полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) в сообществах вяза японского (*Ulmus japonica* (Rehder) Sarg.) и непосредственно примыкающих к ним местообитаниях в нижнем течении р. Селенга. Список содержит 51 вид, 9 из которых приводятся впервые для Бурятии (*Deraeocoris kerzhneri* Josifov, 1983, *Notostira elongata* (Geoffroy, 1785), *Gampsocoris culicinus culicinus* Seidenstücker, 1948, *Drymus sylvaticus* (Fabricius, 1775), *Trapezonotus anorus* (Flor, 1860), *Plinthisus pusillus* (Scholtz, 1847), *Corizus hyoscyami hyoscyami* (Linnaeus, 1758), *Stictopleurus abutilon* (Rossi, 1790), *Acanthosoma denticaudum* Jakovlev, 1880). Уточнено распространение ряда редких или мало изученных в Байкальской Сибири видов.

Ключевые слова: полужесткокрылые, Heteroptera, новые указания, Бурятия, клопы, *Ulmus japonica*, рефугиум.

DOI: 10.31857/S0367144521030072

На берегах р. Селенга в ее нижнем течении распространены сообщества, образованные реликтовым для Сибири видом – вязом (ильмом) японским, *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg. (рис. 1). Этот восточноазиатский вид, описанный из Японии, формирует в Байкальском регионе рефугиумы неморальной биоты, далеко оторванные от основного ареала, который в пределах России охватывает восток Забайкальского края, Амурскую обл., юг Хабаровского края, Приморский край и о. Сахалин. За рубежом вяза японский произрастает в восточной Монголии, восточных и юго-восточных провинциях Китая, на Корейском полуострове и в Японии (Чепинога и др., 2020). В сообществах вяза японского на Селенге обитает ряд реликтовых для региона видов организмов из состава неморальной биоты, что характеризует сам вяз как вид-эдификатор, а его сообщества – как реликтовые по всей совокупности образующих их струк-



Рис. 1. Сообщество вяза японского в окр. с. Югово. Фотография А. П. Софронова.

тур (Плешанов, Плешанова, 1997). Вяз японский, а также многие виды, обитающие в его сообществах, внесены в Красную книгу Республики Бурятия (2013).

Первые 13 видов полужесткокрылых указаны из японсковязовых лесов в Бурятии Н. Н. Винокуровым с соавт. (Винокуров и др., 2006) в общем списке редких и малоизвестных клопов Байкальского региона. Позже нами по результатам собственных исследований для японсковязовых сообществ приведены 88 видов (Софронова, Софронов, 2018б). В настоящей работе к списку обитателей сообществ вяза японского на Селенге добавлен 51 вид клопов, в том числе несколько редких и малоизученных. Девять видов приводятся впервые для Бурятии, некоторые из них не были известны ранее из Забайкалья или Байкальской Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась с 2014 по 2021 г. в двух районах Бурятии: Кабанском (окр. с. Кабанск, Никольск, Брянск) и Прибайкальском (окр. с. Мостовка, Югово, Ильинка, а также на о. Сенокосный и мысе Дикий Бык на р. Селенге). Насекомые были собраны как с вяза японского, так и с растений травяного и кустарникового ярусов образуемых им сообществ. Кроме этого, сборы проводились в растительном опаде и на разнотравных лугах, которые непосредственно примыкают к вязовникам.

Для сбора насекомых использовались стандартные методики (Голуб и др., 2012). Идентификация видов проводилась с помощью определителя полужесткокрылых насекомых Сибири (Винокуров, Канюкова, 1995) и проверки по коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург;

ЗИН). Большая часть материала хранится в коллекции Е. В. Софроновой (Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск), другая часть передана в коллекцию ЗИН.

Байкальская Сибирь включает в себя Иркутскую обл., Республику Бурятия и Забайкальский край; в состав Забайкалья входит территория Бурятии и Забайкальского края.

В аннотированном списке для каждого вида указаны место и дата сбора, биотоп, количество и пол экземпляров, а также общее распространение. Фамилия сборщика для экземпляров, собранных Е. В. Софроновой, не указывается. Новые находки для Бурятии обозначены звездочкой (*). Распространение видов указывается на основании данных каталогов полужесткокрылых азиатской части России (Винокуров и др., 2010) и Якутии (Vinokurov, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Аннотированный список включает 51 вид и дополняет сведения о фауне клопов сообществ вяза японского в низовьях р. Селенга.

Сем. NABIDAE

Nabis americolimbatus (Carayon, 1961).

Материал. Прибайкальский р-н: 3.5 км СЗ с. Югово, влажный разнотравный луг, 28.VII.2014, 3 ♂, 1 ♀; 1.3 км ССЗ с. Югово, влажный разнотравный луг, 27.VII.2014, 1 ♂, 1 ♀.

Распространение. Голарктический бореальный вид. Ранее для Бурятии указывался только с Витимского плоскогорья (Петрова, Золотаренко, 1985).

Nabis ferus (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н, 1.7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, влажный разнотравный луг, 7.VIII.2019, 2 ♂, 3 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. Как и предыдущий, ранее для Бурятии указывался с Витимского плоскогорья (Петрова, Золотаренко, 1985).

Сем. ANTHOCORIDAE

Anthocoris confusus Reuter, 1884.

Материал. Кабанский р-н: 2 км ЮЗ с. Никольск, на *Malus baccata* (L.) Borkh. и *U. japonica*, 5.VI.2019, 2 ♀; окр. с. Брянск, на *M. baccata*, 6.VIII.2019, 2 ♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. В Бурятии ранее отмечался только на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан (Дидоренко, Дидоренко, 1985).

Orius horvathi (Reuter, 1884).

Материал. Прибайкальский р-н, 4 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, луговое разнотравье, 27.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. Широко распространен в Забайкалье.

Chlamydatus pulicarius (Fallén, 1807).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, опушка рощи из *U. japonica*, 5.VI.2019, 3 ♀. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 19.VII.2018, 4 ♂, 2 ♀; 1.7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, разнотравный луг, 28.VII.2018, 1 ♂, 1 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 29.VI.2015, 4 ♂, 2 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. Обычен в Сибири.

Chlamydatus pullus (Reuter, 1870).

Материал. Кабанский р-н: 2.5 км СВ с. Кабанск, разнотравный луг, 6.VIII.2019, 2 ♂; 2 км ЮЗ с. Никольск, разнотравный луг, 5.VI.2019, 1 ♂. Прибайкальский р-н: 3.5 км СЗ с. Югово, разнотравный луг, 28.VII.2014, 1 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 29.VI.2015, 1 ♂.

Распространение. Голарктический вид. Обычен в Сибири.

***Deraeocoris kerzhneri** Josifov, 1983.

Материал. Прибайкальский р-н: 1.3 км ССЗ с. Югово, на *U. japonica*, 27.VII.2014, 1 ♂, 4 ♀; там же, на *U. japonica*, 09.VII.2015, 7 ♂, 16 ♀.

Распространение. Юг Дальнего Востока России, юго-восток Монголии, северо-восток Китая. Впервые приводится для Байкальской Сибири.

Примечание. Ранее в России был отмечен только на юге Приморского края (Кержнер, 1988). Экземпляры *D. kerzhneri*, собранные в сообществах вяза японского на Селенге, ранее были ошибочно отнесены к *D. annulipes* (Софронова, Софронов, 2018б).

Halticus apterus apterus (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н, 1.7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, разнотравный луг, 7.VIII.2019, 2 ♂, 4 ♀.

Распространение. Голарктический вид. Обычен в Сибири.

Lygus gemellatus gemellatus (Herrich-Schaeffer, 1835).

Материал. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 27.VI.2014, 3 ♂, 6 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 29.VI.2015, 2 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Ранее в Бурятии был известен только из Северобайкальского р-на (Софронова, 2012).

Lygus punctatus (Zetterstedt, 1838).

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 27.VI.2014, 1 ♂, 1 ♀.

Распространение. Голарктический вид. Обычен в Сибири.

Lygus sibiricus Aglyamzyanov, 1990.

Материал. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, рудеральное разнотравье, 27.VI.2014, 2 ♂; 1.3 км ССЗ с. Югово, на *U. japonica*, 27.VII.2014, 1 ♂.

Распространение. Сибирь, юг Дальнего Востока России, Монголия, Китай, Корейский п-ов. В Сибири опубликованных находок немного, что связано, вероятно, со сложностью идентификации видов рода *Lugus* (Аглямзянов, 1990).

***Notostira elongata** (Geoffroy, 1785).

Материал. Прибайкальский р-н: 3.5 км СЗ с. Югово, мезофитное разнотравье, 27.VI.2015, 2 ♀, 1 ♂; 1.3 км ССЗ с. Югово, 6.VII.2014, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. Для Бурятии приводится впервые, в других районах Сибири распространен широко.

Phytocoris longipennis Flor, 1861.

Материал. Кабанский р-н, окр. с. Брянск, на *M. baccata*, 6.VIII.2019, 1 ♂. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, на *U. japonica*, 18.VII.2018 (Б. А. Коротяев), 1 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. Обычен в Сибири.

Pilophorus cinnamopterus (Kirschbaum, 1856).

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, на *Pinus sylvestris* L., 19.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Европейско-сибирский вид. В Сибири, вероятно, редок. В Бурятии был известен по одной находке в окр. г. Кяхта (Кулик, 1974).

Sacculifer picticeps Kerzhner, 1959.

Материал. Прибайкальский р-н, 3.5 км СЗ с. Югово, остепненный разнотравный луг, 27.VI.2015, 2 ♀.

Распространение. Евразийский степной вид. В Сибири, вероятно, встречается редко, в Бурятии был известен по одной находке в окр. с. Бичура (Бичурский р-н) (Софронова, Софронов, 2018a).

Сем. TINGIDAE

Physatocheila distinguenda Jakovlev, 1880.

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, растительный опад под *Salix rorida* Laksch., 6.VIII.2019, 1 ♀.

Распространение. Восточнопалеарктический вид. В Байкальской Сибири была известна единственная находка на юге Бурятии в окр. с. Бичура (Софронова, Софронов, 2018a).

Сем. PIESMATIDAE

Piesma capitatum (Wolff, 1804).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *U. japonica*, 29.VII.2018, 2 ♂, 2 ♀. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, растительный опад под *Populus* sp., 18.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Сибири.

Piesma maculatum (Laporte, 1833).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *Salix* sp., 29.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. В Сибири распространен широко, однако для Бурятии ранее указывался только из окр. пос. Ангоя (Северобайкальской р-н) (Софронова, 2012).

Сем. BERYTIDAE

***Gampsocoris culicinus culicinus** Seidenstücker, 1948.

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *U. japonica*, 5.VI.2019, 1 ♂.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. В Сибири находок мало (Винокуров и др., 2010), вероятно, вид редок и в Забайкалье.

Сем. LYGAEIDAE

Arocatus rufipes Stål, 1872.

Материал. Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, на *U. japonica*, 27.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Забайкалье, юг Дальнего Востока России, Монголия, Япония. В Восточной Сибири обычен.

Dimorphopterus spinolae (Signoret, 1857).

Материал. Кабанский р-н, окр. с. Брянск, растительный опад на сухом лугу, 6.VIII.2019, 1 ♂, 1 ♀. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, растительный опад под *Salix* sp., 28.VII.2018, 2 ♂.

Распространение. Евразийский вид. В Сибири находок немного, в Бурятии был известен только из окр. с. Селендума (Селенгинский р-н) (Винокуров, Голуб, 2009).

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

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, опад под вязом японским, 27.VII.2018, 2 ♂.

Распространение. Трансевразийский вид. В Бурятии известен по единичным находкам (Дидоренко, Дидоренко, 1985; Софронова, 2013).

***Drymus sylvaticus** (Fabricius, 1775).

Материал. Прибайкальский р-н, 1.7 км ССЗ с. Югово, растительный опад под *U. japonica*, 28.VII.2018, 1 ♀.

Распространение. Европейско-сибирский вид, ранее восточнее Иркутской обл. отмечен не был (Винокуров и др., 2010).

Geocoris itonis Horváth, 1905.

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, остепненное разнотравье, 24.VII.2017, 1 ♂.

Распространение. Восточнопалеарктический вид. В Сибири довольно широко распространен, в Бурятии был известен только по одной находке на Витимском плоскогорье (Петрова, Золотаренко, 1985).

Lygaeus equestris (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н, 1,7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, разнотравный луг, 7.VIII.2019, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Сибири.

Ortholomus punctipennis (Herrich-Schaeffer, 1838).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, остепненный луг, 29–30.VII.2018, 3 ♂, 2 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. Обычен в Сибири.

Philomyrmex insignis R. F. Sahlberg, 1848.

Материал. Кабанский р-н: 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под вязом японским, 29.VII.2018, 1 ♀; там же, 5.VI.2019, 2 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. В Сибири обычен, в Бурятии было известно лишь несколько находок в Кяхтинском и Северобайкальском районах (Винокуров и др., 2010; Софронова, 2013).

Plinthisus lativentris Horváth, 1906.

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *U. japonica*, 29.VII.2018, 2 ♂, 2 ♀. Прибайкальский р-н: 2,5 км С с. Мостовка, растительный опад под *U. japonica*, 18.VII.2018, 1 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, растительный опад под *U. japonica*, 27.VII.2018, 2 ♂, 5 ♀.

Распространение. От Казахстана до юга Дальнего Востока России. В Бурятии ранее был известен только из Северобайкальского р-на (Софронова, 2012).

***Plinthisus pusillus** (Scholtz, 1847).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *U. japonica*, 5.VI.2019, 3 ♀.

Распространение. Европейско-сибирский вид. Впервые приводится для Байкальской Сибири, ранее в Восточной Сибири указывался из Якутии (Vinokurov, 2020).

***Trapezonotus anorus** (Flor, 1860).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, растительный опад под *U. japonica*, 5.VI.2019, 1 ♀.

Распространение. Трансевразийский вид. В Байкальской Сибири находок мало (Винокуров и др., 2010), вероятно, редок.

Trapezonotus arenarius arenarius (Linnaeus, 1758).

Материал. Кабанский р-н, окр. с. Брянск, растительный опад на сухом лугу, 6.VIII.2019, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. В Бурятии находок мало (Vinokurov, 2007).

Сем. COREIDAE

Enoplops sibiricus Jakovlev, 1889.

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 27.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Степи Казахстана, Монголии и Северного Китая; в России от Алтая до Амура. Обычный в Восточной Сибири вид.

Сем. ALYDIDAE

Alydus calcaratus (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н: 1.3 км ССЗ с. Югово, разнотравный луг, 27.VII.2014, 1 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравье с *Lathyrus* sp., 27.VII.2018, 1 ♂, 1 ♀.

Распространение. Голарктический вид. Обычен в Сибири.

Megalotomus junceus (Scopoli, 1763).

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравье с *Lathyrus* sp., 27.VII.2018 (Б. А. Коротяев, Е. В. Софронова) 3 ♂.

Распространение. Евразийский вид. Обычен в Сибири.

Сем. RHOPALIDAE

***Corizus hyoscyami hyoscyami** (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 29.VI.2015, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Палеарктике, известен также из Ориентальной области. Не был известен из Бурятии, хотя в других регионах Сибири обычен.

Corizus tetraspilus Horváth, 1917.

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, остепненный разнотравный луг, 5.VI.2019, 1 ♂.

Распространение. Юг Сибири и Дальнего Востока России, горы Средней Азии, Монголия, Китай, Корейский п-ов. Обычный в Сибири вид.

Rhopalus latus (Jakovlev, 1883).

Материал. Кабанский р-н, 2.5 км СВ с. Кабанск, разнотравный луг, 6.VIII.2019, 3 ♀. Прибайкальский р-н: 3.5 км СЗ с. Югово, разнотравье в вязовом лесу, 27.VI.2015, 1 ♀; 1.3 км ССЗ с. Югово, разнотравье в вязовом лесу, 27.VII.2014, 1 ♂, 1 ♀.

Распространение. От юга Дальнего Востока России на запад до Алтая и Восточного Казахстана. Обычный в Сибири вид.

Rhopalus parumpunctatus Schilling, 1829.

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 27.VII.2018, 1 ♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. В Бурятии ранее отмечался только на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан (Софронова, 2015).

***Stictopleurus abutilon** (Rossi, 1790).

Материал. Кабанский р-н: 2.5 км СВ с. Кабанск, разнотравный луг, 6.VIII.2019, 1 ♀; 2 км ЮЗ с. Никольск, остепненный луг, 29.VII.2018, 1 ♂. Прибайкальский р-н: 3.5 км СЗ с. Югово, разнотравье в вязовом лесу, 1 ♀; 1.8 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, разнотравный луг, 7.VIII.2019, 1 ♀; 6 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. Для Бурятии приводится впервые, в целом в Сибири обычен.

Сем. PLATASPIDAE

Coptosoma scutellatum (Geoffroy, 1785).

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравье с *Lathyrus* sp., 27.VII.2018 (Б. А. Коротяев), 1 ♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Сибири.

Сем. ACANTHOSOMATIDAE

***Acanthosoma denticaudum** Jakovlev, 1880.

Материал. Кабанский р-н, окр. с. Брянск, на *Malus baccata*, 6.VIII.2019, 1 ♂. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, на *U. japonica*, 18.VII.2018 (Б. А. Коротяев), 1 ♀.

Распространение. Юг Сибири и Дальнего Востока России, Северный и Восточный Китай, Корейский п-ов, Япония. Впервые приводится для Байкальской Сибири. В Бурятии, вероятно, редок.

Elasmostethus brevis Lindberg, 1934.

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, на *Salix* sp., 18.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Трансевразийский вид. Обычен в Сибири.

Elasmucha ferrugata (Fabricius, 1787).

Материал. Кабанский р-н, 2.5 км СВ с. Кабанск, на *Ribes diacantha* Pall., 5.VIII.2019, 2 ♂. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, на *R. spicatum* E. Robson, 18.VII.2018 (Б. А. Коротяев, Е. В. Софронова), 2 ♂, 2 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, *R. spicatum*, 27.VII.2018, 1 ♂.

Распространение. Трансевразийский вид. Обычен в Сибири.

Сем. SCUTELLERIDAE

Eurygaster testudinaria (Geoffroy, 1785).

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 13.VIII.2015 (И. А. Махов), 1 ♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Сибири, ранее в Бурятии был известен только из Северобайкальского р-на (Софронова, 2012).

Сем. PENTATOMIDAE

Carpocoris fuscispinus (Boheman, 1851).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, разнотравный луг, 5.VI.2019, 1 ♂, 1 ♀. Прибайкальский р-н, 1.7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, разнотравный луг, 7.VIII.2019, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический вид. Обычен в Сибири.

Eurydema gebleri gebleri Kolenati, 1846.

Материал. Кабанский р-н: 2.5 км СВ с. Кабанск, разнотравный луг, 6.VIII.2019, 1 ♂, 2 ♀; 2 км ЮЗ с. Никольск, разнотравный луг, 30.VII.2018, 1 ♂, 1 ♀. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 19.VII.2018 (А. П. Софронов) 1 ♂, 1 ♀; 3.5 км СЗ с. Югово, разнотравный луг, 19.VI.2015, 1 ♀; 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравье, 27.VII.2018 (Б. А. Коротяев), 1 ♀.

Распространение. Трансевразиатский вид. Обычен в Сибири.

Eurydema oleracea (Linnaeus, 1758).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, разнотравный луг, 5.VI.2019, 1 ♀. Прибайкальский р-н: 2.5 км С с. Мостовка, разнотравный луг, 19.VII.2018, 4 ♀; 3.5 км ССЗ с. Югово, разнотравный луг, 27.VI.2019, 1 ♂, 2 ♀; 1.3 км СЗ с. Югово, разнотравье в вязовом лесу, 18.V.2021 (А. П. Софронов), 1 ♂.

Распространение. Европейско-сибирский вид. Обычен в Сибири.

Holcostethus strictus vernalis (Wolff, 1804).

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравный луг, 23.VI.2015, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Сибири.

Jalla dumosa (Linnaeus, 1758).

Материал. Прибайкальский р-н, 5 км ВСВ с. Ильинка, о. Сенокосный, разнотравье, 29.VI.2015 (И. А. Махов), 1 ♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. В Сибири находок немного, ранее в Бурятии был известен из Тункинского и Окинского районов (Винокуров и др., 2006).

Neottiglossa leporina (Herrich-Schaeffer, 1830).

Материал. Кабанский р-н, 2 км ЮЗ с. Никольск, *Allium ramosum*, 30.VII.2018, 1 ♂. Прибайкальский р-н, 1.7 км С с. Югово, мыс Дикий Бык, влажный разнотравный луг, 28.VII.2018, 2 ♀.

Распространение. Трансевразиатский вид. Обычен в Сибири.

Palomena viridissima (Poda, 1761).

Материал. Прибайкальский р-н, 2.5 км С с. Мостовка, на *Rosa acicularis* Lindl., 8.VIII.2019, 1 ♀.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н. Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск), В. Б. Голубу (Воронежский государственный университет), Ф. В. Константинову (Санкт-Петербургский государственный университет и Зоологический институт РАН) за помощь в определении материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет средств государственного задания (№ ААА-А-А21-121012190059-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аглямзянов Р. С. 1990. Обзор видов рода *Lygus* (Heteroptera, Miridae) фауны Монголии, I. В кн.: И. М. Кержнер, Б. А. Коротьев (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 11. Л.: Наука, с. 25–41.
- Винокуров Н. Н., Голуб В. Б. 2009. Материалы по полужесткокрылым (Heteroptera) фауны Сибири и Дальнего Востока России. Алтайский зоологический журнал 3: 25–28.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 237 с.
- Винокуров Н. Н., Плешанов А. С., Агафонова Т. А. 2006. Редкие и малоизвестные полужесткокрылые (Heteroptera) Байкальского региона. В кн.: Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 20–24 сентября 2006 г. Новосибирск, с. 43–45.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 319 с.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 339 с.
- Дидоренко С. В., Дидоренко С. И. 1985. Материалы по фауне наземных полужесткокрылых (Heteroptera) северо-западного макросклона хребта Хамар-Дабан. В кн.: В. Г. Шилленков (ред.). Наземные членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского государственного университета, с. 80–89.
- Кержнер И. М. 1988. Сем. Miridae – Слепняки. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2. Л.: Наука, с. 778–857.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2013. Издание 3-е. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 688 с.
- Кулик С. А. 1974. Наземные полужесткокрылые (Heteroptera) Восточной Сибири и Дальнего Востока. В кн.: С. А. Кулик (ред.). Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Иркутский государственный университет. 3–41.
- Петрова В. П., Золотаренко Б. Г. 1985. К познанию наземных полужесткокрылых Витимского плоскогорья. В кн.: Г. С. Золотаренко (ред.). Пауки и насекомые Сибири. Новосибирск: Новосибирский государственный педагогический институт, с. 23–31.
- Плешанов А. С., Плешанова Г. И. 1997. Структура лесов из вяза японского в Прибайкалье. В кн.: Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири: материалы I межрегиональной научно-практической конференции. Кемерово, 19–22 мая 1997 г. Кемерово, с. 136–137.
- Софронова Е. В. 2012. Новые виды полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) республики Бурятия. Известия Иркутского государственного университета. Биология 5 (1): 132–134.
- Софронова Е. В. 2013. Фауна и экология полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Северного Прибайкалья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Иркутск: Иркутский государственный университет, 20 с.
- Софронова Е. В. 2015. К изучению фауны полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) северного макросклона хребта Хамар-Дабан (Восточная Сибирь). Вестник Томского государственного университета. Биология 2 (30): 82–95.
- Софронова Е. В., Софронов А. П. 2018а. Новые данные о распространении полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) на юге Байкальской Сибири. Энтомологическое обозрение 97 (2): 232–237.

- (Sofronova E. V., Sofronov A. P. 2018. New data on the distribution of true bugs (Heteroptera) in the south of Baikal Siberia. *Entomological Review* **98** (3): 290–295). doi: 10.1134/S0013873818030065
- Софронова Е. В., Софронов А. П. 2018б. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) реликтовых ильмовых рощ в низовьях реки Селенги (Республика Бурятия). *Вестник Томского государственного университета. Биология* **43**: 159–173. doi: 10.17223/19988591/43/8
- Чепиного В. В., Аненхонов О. А., Софронова Е. В., Софронов А. П., Коротяев Б. А., Махов И. А. 2020. Растительные сообщества с *Ulmus japonica* (Ulmaceae) в Западном Забайкалье: распространение, значение для сохранения биоразнообразия и перспективы охраны. *Вестник Томского государственного университета. Биология* **52**: 105–129. doi: 10.17223/19988591/52/6
- Vinokurov N. N. 2007. New records of ground bugs from Siberia (Heteroptera: Lygaeidae). *Zoosystematica Rossica* **16** (2): 243–244.
- 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

NEW DATA ON THE HETEROPTERA FAUNA OF JAPANESE ELM RELICT COMMUNITIES IN THE LOWER REACHES OF THE SELENGA RIVER (REPUBLIC OF BURYATIA)

E. V. Sofronova, A. P. Sofronov

Key words: true bugs, Heteroptera, new records, Buryatia, *Ulmus japonica*, refugium.

SUMMARY

New data on the Heteroptera fauna of the Japanese elm (*Ulmus japonica* (Rehder) Sarg.) communities and adjacent habitats in the lower part of the Selenga River valley are provided. The list contains 51 species, 9 of which are newly recorded for Buryatia (*Deraeocoris kerzhneri* Josifov, 1983, *Notostira elongata* (Geoffroy, 1785), *Gampsocoris culicinus culicinus* Seidenstücker, 1948, *Drymus sylvaticus* (Fabricius, 1775), *Trapezonotus anorus* (Flor, 1860), *Plinthisus pusillus* (Scholtz, 1847), *Corizus hyoscyami hyoscyami* (Linnaeus, 1758), *Stictopleurus abutilon* (Rossi, 1790), *Acanthosoma denticaudum* Jakovlev, 1880). The distribution of several rare or poorly known species in Baikal Siberia is specified.

УДК 595.772 (571.651.8)

**ЭМПИДОИДНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA:
BRACHYSTOMATIDAE, EMPIDIDAE, NYBOTIDAE) ОСТРОВА
ВРАНГЕЛЯ (ЧУКОТСКИЙ АО): СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФАУНЫ**

© 2021 г. О. А. Хрулева,^{1*} И. В. Шамшев,^{2,3**} Б. Дж. Синклер^{4***}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

*e-mail: oa-khruleva@mail.ru

² Зоологический институт РАН

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

³ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
ш. Подбельского, 3, Пушкин-С.-Петербург, 196608 Россия

**e-mail: shamshev@mail.ru

⁴ Канадская национальная коллекция насекомых и Канадское агентство контроля продуктов
питания, Ottawa Plant Laboratory – Entomology

K. W. Neatby Bldg., С. Е. F., 960 Carling Avenue, Ottawa, ON, Canada

***e-mail: bradley.sinclair@canada.ca

Поступила в редакцию 11.05.2021 г.

После доработки 14.09.2021 г.

Принята к публикации 14.09.2021 г.

В статье обобщены материалы по эмпидоидным двукрылым семействам Brachystomatidae (2 вида), Empididae (22) и Nybotidae (3 вида), собранным на о. Врангеля в XX (преимущественно в 1966, 1971 и 1972 гг.) и XXI вв. (2006 и 2015–2020 гг.). Свообразие изученной фауны определяется высоким видовым богатством (как минимум вдвое выше, чем на других арктических островах), наличием вероятных эндемиков, а также североамериканских видов, неизвестных из других районов Палеарктики. Хотя в распределении наиболее обычных видов прослеживается четкая связь с градиентом мезоклиматических условий, активность большинства из них существенно различается даже в пределах одного подзонального варианта растительности (что предполагает их нахождение на острове за пределами своего климатического оптимума). Большинство редких видов (треть фауны), в том числе и основная часть условных эндемиков острова, собраны в горах южной части, имеющих наиболее расчлененный рельеф и, соответственно, широкий диапазон микроклиматических условий. В наиболее теплой центральной части острова (анклав подзоны типичных тундр) представлены таксоны с устойчивым набором фоновых видов (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*). Присутствие общих доминантов определяет их сходство с таксоценами Empidoidea южных островов Канадского Арктического архипелага. Часть видов (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*) тяготеют к районам с наиболее суровым климатом и сильным влиянием моря, из них лишь первый вид широко распространен в островной Арктике. Высокая численность всех пяти видов отмечена на

юго-западе о. Врангеля (северный вариант подзоны арктических тундр); таксоцены с подобным составом фоновых видов неизвестны с других арктических островов.

Ключевые слова: Empidoidea, о. Врангеля, Российская Арктика, тундровая зона, Берингийский сектор, ареалогический состав, фауна, население, зональная дифференциация.

DOI: 10.31857/S0367144521030084

Надсем. Empidoidea – одна из крупнейших групп Diptera, включающая около 12 000 описанных видов и имеющая всеветное (кроме Антарктики) распространение. Надсемейство объединяет восемь семейств: Atelestidae, Brachystomatidae, Empididae, Nomalocnemidae, Nybotidae, Dolichopodidae (включая Microphorinae и Parathalassiinae), Iteaphilidae и Oreogetonidae (Sinclair, Cumming, 2006; Pape et al., 2011; Sinclair, 2017; Sinclair, Shamshev, 2021), хотя самостоятельность некоторых из них остается дискуссионной (Wahlberg, Johanson, 2018). Наиболее богаты видами семейства Empididae, Nybotidae и особенно Dolichopodidae.

Эмпидоидные двукрылые – одно из немногих надсемейств в подотряде Brachycera, представители которого достаточно успешно осваивают ландшафты тундровой зоны (Danks, 1981; Чернов, 1995). Особенно это касается сем. Empididae – очень заметного компонента тундровых комплексов двукрылых, в том числе их антофильной составляющей (Kevan, 1972). В настоящей работе рассматривается состав трех из пяти (исключая Dolichopodidae и Iteaphilidae) семейств эмпидоидных двукрылых, встречающихся в тундровой зоне. Фауна Dolichopodidae о. Врангеля уже обсуждалась (Grichanov, Khruleva, 2018, 2020), а представители Iteaphilidae на арктических островах отсутствуют (Sinclair, Shamshev, 2021). Далее в тексте статьи под Empidoidea понимаются семейства Brachystomatidae, Empididae и Nybotidae. До последнего времени почти не было специальных работ, посвященных тундровым фаунам этих групп. В сводке Дэнкса (1981) приводится 19 видов Empidoidea, известных из тундр Северной Америки. Чернов (1995) оценивал видовое богатство тундровой фауны Empididae примерно в 40–50 видов, однако только в островной Арктике (в циркумполярном объеме) обитает не менее 50 видов Empidoidea (без учета Dolichopodidae) (Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011, 2019; Shamshev et al., 2020). Обобщение всего имеющегося материала по Empidoidea арктических островов Евразии (Shamshev et al., 2020) выявило неожиданно высокое разнообразие фауны о. Врангеля, насчитывающей 27 видов, что вдвое больше, чем на крупных и находящихся в более благоприятных климатических условиях южных островах Канадского Арктического архипелага. Настоящая работа посвящена описанию состава и пространственной организации таксоценов Empidoidea о. Врангеля, а также анализу их сходства с таксоценом других арктических островов.

Остров Врангеля – северный форпост Азиатской Берингии, на протяжении большей части плейстоцена входивший в состав обширной Берингийской суши. Среди других арктических территорий этот небольшой горный остров выделяется высоким видовым богатством флоры и фауны, что связано с его географическим положением (близость к двум материкам), ландшафтным и климатическим разнообразием природной среды, а также отсутствием в плейстоцене покровных оледенений (Юрцев, 1986, 1987; Стишов, 2004; Вартанян, 2007). Влияние моря определяет наличие резкого климатического градиента: индекс континентальности увеличивается от 18 % на побережье до 30–35 % в центре острова, а средние июльские температуры – от 1–1.5 до 6–8 °С (Сватков, 1970; Скрыльник, 1976; Алфимов, 2007). Рельеф в ряде случаев также выступает

климаторазделом, обособляя территории с частыми туманами и более сухой и солнечной погодой. Согласно С. С. Холоду (2013), большая часть территории острова относится к подзоне арктических тундр, включая северный и южный ее варианты, занимающие на острове примерно равные площади (рис. 1). В наиболее холодных прибрежных районах острова представлены участки, относящиеся к южному варианту зоны полярных пустынь, а в теплых внутренних районах – к северному варианту типичных тундр. Выделение растительности этих территорий в отдельные зональные категории имеет дискуссионный характер (Матвеева, 2014), но оно наиболее полно отражает специфику ландшафтно-климатической дифференциации растительного покрова острова и поэтому использовано в данной работе. Важно отметить, что, согласно С. С. Холоду (2013), наиболее заметные изменения в структуре растительного покрова происходят на границе двух вариантов подзоны арктических тундр. В соответствии с этим, он выделяет на территории острова две основные зональные полосы – северную и южную. На мелкомасштабной карте зональной дифференциации циркулярной растительности (Walker et al., 2005, 2018) остров целиком отнесен к зоне «В», соответствующей подзоне арктических тундр.

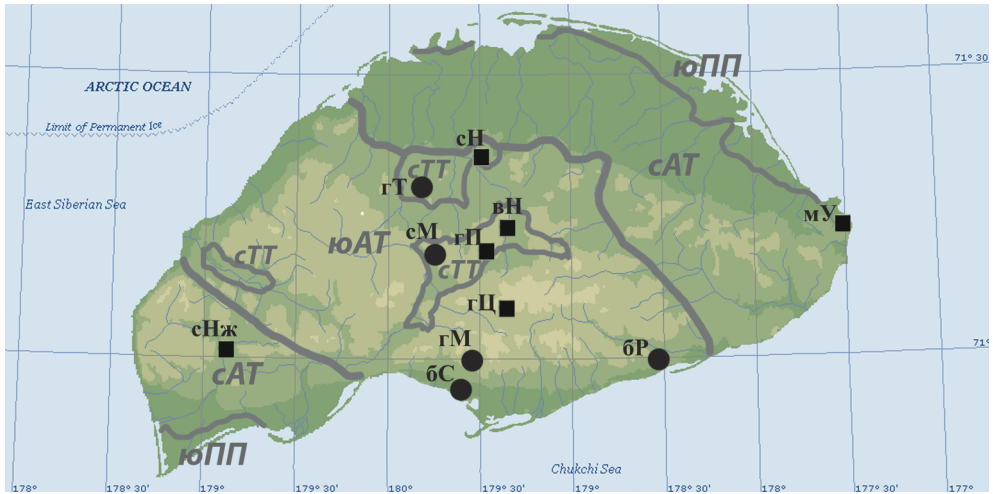


Рис. 1. Подзональная дифференциация растительности (по: Холод, 2013) и точки сбора Empidoidea на о. Врангеля.

сАТ – северный вариант подзоны арктических тундр; *сТТ* – северный вариант подзоны типичных тундр; *юАТ* – южный вариант подзоны арктических тундр; *юПП* – южный вариант зоны полярных пустынь.

Жирная линия – граница между северной и южной зональной полосами.

Места сборов: бР – окрестности бухты Роджерса; бС – равнина в окрестностях бухты Сомнительной; вН – верхнее течение р. Неизвестная; гМ – горы Минеева; гП – окрестности горы Первая; гТ – окрестности горы Тундровая; гЦ – Центральные горы; мУ – мыс Уэринг; сМ – среднее течение р. Мамонтова; сН – среднее течение р. Неизвестная; сНж – среднее течение р. Неожиданная.

Кружки – места сборов в XX и XXI вв.; квадраты – места, обследованные только в один период сбора.

Сборы эмпидоидных двукрылых проводились на о. Врангеля в трех зональных вариантах тундр (рис. 2); материал из южного варианта зоны полярных пустынь отсутствует. Первые мухи были собраны еще в 30-х гг. XX века А. И. Минсеевым, позже подробное изучение двукрылых острова было предпринято К. Б. Городковым (далее КБГ). В течение трех сезонов (1966, 1971 и 1972 гг.) он индивидуальным отловом собрал 475 экз. Empidoidea, относящихся к 21 виду. Следующий этап сборов (2006 и 2015–2020 гг.) пришелся на период потепления климата. В последние два десятилетия на острове зарегистрированы заметный рост летних температур (на 1–1.5 °С) и удлинение безморозного периода за счет повышения температур сентября (данные с web-сайтов www.thermograph.ru и www.pogodaiklimat.ru). В эти годы работы проводились с использованием различных количественных методов как в районах, ранее подробно обследованных КБГ, так и в других точках острова (см. рис. 1). Основная часть материала была собрана в 2006 и 2015 гг. первым автором, преимущественно путем стандартных энтомологических укусов. Они проводились в модельных биотопах нескольких районов острова сериями (не менее 4 серий по 25 взмахов) 2 или 3 раза за сезон (в 2019 г. – один раз). Единичные мухи отмечались в почвенных ловушках и при просеивании подстилки. В отдельных районах хорошие результаты дал сбор в желтые тарелки, в котором принимали участие сотрудники заповедника «Остров Врангеля» Л. Ф. Волкова, У. В. Бабий и П. С. Кулемеев. Всего в 2006–2020 гг. собрано около 590 экз., относящихся к 21 виду. Сроки и методы сборов Empidoidea отражены в табл. 1. Весь материал находится в коллекции Зоологического института РАН, С.-Петербург (ЗИН).

Анализ распределения двукрылых по острову основан на сравнении состава локальных фаун, включавших совокупность видов из отдельных районов. Как правило, обследовалась территория около стационара с радиусом около 5–6 км. В некоторых случаях объединялись данные по более обширной территории при условии ее ландшафтно-климатической однородности (например, в район бухты Роджерса включен небольшой материал, собранный у подножия г. Атертон, находящейся в 10 км западнее). Напротив, фауны равнинной и горной частей трансекта протяженностью около 10 км в окрестностях бухты Сомнительной рассматривались отдельно. Термин «таксоцен» использован для обозначения совокупности фауны и населения (особей всех видов) Empidoidea каждой из изученных точек. Зональные категории растительного покрова в тексте приводятся большей частью в сокращенном виде: *cAT* – северный вариант подзоны арктических тундр, *yAT* – южный вариант подзоны арктических тундр, *cTT* – северный вариант подзоны типичных тундр.

Сравнение фауны и населения Empidoidea изученных районов о. Врангеля, а также населения различных арктических островов проведено методом кластеризации с помощью пакета программы PAST v. 3.06 (Hammer, 2015). Ландшафтные характеристики, влияющие на особенности распределения на острове 15 наиболее обычных видов эмпирид, определяли при помощи канонического анализа (CCA). Значимость первой и последующих канонических осей анализа устанавливали при помощи теста Монте-Карло (Monte Carlo test: 1000 permutations) в программе CaNOCO version 4.5 (Ter Braak, Smilauer, 2002). Для каждого района были проведены оценки по 8 критериям: 1) зональное положение (**zone**) – *cAT*, *yAT*, *cTT*; 2) удаленность от моря (**sea**) – до 5 км, 5–14 км, 15–30 км, более 30 км; 3) тип рельефа (**relief**) – равнина, холмистые увалы, увалы с отдельными горными грядами, горные цепи; 4) наличие разных типов речных долин (**valley**) – крупные речные долины отсутствуют, крупные долины без пойменных ивняков, долины рек с пойменными ивняками; 5) распространенность в ландшафте местообитаний с избыточным увлажнением (**wetland**) – очень локально, преимущественно в долинах рек, достаточно широко, значительные площади; 6) наличие склонов южной (**southern slopes**) и 7) северной (**northern slopes**) экспозиции; 8) степень открытости ландшафтов (**open/close**) – полностью открытые, частично открытые, закрытые горами с трех сторон, полностью закрытые (межгорные котловины).

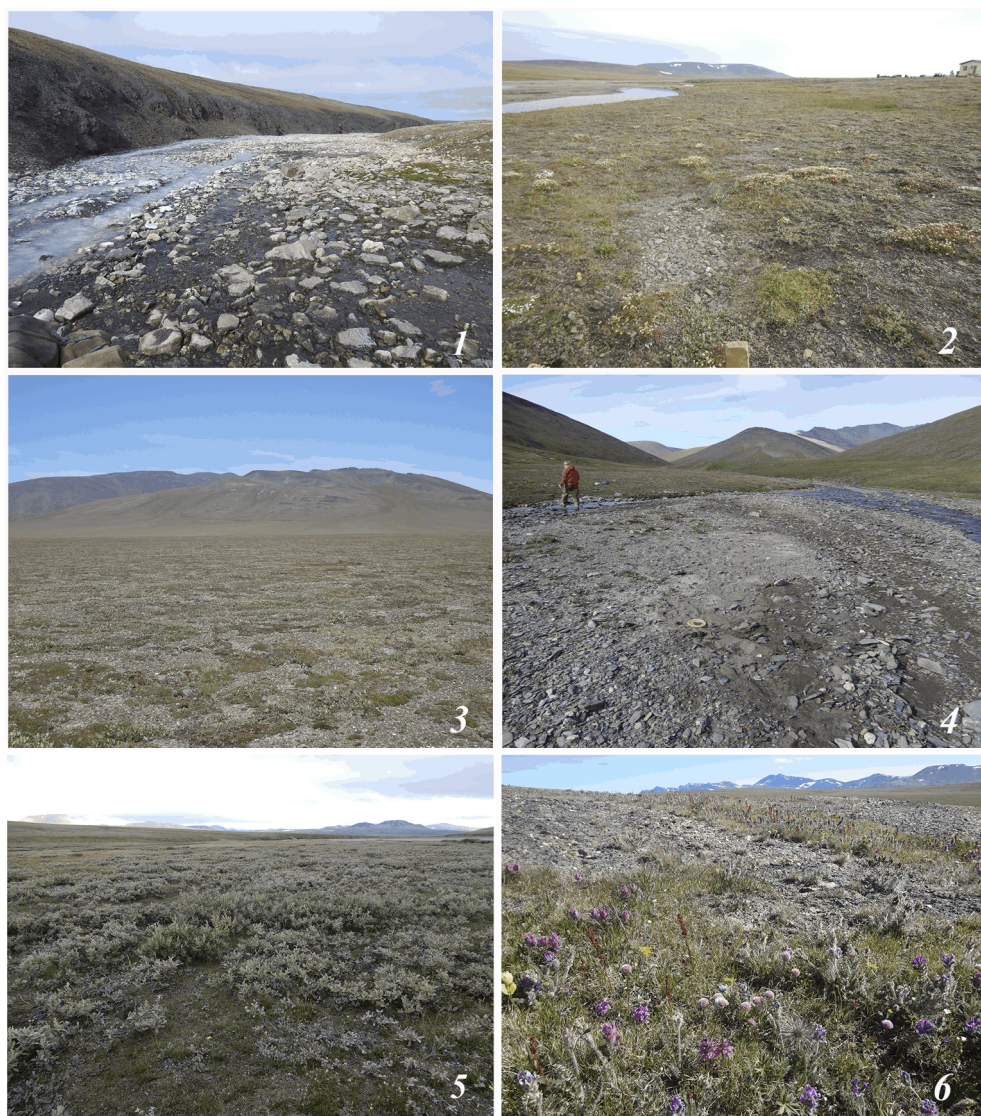


Рис. 2. Ландшафты о. Врангеля с различными зональными вариантами растительности.

Северный вариант подзоны арктических тундр: 1 – мыс Уэринг, долина ручья; 2 – среднее течение р. Неожиданная, долина реки. Южный вариант подзоны арктических тундр: 3 – равнина в окрестностях бухты Сомнительной; 4 – долина р. Сомнительная в горной части. Северный вариант подзоны типичных тундр (южный анклав), среднее течение р. Мамонтова: 5 – долина реки с пойменными ивняками; 6 – тундростепная группировка.

Таблица 1. Сроки и места сборов мух надсем. Empidoidea на о. Врангеля

Подзона арктических гундр						Подзона типичных гундр		
Северный вариант (сАТ)			Южный вариант (юАТ)			Северный вариант (сТТ)		
Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.
-	-	-	БР	2.VIII.1931	1	-	-	-
-	-	-	То же	20-24.VII.1932	14	-	-	-
-	-	-	То же	26.07.1933	1	-	-	-
-	-	-	БС	19-26.VII.1966	82	сМ	21.VII.1966	21
-	-	-	ГМ	10-27.VII.1966	52	-	-	-
-	-	-	БР	20.VII.1971	3	-	-	-
-	-	-	БС	23.VII.1971	1	-	-	-
-	-	-	ГМ	23.VII-3.VIII.1971	22	-	-	-
-	-	-	ГЦ	26.VII-4.VIII.1971	27	-	-	-
-	-	-	БР	19.VII.1972	1	сМ	17-29.VII.1972	123
-	-	-	БС	6-21.VII.1972	23	ГТ	18.VII.1972	32
-	-	-	ГМ	7-28.VII.1972	27	-	-	-
-	-	-	ГЦ	11.VII-25.VII.1972	66	-	-	-
-	-	-	БС	25.V-13.VII.2006	у.к (200) - 0	сМ	18.VII-13.VIII.2006	у.к (2600) - 47; нл - 3
-	-	-	ГС, ГМ	25.V-14.VII.2006	у.к (300) - 3	ВН	2-6.VII.2006	у.к (1200) - 37
-	-	-	БС	25.V-19.VII.2015	у.к (1200) - 0	сМ	29.VI-5.VIII.2015	у.к (6920) - 131; жст (36) - 25; нл - 2; рс - 4
-	-	-	ГС, ГМ	25.V-19.VII.2015	у.к (2550) - 1	ВН	21.VI-10.VIII.2015	у.к (6490) - 43; жст (294) - 3; нл - 8

Таблица 1 (продолжение)

Подзона арктических тундр			Подзона типичных тундр		
Северный вариант (с.АТ)			Южный вариант (ю.АТ)		
Район	Период сбора	Число экз.	Район	Период сбора	Число экз.
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
гТ	10-31.VII.2016	пл - 2	-	-	-
сНж	12-14.VII.2016	жст (48) - 155	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
сНж	8-9.VII.2019	ук (1200) - 17; жст (11) - 10; рс - 9	бР	10-13.VII.2019	ук (2700) - 2; жст (110) - 2; пл - 2
-	-	-	бС	27.VI-10.VII.2019	жст (112) - 0
-	-	-	гС, гМ	13-16, 24.VII.2019	жст (50) - 0; ук (900) - 0
МУ	16-24.VII.2020	жст (128) - 4	-	-	-
			гП	28.VI-5.VIII.2015	ук (1500) - 27; пл - 3
			гТ	1-19.VII.2015	пл - 4
			-	-	-
			-	-	-
			гТ	30.VI-8.VIII.2018	жст (141) - 4
			сН	5-14.VII.2018	жст (33) - 15
			сМ	17-19.VII.2019	ук (1850) - 3; жст (24) - 0
			вН	20-22.VII.2019	ук (700) - 0; жст (30) - 0
			гП	21-23.VII.2019	ук (700) - 0; рс - 1
			гТ	6-11.VII.2019	жст (21) - 1
			сН	4-5.VII.2019	жст (6) - 9
			гТ	4-19.VII.2020	жст (45) - 13

Примечание. Краткие обозначения районов как на рис. 1. Для XX в. период сборов в районе приводится по первой и последней датам на этикетках. Для XXI в. указаны использованные методы сбора: жст – желтые тарелки; пл – почвенные ловушки; рс – ручной сбор; ук – энтомологические укосы. Поскольку основная часть материала собрана с помощью первых двух методов, для них в скобках приводится число взмахов сачком и количество отработанных тарелко-суток соответственно.

Полные данные этикеток собранных на острове мух опубликованы в сводке по фауне Empidoidea арктических островов Евразии (Shamshev et al., 2020). В табл. 2 обобщены сведения о числе экземпляров, собранных в разных районах острова (по отдельным сезонам), и приведен не публиковавшийся ранее материал, полученный в 2020 г.

Состав фауны

Всего на о. Врангеля найдено 27 видов Empidoidea, относящихся к трем семействам и 7 родам. На род *Rhamphomyia* Meigen, 1822 приходится 70 % фауны (19 видов); особенно богато представлены подроды *Dasyrhamphomyia* Frey, 1922 и *Pararhamphomyia* Frey, 1922 (5 и 10 видов соответственно). Все остальные роды представлены в фауне 1 или 2 видами, полный список их приведен ниже.

Сем. BRACHYSTOMATIDAE

Heleodromia irwini Wagner, 1985

H. pullata (Melander, 1902)

Сем. EMPIDIDAE

Подсем. CLINOCERINAE

Clinocera nivalis (Zetterstedt, 1838)

Trichoclinocera lapponica (Ringdahl, 1933)

Подсем. EMPIDINAE

Empis septentrionalis Shamshev et Sinclair, 2020

Rhamphomyia (*Ctenempis*) *albopilosa* Coquillett, 1900

Rh. (*Dasyrhamphomyia*) *erinacioides* Malloch, 1919

Rh. (*D.*) *gorodkovi* Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

Rh. (*D.*) *hovgaardii* Holmgren, 1880

Rh. (*D.*) *mallochi* Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

Rh. (*D.*) *nigrita* (Zetterstedt, 1838)

Rh. (*Eorhamphomyia*) *shewelli* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

Rh. (*Pararhamphomyia*) *flicauda* Henriksen et Lundbeck, 1917

Rh. (*P.*) *frigida* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

Rh. (*P.*) *hoeli* Frey, 1950

Rh. (*P.*) *kjellmanii* Holmgren, 1880

Rh. (*P.*) *septentrionalis* Sinclair, Vajda, Saigusa et Shamshev, 2019

Rh. (*P.*) *subflicauda* Shamshev et Sinclair, 2020

Rhamphomyia (P.) submacrura Shamshev et Sinclair, 2020

Rh. (P.) subtenuiterfilata Shamshev et Sinclair, 2020

Rh. (P.) wrangeli Shamshev et Sinclair, 2020

Rh. (Pararhamphomyia) sp. 1

Rh. sublongiseta Shamshev, Sinclair et Saigusa, 2020

Rh. taimyrensis Frey, 1950

Сем. HYBOTIDAE

Подсем. TACHYDROMIINAE

Platypalpus septentrionalis Shamshev et Sinclair, 2020

P. subtectifrons Shamshev et Sinclair, 2020

Tachypeza sericeipalpis Frey, 1913

Экологическая и зоогеографическая характеристики фауны

Личинки Empidoidea в большинстве – хищники, очень редко – вторичные фитофаги; они встречаются чаще всего в почве и разлагающейся древесине, иногда ведут водный образ жизни. Имаго в основном хищники, но в некоторых группах известно смешанное питание, а также питание только пыльцой или нектаром. На о. Врангеля обитают виды Empidoidea с разным образом жизни. Имаго видов рода *Heleodromia* Haliday (Brachystomatidae) обычно встречаются на камнях и влажной почве вдоль рек и ручьев (Sinclair et al., 2011). Личинки *Clinocera nivalis* и *Trichoclinocera lapponica* (Empididae, Clinocerinae) развиваются в воде (важные хищники личинок мокрецов и мошек), а имаго встречаются в непосредственной близости от водоемов (обычно быстротекущих), например, на лежащих в воде камнях и на поверхности воды, где они охотятся на мелких насекомых (Sinclair, 1994, 2008). Взрослые особи *T. lapponica*, видимо, способны переносить резкое понижение температуры. На о. Врангеля они собирались на камнях у кромки воды и на водной поверхности при температуре воздуха +3 °C и температуре воды +5–7 °C (Shamshev et al., 2020). Виды родов *Rhamphomyia* Mg. и *Empis* L. (Empidinae) – хорошо известные антофилы, однако в период спаривания самки дополнительно питаются насекомыми (Chvála, 1976).

Виды родов *Platypalpus* Macquart и *Tachypeza* Mg. (Hybotidae) – хищники (Chvála, 1975). Виды *Platypalpus* обычно встречаются на листьях кустарников и деревьев, особенно многочисленны они на ивах. На о. Врангеля один из двух найденных видов (*P. subtectifrons*) также был собран на иве в долине реки, а второй (*P. septentrionalis*) был собран на цветах, как и *P. vegrandis* Frey, 1943 в Европе (Grootaert et al., 2012). Эти мухи охотятся на цветах и, возможно, используют их в качестве ночных убежищ при похолодании. Виды рода *Tachypeza* встречаются обычно на стволах деревьев, стенах строений и на крупных камнях; эти мухи преимущественно бегают и неохотно летают. На о. Врангеля единственный представитель этого рода был собран на камнях. Остров Врангеля – крайняя северная точка распространения родов *Empis* (Empididae), *Platypalpus* и *Tachypeza* (Hybotidae).

Большинство отмеченных на о. Врангеля видов имеет арктическое и метаарктическое (Городков, 1984) распространение (Danks, 1981; Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011; Barták, 2015; Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020). Северной частью тундровой зоны ограничены только *Rhamphomyia erinacioides* и *Rh. taimyrensis*, остальные виды встречаются преимущественно в центральной (*Clinocera nivalis*, *Rhamphomyia filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. kjellmanii*, *Rh. nigrita*) или южной (*Heleodromia pullata*, *Trichoclinocera lapponica*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Tachypeza sericeipalpis*) частях тундровой зоны. Один из видов, *Heleodromia irwini*, заселяет преимущественно высокогорные (альпийские) ландшафты бореальной зоны, хотя отдельные (судя по всему, реликтовые) популяции этого вида известны из Северной Европы и из Канады (Sinclair et al., 2011).

По долголетней протяженности ареалов состав фауны о. Врангеля чрезвычайно разнообразен (табл. 2). Помимо видов с голарктическими и сибиро-американскими ареалами значительную часть составляют Empidoidea с преимущественно североамериканским распространением; в Евразии они известны только с о. Врангеля. К их числу относятся *Rhamphomyia filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. shewelli* и *Platypalpus subtectifrons*. Берингийские ареалы имеют *Rhamphomyia mallochi* и *Rh. frigida*. Значительное число видов (*Empis septentrionalis*, *Rhamphomyia wrangeli*, *Rh. subfilicauda*, *Rh. submacrura*, *Platypalpus septentrionalis*) пока неизвестны за пределами о. Врангеля и могут рассматриваться как его условные эндемики. Не считая этих видов, полностью ограничены Палеарктикой ареалы у *Rhamphomyia subtenuiterfilata* и *Rh. taimyrensis*.

Пространственно-временная организация таксоценов

Межсезонные различия в составе населения мух надсем. Empidoidea районов, обследованных неоднократно

В некоторых районах острова (табл. 3) достаточно подробные сборы Empidoidea проводились как в XX в. (путем индивидуального отлова), так и в XXI в. (с использованием различных количественных методов учета). В южной части острова КБГ в течение трех сезонов обследовал окрестности бухты Сомнительной (юАТ, рис. 2, 3, 4); сборы проводились как на приморской Южной равнине, так и в горной части (межгорная долина р. Сомнительная и склоны гор Минеева, удаленные от моря на 4–5 км и более). В горной части было собрано 15 видов; из них только *Rhamphomyia hoeli* и *Rh. albopilosa* были достаточно обычны в течение двух сезонов. На равнине было собрано восемь видов, численно преобладали *Rhamphomyia erinacioides* и *Rh. taimyrensis*.

Полученные КБГ данные свидетельствуют о высокой межсезонной изменчивости видового состава Empidoidea в этой части острова: 12 из 16 видов найдены лишь в один сезон. Большинство из них (9) собраны в 1966 г., причем некоторые оказались достаточно обычными в обеих частях трансекта (*Rhamphomyia wrangeli*, *Rh. sublongiseta*) или только в его горной части (*Platypalpus septentrionalis*). Судя по данным этикеток, даже наиболее многочисленные виды в каждый из сезонов были представлены в единичных сборах (нередко в одном), что особенно характерно для более холодной приморской равнины (см. табл. 3). Наиболее крупные серии *Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. nigrita*, *Rh. wrangeli*, *Rh. sublongiseta* и *Platypalpus septentrionalis* были собраны КБГ на цветущих растениях, в основном на *Dryas integrifolia*. В количествен-

Таблица 2. Число экземпляров мух надсем. Empidoidea, собранных в разные периоды на территории о. Врангеля

Вид	Тип арсала	Подзональные варианты растительного покрова													
		сАТ					юАТ					сПТ			
		сНж	МУ	БР	БС	ГМ	ГЦ	ГТ	сМ	гП	ВН	сН			
<i>Heleodromia irwini</i>	Г	1 ^{7*}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. pullata</i>	Г	-	-	1 ³	-	-	4 ³	-	-	-	5 ⁶	-	-	3 ⁶	-
<i>Clinocera nivalis</i>	Г	-	1 ¹⁰	3 ³	-	2 ³	1 ³	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichoclinocera lapponica</i>	Г	1 ⁹	-	-	-	16 ³	22 ³	1 ⁹	4 ⁴	-	-	-	-	-	-
<i>Empis septentrionalis</i>	Вр	-	-	-	-	1 ⁵	-	-	-	-	-	-	1 ⁹	2 ⁵ , 11 ⁶	-
<i>Rhamphomyia albopilosa</i>	С-А	-	-	-	-	4 ² , 18 ⁴	33 ⁴	20 ⁴ , 1 ⁶	11 ⁴ , 3 ⁵ , 15 ⁶	3 ⁶	9 ⁵ , 2 ⁶	1 ⁹	3 ⁶	9 ⁵ , 2 ⁶	1 ⁹
<i>Rh. erinacioides</i>	вЕС-3А	14 ⁷ , 8 ⁹	2 ¹⁰	12 ¹ , 1 ⁴ , 4 ⁹	28 ² , 9 ⁴	-	2 ⁴	3 ⁴ , 2 ⁸	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. gorodkovi</i>	вС-3А	10 ⁷ , 12 ⁹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 ⁵ , 2 ⁶	-
<i>Rh. filicauda</i>	Вр-А	-	-	-	1 ²	1 ²	1 ⁴	1 ⁷	21 ² , 3 ⁵ , 1 ⁶	1 ⁶	-	-	-	-	-
<i>Rh. hoeli</i>	Вр-А	-	-	-	4 ² , 1 ⁴	10 ² , 4 ⁴	16 ⁴	-	9 ⁴ , 1 ⁶	3 ⁶	2 ⁶	-	-	-	-
<i>Rh. hoygaardii</i>	вЕС-А	1 ⁷	-	-	-	-	-	1 ⁴	9 ⁴ , 3 ⁵ , 5 ⁶	-	1 ⁶	-	-	1 ⁶	-
<i>Rh. kjellmanii</i>	вЕС-3А	-	-	-	-	-	-	-	13 ⁶	-	10 ⁶	-	-	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	Б	4 ⁷ , 8 ⁹	-	2 ¹	-	1 ²	-	-	1 ⁹	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. nigrita</i>	Г	1 ⁷	-	-	1 ⁴	2 ² , 1 ³ , 5 ⁴	1 ⁴	5 ⁴ , 1 ⁸ , 12 ¹⁰	40 ⁴ , 74 ⁶ , 2 ⁹	9 ⁶	13 ⁵ , 12 ⁶	3 ⁸	-	-	-
<i>Rh. frigida</i>	Б	37 ⁷ , 7 ⁹	-	-	-	-	1 ⁴	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. septentrionalis</i>	С-А	-	-	-	-	-	-	-	30 ⁴ , 5 ⁵ , 10 ⁶	6 ⁶	1 ⁵ , 4 ⁶	-	-	-	-
<i>Rh. shewelli</i>	Вр-А	-	-	-	-	-	-	-	1 ⁴ , 2 ⁵ , 7 ⁶	-	2 ⁶	-	-	6 ⁸ , 8 ⁹	-

Таблица 3. Фоновые виды, собранные в разные сезоны в наиболее подробно обследованных районах о. Врангеля

Район	Год сбора	Число видов/экземпляров	Виды
Окрестности бухты Сомнительной (юАТ)			
Равнина	1966	6/81	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> * (3; 66 %), <i>Rh. erinacioides</i> * (3; 75 %), <i>Rh. wrangeli</i> * (1), <i>Rh. sublongiseta</i> * (1), <i>Rh. hoeli</i> (1)
	1971	1/1	[<i>Heleodromia pullata</i>]**
	1972	4/23	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> (1), <i>Rh. erinacioides</i> (1)
	2006	0	–
	2015	0	–
Горная часть	1966	12/50	<i>Rhamphomyia hoeli</i> (1) и <i>Platypalpus septentrionalis</i> * (2; 90 %), <i>Rh. wrangeli</i> * (2; 78 %), <i>Rh. sublongiseta</i> (5; 29 %), <i>Rh. albopilosa</i> (2; 50 %) и <i>Rh. taimyrensis</i> (2; 75 %)
	1971	3/19	<i>Trichoclinocera lapponica</i> (2; 81 %)
	1972	3/27	<i>Rhamphomyia albopilosa</i> (1), <i>Rh. nigrita</i> (3; 60 %), <i>Rh. hoeli</i> (3; 50 %)
	2006	2/3	[<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> и <i>Empis septentrionalis</i>]
	2015	1/1	[<i>Rhamphomyia taimyrensis</i>]
Центральная часть острова (сТТ)			
Среднее течение р. Мамонтова	1972	9/123	<i>Rhamphomyia nigrita</i> (4; 75 %), <i>Rh. septentrionalis</i> (2; 77 %), <i>Platypalpus subtectifrons</i> (2; 69 %), <i>Rhamphomyia albopilosa</i> (3; 46 %), <i>Rh. hoeli</i> (1) и <i>Rh. hovgaardii</i> (2; 56 %), <i>Trichoclinocera lapponica</i> (1)
	2006	7/50	<i>Rhamphomyia taimyrensis</i> (5; 65 %), <i>R. septentrionalis</i> (2; 80 %)
	2015***	10/150	<i>Rhamphomyia nigrita</i> (16; 35 %), <i>Rh. taimyrensis</i> (5; 62 %), <i>Rh. albopilosa</i> (9; 23 %), <i>Rhamphomyia septentrionalis</i> (3; 70 %), <i>Rh. kjellmanii</i> (4; 50 %), <i>Rh. shewelli</i> (3; 60 %) и <i>Rh. hovgaardii</i> (1)

Примечание. В графе «Виды» перечислены виды (в порядке убывания числа собранных экземпляров), материал по которым насчитывает 4 и больше экземпляров; в скобках указано число сборов, в которых вид представлен в этот сезон и, если оно больше 1, отношение числа экземпляров в самом массовом сборе к их общему числу (%); **полужирным шрифтом** обозначены виды, входившие в число фоновых не менее чем в двух сезонах.

* – Виды, большая часть материала по которым собрана на цветущих растениях, в основном *Dryas integrifolia* (по: Shamshev et al., 2020).

** – В квадратных скобках указаны виды, собранные в эти сезоны в единичных экземплярах.

*** – Не включены данные из желтых тарелок, поскольку в 2006 г. они не использовались.

ных сборах в этом районе в XXI в. (укосы и почвенные ловушки в 2006 и 2015 гг., желтые тарелки в 2019 г.) Empidoidea были представлены крайне бедно: единичные мухи двух видов собраны только в горной части (см. табл. 3).

В центральной части острова (южный анклав *сТТ*, рис. 2, 5, 6) КБГ собирал мух в течение гораздо более короткого периода (согласно данным на этикетках, всего пять дней, а в среднем течении р. Мамонтова в 1972 г. – четыре дня). Тем не менее, здесь был обнаружен ряд видов, неизвестных из других районов (*Rhamphomyia hovgaardii*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*). Как и большинство других видов, почти все они были собраны КБГ неоднократно, а общее число собранных мух оказалось сравнимо с объемом материала из лучше изученных (но более холодных) районов южной части острова. В начальный период потепления климата (2006 г.) многие из собранных КБГ видов (в том числе известные только из центральной части), были собраны повторно. В 2015 г. обилие части из них заметно выросло, а в число фоновых наряду с отмечавшимися в 1972 и 2006 гг. вошли *Rh. kjellmanii* и *Rh. shewelli*.

Учитывая данные из центральной части острова, различия между результатами сборов в XX и XXI веках в южной части трудно связать только с применяемыми методами, однако они хорошо объяснимы более низким обилием и локальностью распределения здесь Empidoidea по сравнению с более теплой центральной частью. При этих обстоятельствах вероятность полностью выловить мух при ручном сборе (использовавшемся КБГ) были гораздо выше, чем с помощью «слепых» количественных методов, особенно если учесть своеобразие брачного поведения представителей самого многочисленного рода фауны – роение у *Rhamphomyia* (Downes, 1970; Chvála, 1976).

Изменения в фенологии и активности отдельных видов Empidoidea на о. Врангеля в XX и XXI вв.

Обобщение данных по срокам сбора Empidoidea в различные сезоны свидетельствует о смещении лёта этой группы при потеплении климата в XXI в. на более ранние сроки (рис. 3). В XX в. мухи собраны преимущественно с середины июля по начало августа (рис. 3, А): в 1966 г. наибольшее число мух собрано КБГ в третьей, а в 1972 г. – во второй декадах июля. Наиболее бедными в качественном и количественном отношении были сборы 1971 г.; в этот сезон пик собранного материала пришелся на начало августа и состоял исключительно из водных эмпидид – представителей подсем. Clinocerinae (в основном *Trichoclinocera lapponica*, крайне редкого в сборах прочих лет). Хотя эта картина в первую очередь отражает характеристики лёта мух в южной части острова, высокое обилие Empidoidea во второй половине июля 1972 г. отмечалось и в центре острова. В XXI в. пик лёта пришелся здесь на заметно более ранний срок (рис. 3, Б). В более холодный сезон 2006 г. (со среднемесячными летними температурами, сравнимыми с периодом 1961–1990-х гг.) пик пришелся на первую половину июля, а в теплый сезон 2015 г. первые мухи появились уже в 20-х числах июня, тогда как в конце первой декады июля их количество в сборах резко сократилось. Активный лёт Empidoidea в конце первой декады июля наблюдался в 2019 г. в одном из наиболее холодных районов острова (*сАТ*), хотя кратковременность сборов не позволила получить его полную картину.

Изменение фенологии (сроков активности имаго) хорошо видно и на примерах некоторых наиболее обычных видов эмпидид (табл. 4). Отсутствие сведений об их эколо-

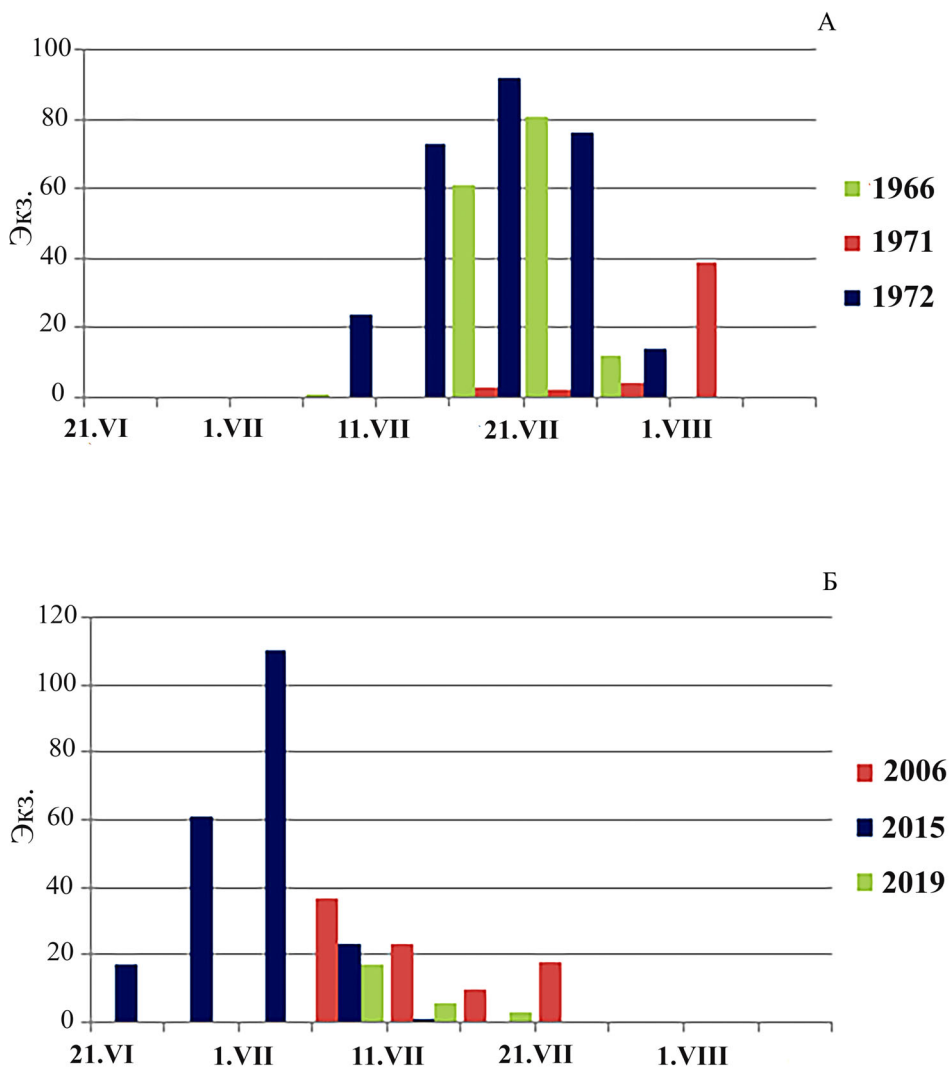


Рис. 3. Динамика лёта мух надсем. Empidoidea на о. Врангеля в различные летние сезоны.

Для XXI в. приводятся только сезоны, когда сбор проводился кошением. По горизонтальной оси – сроки сборов, по вертикальной оси – число собранных экземпляров.

гии (прежде всего об особенностях цикла развития) не позволяет обсуждать эти данные более подробно, но они ясно свидетельствуют о заметных изменениях условий существования этой группы в экосистемах о. Врангеля.

Полученный материал также позволяет предположить, хотя и с достаточной осторожностью, тенденцию к увеличению в XXI в. активности ряда видов в центре острова. Наиболее явное увеличение обилия в последние годы (особенно в 2015 г.) наблюдалось у *Empis septentrionalis*, *Rhamphomyia kjellmanii* и *Rh. shewelli*, из которых в сборах КБГ представлен одним экземпляром лишь последний вид. Гораздо много-

Таблица 4. Даты сбора некоторых видов рода *Rhamphomyia* Mg. на о. Врангеля (ручной сбор и кошение)

Вид	Годы сбора	Июнь		Июль						Август
		21–25	26–30	1–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–31	1–5
<i>Rh. albopilosa</i>	1966	–	–	–	–	–	2	2	–	–
	1972	–	–	–	–	32	25	24	1	–
	2006	–	–	9	3	–	–	–	–	–
	2015	1	7	7	–	–	–	–	–	–
<i>Rh. nigrita</i>	1966	–	–	–	–	–	–	1	1	–
	1971	–	–	–	–	–	–	1	–	–
	1972	–	–	–	1	1	14	31	5	–
	2006	–	–	12	1	–	–	–	–	–
<i>Rh. septentrionalis</i>	2015	4	13	68	7	1	–	–	–	–
	1972	–	–	–	–	–	21	7	–	–
	2006	–	–	1	5	–	–	–	–	–
<i>Rh. taimyrensis</i>	2015	3	7	10	–	–	–	–	–	–
	1966	–	–	–	–	–	21	9	6	–
	1971	–	–	–	–	–	–	–	2	–
	1972	–	–	–	12	–	6	–	–	–
	2006	–	–	11	10	6	18	–	–	–
	2015	5	27	5	–	–	–	–	–	–

численнее в 2015 г. оказались и некоторые другие виды (*Heleodromia pullata*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. nigrita*, *Platypalpus subtectifrons*), которые в количественных сборах в начальный период климатических перестроек (2006 г.) в среднем течении р. Мамонтовая были редки или отсутствовали.

Пространственная организация таксоценов Empidoidea на о. Врангеля

Помимо рассмотренных выше районов сборы Empidoidea проводились в разные годы в других точках острова. Видовое богатство и обилие этой группы заметно варьируют даже в пределах одного подзонального варианта. Устойчивый и богатый набор фоновых видов отмечался в различные сезоны только в центре острова (южный анклав *сТТ*), где в XXI в. сборы проводились в нескольких точках (см. табл. 2). В северном анклавке этой подзоны (окрестности горы Тундровой) количество выявленных видов и их обилие оказались существенно ниже. Похожая картина наблюдалась и в южной части острова (*юАТ*): в отличие от богатой фауны окрестностей бухты Сомнительной, в окрестностях бухты Роджерса за все время сборов удалось собрать всего четыре вида.

Напротив, неожиданно большое число видов (9) было собрано в одном из районов острова с достаточно суровым климатом. Краткие сборы в желтые тарелки в среднем течении р. Неожиданная (*сАТ*) в 2016 г. дали массовый материал, что не наблюдалось при использовании этого метода в других районах острова. Не считая *Rhamphomyia erinacioides*, все остальные собранные здесь виды (*Rhamphomyia gorodkovi*, *Rh. frigida*, *Rh. mallochi*, *Rh. sublongiseta*) ранее были известны из других точек по единичным экземплярам. Повторные (также очень краткие) сборы 2019 г. подтвердили их высокую активность в этом районе (не был отмечен лишь *Rhamphomyia sublongiseta*). В этом же подзональном варианте на востоке острова (мыс Уэринг) аналогичные сборы в желтые тарелки содержали единичные экземпляры трех видов (см. табл. 1, 2).

Таким образом, во всех обследованных подзональных вариантах тундр наблюдалась значительная изменчивость видового богатства и численности видов Empidoidea. Несмотря на это, изменения в составе фаун вдоль климатического градиента, достаточно хорошо выражены, что иллюстрирует дендрограмма (рис. 4, А), на которой фауны климатически наиболее суровых районов объединились в один кластер. Общая черта их состава – отсутствие многих видов, встречающихся в более теплых районах острова. Во второй кластер вошли фауны остальных районов южной зональной полосы, образовавшие (в соответствии с их подзональным положением) две ветви. Группу фаун южной части острова (*юАТ*) отличает максимальное позитивное своеобразие: присутствуют все роды Empidoidea, а почти треть видов (6 из 19) неизвестна из других районов острова. Во вторую ветвь вошли фауны центральной части (*сТТ*). Несмотря на

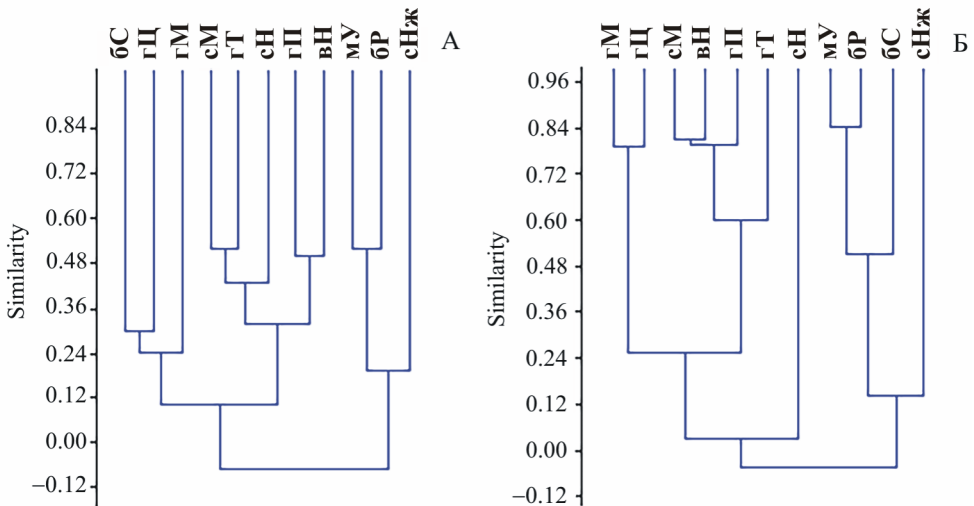


Рис. 4. Дендрограмма сходства таксоценов Empidoidea в различных точках о. Врангеля.

А – сходство фаун (*Algorithm: Paired groups; Similarity measure: Rho*), Б – сходство населения (число собранных экземпляров; *Algorithm: Paired groups; Similarity measure: Correlation*).

Обозначения мест сборов как на рис. 1.

наиболее благоприятный мезоклимат, здесь было собрано несколько меньше видов (17, из них пять отмечены только в центре).

Несколько иначе изученные районы разделились на основе сравнения данных по населению Empidoidea (рис. 4, Б). Так, в кластер, объединивший районы с наиболее суровым климатом, добавилась приморская Южная равнина (окрестности бухты Сомнительной). За исключением фрагментарно изученного (сбор проводился только в пойменных биотопах) среднего течения р. Неизвестная, таксоцены районов южной зональной полосы вновь разделились в соответствии с их подзональным положением. Население Empidoidea в соответствующих вариантах растительного покрова было более сходным, чем их видовой состав, как в горах южной части (юАТ), так и в центре (сТТ). В последнем районе компактную группу образовали таксоцены различных точек южного анклава, от которых заметно обособилось население окрестностей горы Тундровая (северный анклав).

Обобщая приведенные данные, можно констатировать, что наиболее самобытны таксоцены трех районов: р. Неожиданная (юго-запад острова, сАТ), горы южной части (Минеева, Центральные, юАТ) и южный анклав сТТ в центре острова. В XXI в. многочисленное (и полностью различающееся по набору фоновых видов) население было представлено только в двух районах, занимающих крайние позиции на климатическом градиенте – на р. Неожиданная (сАТ) и в южном анклаве сТТ. Самая богатая фауна, напротив, выявлена именно в горах южной части (горы Минеева, юАТ), но многие виды известны отсюда по единичным находкам (число видов, собранных в отдельные сезоны, варьировало от 1–3 до 12 при общем видовом богатстве фауны в 16 видов). Для сравнения отметим, что в наиболее полно изученной локальной фауне центральной части (р. Мамонтова) межсезонные различия оказались незначительными (число собранных в отдельные сезоны видов составляло 7–11 при общем видовом богатстве фауны в 13 видов).

Полученные данные, несмотря на их явную неполноту, дают возможность сделать следующие выводы о характере распределения Empidoidea на о. Врангеля: 1) вдоль климатического градиента происходит четкая смена набора фоновых видов; 2) в средней части градиента наблюдается снижение активности большинства видов, что резко увеличивает влияние применяемых методов сбора на результаты.

Особенности зонального и биотопического распределения видов Empidoidea на о. Врангеля

По характеру распределения на зональном градиенте острова выделяются две основные группы видов.

1. Виды, тяготеющие к районам северной зональной полосы с наиболее суровым климатом – северный комплекс. Его основу составляют пять видов (табл. 5), среди которых *Rhaphomyia erinacioides* и *Rh. sublongiseta* известны из нескольких районов; особенно широко распространен первый вид. Остальные виды (*Rhaphomyia gorodkovi*, *Rh. mallochi* и *Rh. frigida*) пока известны только из одного района сАТ (р. Неожиданная), где они весьма многочисленны и собраны в различных местообитаниях, в том числе зональных. В юАТ все пять видов встречаются локально, преимущественно в более холодных прибрежных ландшафтах (окрестности бухт Роджерса и Сомнительной). В центре острова они либо не найдены (*Rhaphomyia frigida*,

Таблица 5. Распределение и обилие видов надсем. Empidoidea на зональном градиенте о. Врангеля

Вид	Предпочитаемые местообитания	Подзональные варианты растительного покрова					
		сАТ (восточная часть)	сАТ (западная часть)	юАТ (побережье)	юАТ (горы)	сТТ (южный анклав)	сТТ (северный анклав)
<i>Rhamphomyia</i> sp.	Дг	+	-	-	-	-	-
<i>Heleodromia irwini</i>	(П)	-	+	-	-	-	-
<i>Rhamphomyia gorodkovi</i>	У, П	-	+++	-	-	+	-
<i>Rh. frigida</i>	Др, У	-	+++	-	+	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	У, П	-	++	+	+	+	-
<i>Rh. erinacioides</i>	У, П	+	+++	+++	+	-	++
<i>Rh. sublongiseta</i>	У (С)	-	(++++)	++	(++)	-	-
<i>Rh. subtenuiterfilata</i>	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rh. submacrura</i>	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rhamphomyia</i> sp. 1	?	-	-	-	+	-	-
<i>Rhamphomyia wrangeli</i>	[Дг (С)]	-	-	(++)	(++)	-	-
<i>Clinocera nivalis</i>	[П]	+	-	+	(++)	-	-
<i>Tachypeza sericeipalpis</i>	[ГТ?]	-	-	-	(++)	-	-
<i>Platypalpus septentrionalis</i>	?	-	-	-	(++)	-	-
<i>Trichoclinocera lapponica</i>	[Дг, П]	-	+	-	(+++)	(++)	+
<i>Heleodromia pullata</i>	Др (У)	-	-	+	(++)	(++)	-
<i>Rhamphomyia filicauda</i>	С	-	-	+	+	(+++)	+
<i>Rh. hoeli</i>	П, Др	-	-	(++)	+++	++	-
<i>Rh. taimyrensis</i>	С, У	-	-	+++	++	++++	+
<i>Rh. albopilosa</i>	П, У	-	-	-	+++	+++	+++
<i>Rhamphomyia nigrita</i>	Др, П (У, С)*	-	+	+	++	++++	+++
<i>Rhamphomyia hovgaardii</i>	П	-	+	-	-	+++	+
<i>Rhamphomyia septentrionalis</i>	Ди	-	-	-	-	+++	-
<i>Rh. shewelli</i>	Ди (У)	-	-	-	-	++	+++

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Предпочитаемые местообитания	Подзональные варианты растительного покрова					
		сАТ (восточная часть)	сАТ (западная часть)	юАТ (побережье)	юАТ (горы)	сТТ (южный анклав)	сТТ (северный анклав)
<i>Platypalpus subtectifrons</i>	Др (С)	–	–	–	–	+++	++
<i>Empis septentrionalis</i>	С, У	–	–	–	+	(++)	–
<i>Rhamphomyia subfilicauda</i>	(У)	–	–	–	–	+	–
<i>Rh. kjellmanii</i>	П (У)	–	–	–	–	(+++)	–
Всего видов		3	9	10	19	16	9

Примечание. Гт – горные тундры; Дг – галечниковые поймы рек и ручьев; Ди – пойменный ивняки в долинах рек; Др – местообитания с различным увлажнением в долинах рек; П – различные переувлажненные местообитания; С – различные сухие местообитания; У – умеренно увлажненные, в том числе зональные местообитания. В квадратных скобках приведено распределение (на основе данных этикеток) для видов, собранных КБГ. В круглых скобках указаны местообитания, где виды собраны в единичных экземплярах.

* – Вид регулярно отмечался в умеренно увлажненных и сухих местообитаниях только в среднем течении р. Мамонтова в 2015 г.

Обозначение обилия видов: + – 1–3 экз.; ++ – 4–16 экз.; +++ – 17–64 экз.; ++++ – более 64 экз. Для районов, в которых сборы проводились неоднократно, скобки обозначают, что большинство экземпляров собрано в один из сезонов.

Rh. sublongiseta), либо отмечены в единичных экземплярах в наиболее холодных переувлажненных местообитаниях (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*).

2. Виды, встречающиеся почти исключительно в южной зональной полосе о. Врангеля, – южный комплекс. В эту группу включено 13 видов, большинство из которых было собрано как в XX, так и XXI вв. Половина их тяготеет к наиболее теплой центральной части острова. Большинство этих видов обычно встречается в долинах рек, преимущественно в сырых местообитаниях (*Rhamphomyia hovgaardii* и *Rh. kjellmanii*) или руслах рек с зарослями кустарниковых ив (*Rhamphomyia shewelli*, *Rh. septentrionalis* и *Platypalpus subtectifrons*). Сухие увалы и склоны сопки населяют *Empis septentrionalis* и *Rhamphomyia filicauda*. Виды этой группы наиболее полно представлены в южном анклаве сТТ. В северном анклаве высокая численность отдельных видов (*Rh. shewelli*, *P. subtectifrons*) отмечена в пойменных ивниках среднего течения р. Неизвестная (выше по течению которой расположен южный анклав с аналогичными станциями). Большинство прочих видов – *Heleodromia pullata*, *Trichoclinocera lapponica*, *Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hoeli*, *Rh. nigrita* и *Rh. taimyrensis* – известны помимо центра из нескольких районов южной части острова, где большие их серии были собраны в отдельные годы XX в. (табл. 2). Среди этой группы также преоблада-

ют виды, явно тяготеющие к сырým и околородным стациям; исключение составляет *Rh. taimyrensis*.

Для оценки связей между распределением 15 наиболее обычных видов Empidoidea и ландшафтными характеристиками районов исследования был использован канонический анализ (рис. 5), с помощью которого описано 74.2 % распределения видов и 84.9 % их связей с параметрами среды. Значение собственного вектора первой оси составило 52.8 %, второй оси – 22.9 %. Статистическая значимость собственных векторов канонического анализа установлена тестом Монте-Карло (Monte Carlo: 1000 permutations, $p = 0.006$ для первой оси и $p = 0.036$ для всех осей).

Из 8 рассмотренных характеристик наибольшая согласованность с первой осью установлена для трех – зонального положения участка, его удаленности от моря и наличия/отсутствия речных долин с пойменными ивняками. Все они описывают изменения мезоклимата на градиенте от периферии к центру острова. Со второй осью наибольший уровень согласованности имеют наличие склонов южной экспозиции, характер рельефа и открытость/закрытость ландшафтов. Первые два фактора отражают уровень биотопического разнообразия среды, а третий связан с увеличением благоприятности мезоклимата за счет барьерной роли окружающих гор (что особенно существенно для районов, расположенных в северной зональной полосе и подверженных сильному влиянию моря).

На рис. 5 видно, что все рассмотренные виды достаточно четко разошлись вдоль градиента мезоклимата. Виды, расположенные в положительной проекции (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*, *Rh. gorodkovi*), относятся к северному зональному комплексу и встречаются в районах с выраженным морским влиянием. Остальные 10 видов (занимающие отрицательную проекцию первой оси) тяготеют к районам южной зональной полосы (центр и горы южной части острова). Несколько видов (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*) на рис. 5 заняли позиции вблизи нулевого значения координат. Такое положение означает, что они менее зависимы от тестируемых экологических характеристик, а условия на острове, по-видимому, ближе к оптимальным, чем для большинства остальных видов. В целом это хорошо соответствует общему характеру их распределения на зональном градиенте в пределах острова (табл. 5). Виды, занимающие на рис. 5 крайние позиции в отрицательной проекции вдоль первой оси (*Platypalpus subtectifrons*, *Rhamphomyia shewelli*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. kjellmanii*, *Empis septentrionalis*), тяготеют к наиболее теплой центральной части (сТТ). Все они имеют выраженную положительную связь с таким параметром, как наличие долин с пойменными ивняками – одним из маркеров растительности подзоны типичных тундр (с подобными местообитаниями на острове особенно тесно связаны три первых вида).

На второй оси близкие к нулю позиции наряду с рассмотренными выше видами южного комплекса занимают *Rh. sublongiseta* и *Rh. mallochi*, известные из ряда районов с достаточно суровыми климатическими условиями. Виды, занимающие на второй оси позиции, наиболее удаленные от нейтральной, имеют выраженные связи с открытостью/закрытостью ландшафта. Отрицательную связь с этим параметром имеет *Rh. erinacioides* (положительная проекция второй оси); этот вид особенно явно тяготеет к холодным прибрежным районам, открытым со стороны моря (см. табл. 5). Среди видов южного комплекса сходное положение вдоль второй оси занимают *Platypalpus subtectifrons* и *Rhamphomyia shewelli*. Большинство особей этих видов собрано в наи-

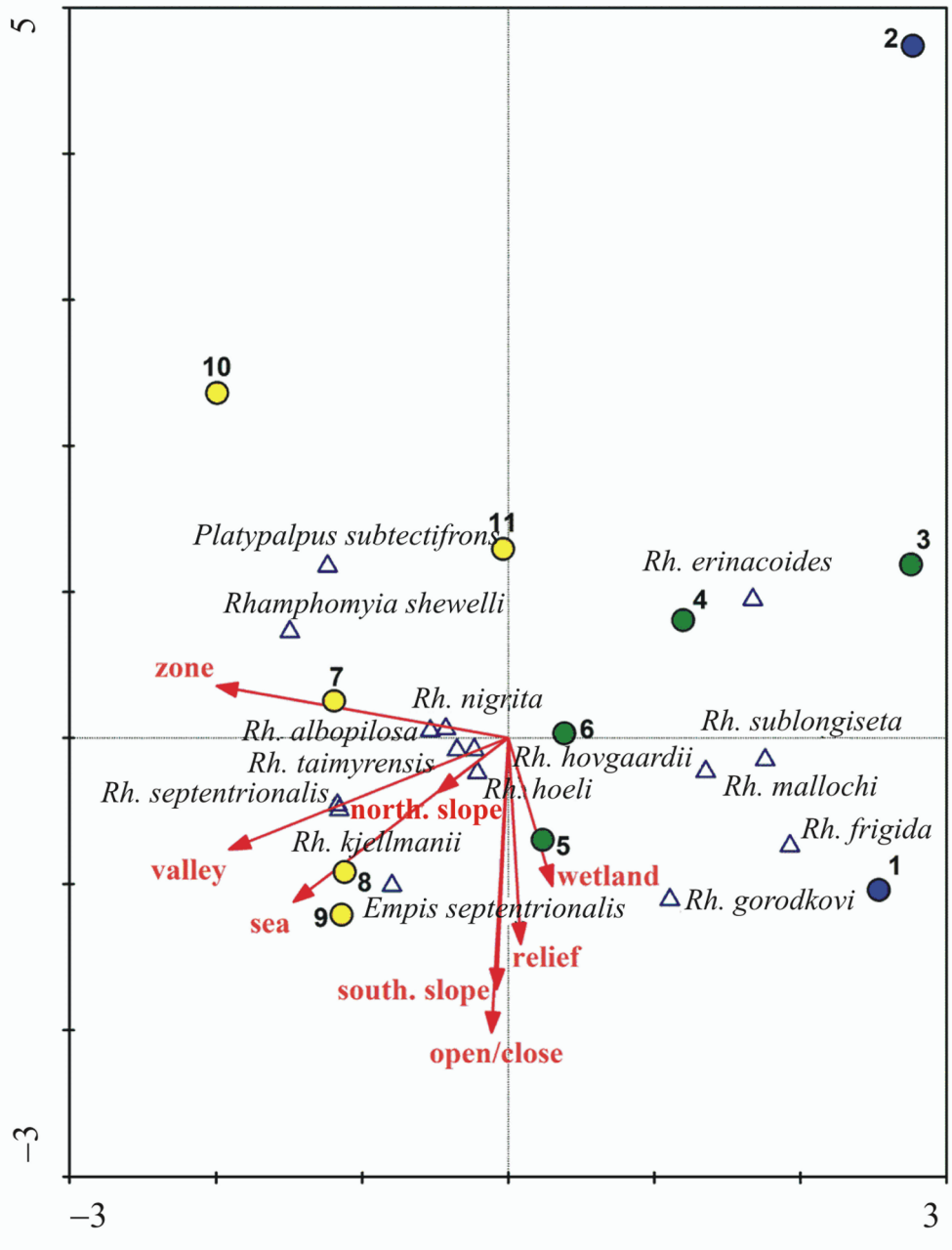


Рис. 5. График канонического анализа (CCA) связи распределения наиболее обычных видов надсем. Empidoidea в исследованных районах о. Врангеля с ландшафтными характеристиками, приведенными в разделе «Материал и методика».

Синие кружки – сАТ (1 – сНж, 2 – бР); зеленые – юАТ (3 – бР, 4 – бС, 5 – гМ, 6 – гЦ); желтые – сТТ (7 – сМ, 8 – гП, 9 – вН, 10 – сН, 11 – гТ).

более открытых ландшафтах центральной части: среднем течении рек Мамонтова (широкая долина среди пологих увалов) и Неизвестная (долина реки на границе с северной равниной). Противоположные позиции (отрицательная проекция второй оси) занимают виды, ограниченные в распространении закрытыми межгорными котловинами. Это два вида северного комплекса, *Rhamphomyia frigida* и *Rh. gorodkovi* (правый сектор), достаточно многочисленные только в закрытой межгорной котловине р. Неожиданная (сАТ), находящейся на значительном удалении от моря. Из южного комплекса сходное положение занимает *Empis septentrionalis* – единственный из тяготеющих к центральной горной части видов, который известен только из наиболее теплых и закрытых межгорных котловин верхнего течения р. Неизвестная (сТТ).

Таким образом, канонический анализ подтверждает ведущую роль мезоклимата в освоении территории острова наиболее обычными видами надсем. Empidoidea. В их распределении наблюдаются два разнонаправленных тренда, группирующих виды в соответствующие зональные комплексы. При этом среди них практически нет видов (за исключением *Rhamphomyia erinacioides*), которые с высокой регулярностью встречались во всех обследованных районах своей зональной полосы. Большинство видов в значительном обилии отмечалось лишь в некоторых точках, нередко – только в отдельные сезоны (см. табл. 2, 5). Это позволяет предположить, что на о. Врангеля (основная часть территории которого относится к подзоне арктических тундр) они находятся за пределами своего климатического оптимума, что существенно усиливает влияние на их распределение местных (мезоклиматических и орографических) условий среды.

В еще большей степени это относится к редким видам. В эту группу включены не только виды, известные с острова по единичным находкам (*Heleodromia irwini*, *Rhamphomyia subfiliacauda*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. subtenuiterfilata*, *Rhamphomyia* sp. 1), но и те, наибольшая часть материала по которым была собрана КБГ в один из сезонов XX в. Такковы *Rh. wrangeli* и *Platypalpus septentrionalis* (собранные только в 1966 г.), а также *Clinocera nivalis* (1971 г.) и *Tachypeza sericeipalpis* (большая часть – в 1972 г.). Большинство этих видов (7 из 9) найдено в горах южной части острова; пять из них известны только из окрестностей бухты Сомнительной. Горные ландшафты этого района отличаются разнообразием форм рельефа и, соответственно, широкий диапазон микроклиматических условий за счет соседства на террасированных склонах различной экспозиции (в том числе южных) участков с различными условиями влаго- и теплообеспеченности. Помимо Empidoidea на сравнительно небольшой территории (долина реки и прилегающие к ней склоны гор Сомнительных и Минеева) найдено еще около 25 видов членистоногих (представители 10 семейств насекомых и 3 семейств пауков), неизвестных из других точек о. Врангеля (Хрулева, Коротяев, 1999; Хрулева, 2009; Сорокина, Хрулева, 2012; Хрулева, 2014, 2017; Хрулева, Зинченко, 2017; Khruleva, Stekolshchikov, 2019; Barkalov, Khruleva, 2021). Многие из них имеют оптимум распределения в более южных подзонах тундровой зоны или горах. Концентрация в этом рефугиуме свидетельствует о важной роли рельефа для сохранения этих видов в суровых климатических условиях арктического острова.

Распределение Empidoidea по о. Врангеля имеет еще ряд особенностей. Большинство наиболее обычных видов относится к *Rhamphomyia* – единственному роду надсемейства, демонстрирующему явные признаки процветания в тундровой зоне (Чернов, 1995). Представители остальных родов распространены на острове гораздо более спо-

радикально, что соответствует общему характеру освоения ими тундровых ландшафтов. Заметно отличается распределение по острову представителей некоторых ареалогических групп (рис. 6). Так, в северный комплекс вошли виды с берингийскими ареалами или ограниченные на востоке своих ареалов этим сектором Голарктики, тогда как южный зональный комплекс составили виды с преимущественно североамериканским распространением. Интересно отметить и тот факт, что большинство условных эндемиков относится к числу редких и встречается локально (в основном они сконцентрированы в горах южной части).

Четкие связи прослеживаются между распределением видов на зональном градиенте и их топическими предпочтениями. Наиболее политопны виды северного зонального комплекса, заселяющие на юго-западе острова как интразональные, так и зональные местообитания. Напротив, подавляющее большинство видов Empidoidea, тяготеющих к самым теплым районам центра, встречается преимущественно в интразональных местообитаниях, в основном – сырых и(или) околородных (долинах рек).

Несмотря на то, что в течение значительной части плейстоцена развитие ландшафтов острова происходило в криоаридных условиях в составе тундростепной гиперзоны (Юрцев, 1986; Вартанян, 2007), с сухими местообитаниями связаны всего три вида эмпидид. Из них в собственно тундростепных растительных группировках постоянно

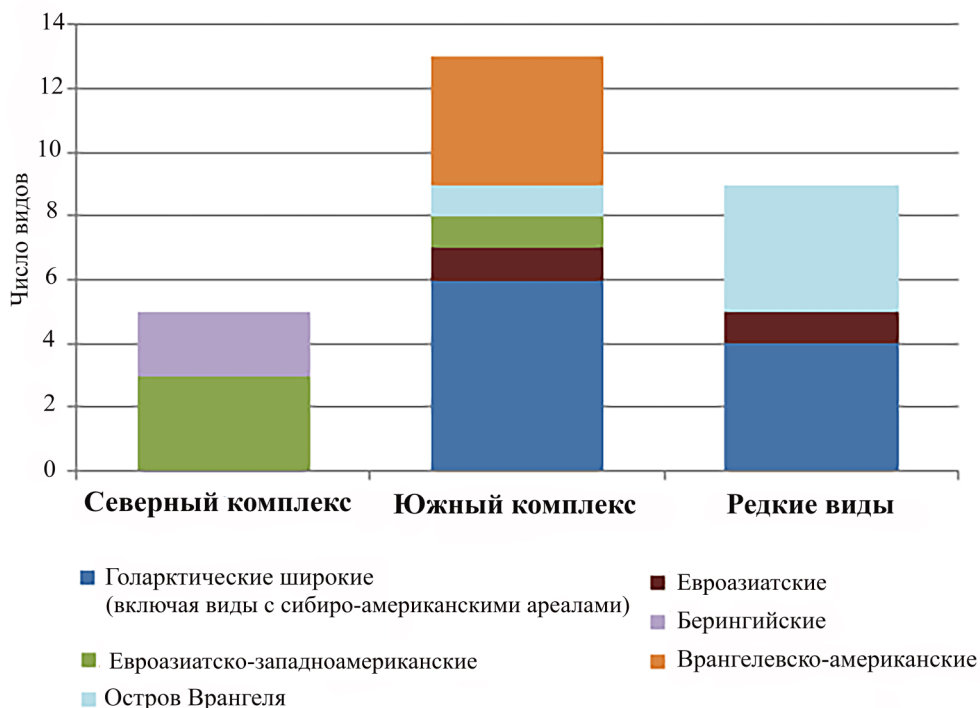


Рис. 6. Доли видов надсем. Empidoidea с разными типами долготного простиранья ареалов в группах с разными типами распределения на о. Врангеля.

отмечался лишь евразийский арктический *Rhamphomyia taimyrensis*. В различных сухих местообитаниях собран преимущественно и *Empis septentrionalis*, условный эндемик, входящий в группу видов с центром разнообразия в Центральной Азии (Shamshev et al., 2020). Третий ксерофил – *Rhamphomyia filicauda*, в массе заселяющий самые высокоширотные (о. Элсмир, север Гренландии) районы американского сектора (Barták, 2015; Sinclair et al., 2019), где широко распространены карбонатные породы. На о. Врангеля почти все экземпляры этого вида собраны в кальцефитных пятнистых дриадных тундрах.

Сравнение комплексов эмпидоидных двукрылых на о. Врангеля и других арктических островах

Видовой состав

Фауна Empidoidea сравнительно небольшого о. Врангеля выделяется среди прочих островных территорий гораздо более высоким таксономическим разнообразием и видовым богатством (табл. 6). Особенно ярко это проявляется при сравнении с намного более разнообразными в ландшафтно-климатическом отношении и детально изученными фаунами Шпицбергена (Coulson, Refseth, 2004; Coulson, 2007), Канадского Арктического архипелага и Гренландии (Danks, 1980, 1981; Brodo, 2000; Barták, 2015; Sinclair et al., 2019). Только на о. Врангеля обнаружены все три изучаемых семейства, а фауна острова включает более половины видов Empidoidea, найденных в островной Арктике. Стоит отметить и высокую насыщенность его локальных фаун (12–16 видов), которые также превосходят по видовому богатству большинство других островных территорий. Эти же черты свойственны и фауне Dolichopodidae, еще одного семейства эмпидоидных двукрылых. На о. Врангеля собрано шесть видов из четырех родов (Grichanov, Khruleva, 2018, 2020), тогда как на других островах семейство представлено видами одного рода или вообще отсутствует (Danks, 1981; Grichanov, 2006; Coulson, 2007; Pollet, 2015).

Очевидно, что необычно высокое видовое богатство фауны о. Врангеля в значительной степени связано с его положением между двумя материками. Примерно для четверти видов Empidoidea остров является крайней точкой долготного простираения их ареалов: для двух видов – восточной и для пяти – западной. Почти половина видов его фауны не найдена на других арктических островах, а пять из них вообще пока неизвестны за пределами о. Врангеля. Помимо о. Врангеля, два условных эндемика известны еще с Новой Земли (Shamshev et al., 2020), которую объединяет с этим островом отсутствие в позднем плейстоцене покровного оледенения (Величко, 2009, карта 21). В отличие от них, гораздо более крупные острова Канадско-Гренландского сектора, основная часть территории которых была покрыта ледниками, не имеют в своем составе эндемичных элементов.

В пределах евразийского сектора Арктики фауны архипелага Новая Земля и о. Врангеля, несмотря на значительное расстояние между ними, включают много общих видов (табл. 6). В американском секторе общих с фауной о. Врангеля видов больше всего (соответственно 10 и 8) на крупных (и с наиболее богатыми фаунами) южных островах Канадского Арктического архипелага, Виктория и Баффин.

Таблица 6. Число видов разных родов надсем. Empidoidea в фаунах арктических островов

Семейство, род	О. Врангеля	Шпицберген	Новая Земля	Новосибирские острова	Хершел	Банкс	Виктория	Мелвилл	Аксель-Хейберг	Элмир	Баффин	Грэнландия	Всего видов
Сем. BRACHYSTOMATIDAE													
<i>Heleochromia</i>	2	-	1	-	-	1(1)	1(1)	-	-	-	1(1)	-	2(2)
Сем. EMPIDIDAE													
<i>Clinocera</i>	1	-	1(1)	-	1(1)	-	1(1)	-	-	-	2(1)	-	2(1)
<i>Trichoclinocera</i>	1	-	-	-	-	-	1(1)	-	-	-	1(1)	1	2(1)
<i>Empis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamphomyia</i>	19	1	8(4)	2(1)	8(6)	6(5)	10(7)	1	4(3)	5(3)	9(5)	5(3)	41(19)
Сем. NYBOTIDAE													
<i>Platyrhynchus</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2(2)
<i>Tachytreza</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1(1)
Всего видов	27	1	10(5)	2(1)	9(7)	7(6)	13(10)	1	4(3)	5(3)	13(8)	6(3)	50(27)
Подзоны	B	ABC	ABC	B	D	BCD	BCD	ABC	ABC	ABC	BCD	ABCDE	

Пр и м е ч а н и е. В скобках указано количество видов, общих с фауной о. Врангеля. Использованные источники: Sinclair, 1994, 2008; Sinclair et al., 2011, 2019; Shamshev et al., 2020. Биоклиматические подзоны по: Walker et al., 2018 (объяснения см. в тексте).

Сравнение наборов фоновых видов на арктических островах

Хорошая изученность фауны *Rhamphomyia* на арктических островах (Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020) позволяет оценить сходство их населения. Набор фоновых видов на о. Врангеля намного богаче за счет наличия как евразийских и североамериканских элементов, так и видов, неизвестных с других островов (табл. 7). На дендрограмме (рис. 7) наиболее компактный кластер образовали таксоцены *Rhamphomyia* островов американского сектора (включая Гренландию). В него не вошли только острова, занимающие крайние западные (Хершел, в фауне которого представлены некоторые виды с преимущественно евразийским распространением) или восточные (Байлот и Баффин, расположенные в области морского климата) позиции, а также находящийся в наиболее суровых климатических условиях Мелвилл. В этот североамериканский

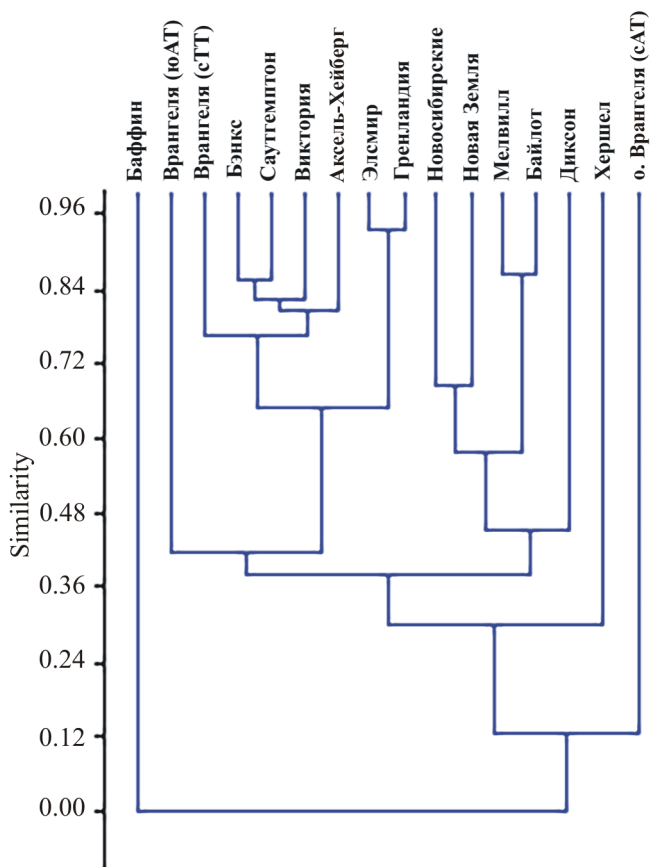


Рис. 7. Дендрограмма сходства доли видов (%) в населении мух рода *Rhamphomyia* Mg. арктических островов (*Algorithm*: Single linkage; *Similarity measure*: Correlation).

На о. Врангеля включено население следующих районов: *сАТ* – среднее течение р. Неожиданная; *сТТ* – среднее течение р. Мамонтова и верхнее течение р. Неизвестная; *юАТ* – равнина и горная часть в окрестностях бухты Сомнительной.

Таблица 7. Распространение наиболее обычных видов рода *Rhaphomyia* Mg. на арктических островах

	Новая Земля	Диксон	Новосибирские о-ва	О. Врангеля	Хершел	Бэнкс	Виктория	Саутгемптон	Аксель-Хейберг	Эльсмир	Гренландия	Мэвилл	Байлог	Баффин
<i>Rh. brusewitzii</i>	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. ursinella</i>	-	-	++	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-
<i>Rh. erinacioides</i>	++	-	++	++	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. taimyrensis</i>	+	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. sublongiseta</i>	-	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. mallochi</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. gorodkovi</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. wrangeli</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. septentrionalis</i>	-	-	-	++	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rh. frigida</i>	-	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. kjellmanii</i>	+	-	-	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. hovgaardii</i>	+	+	-	++	+++	-	++	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. albopilosa</i>	-	-	-	+++	++	++	+++	++	-	-	++	-	-	-
<i>Rh. nigrita</i>	-	-	-	+++	++	++	++	+++	+++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. hoeli</i>	-	-	-	++	-	+	++	++	++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. flicauda</i>	-	-	-	++	-	++	++	++	++	+++	+++	-	-	+
<i>Rh. shewelli</i>	-	-	-	++	-	-	++	+	-	-	-	-	-	+
<i>Rh. herschelli</i>	-	-	-	-	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. petervajdai</i>	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. leptidiformis</i>	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. diversipennis</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. omassinervis</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. setosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	++
<i>Rh. helleni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>Rh. hilariformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>Rh. laevigata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++

Примечание. В таблицу включены виды, собранные хотя бы на одном острове в количестве 10 экз. и более. + – 1–9 экз.; ++ – 10–99 экз.; +++ – 100 и более экземпляров.

риканский кластер вошло и население центра о. Врангеля (*cTT*), включающее все наиболее широко распространенные на Канадском арктическом архипелаге виды этого рода – *Rh. albopilosa*, *Rh. filicauda*, *Rh. hoeli*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita* и *Rh. shewelli* (см. табл. 7).

Напротив, население одного из суровых районов о. Врангеля (*cAT*), основу которого составляют пять видов северного зонального комплекса, занимает на дендрограмме обособленные от всех позиции, не имея близких аналогов на других арктических островах. Интересно, что из этих пяти видов лишь *Rh. erinacioides* тяготеет в распространении к северной части тундровой зоны (и известен с нескольких островов), тогда как местонахождения остальных лежат в более южных подзонах или прилегающих к ним горных ландшафтах (рис. 8). За исключением *Rh. sublongiseta*, имеющего мета-арктический ареал (включающий горные районы), концентрация мест находок остальных трех видов приходится на приморские районы Берингийского сектора, однако лишь у *Rh. frigida* распространение ограничено исключительно ими. Особый интерес представляет обитание в северной зональной полосе о. Врангеля *Rh. gorodkovi* и *Rh. mallochi*. Их ареалы включают регионы с различной континентальностью климата, а некоторые местонахождения расположены на значительном удалении от побережья. В сборах КБГ с Чукотки (Shamshev et al., 2020) именно эти два вида неоднократно встречались вместе (судя по этикеткам, не только в одном районе, но и в одних и тех же местообитаниях). Таким образом, общий характер распространения всех четырех видов – *Rh. frigida*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi* и *Rh. sublongiseta* – слабо согласуется с их обитанием в районе о. Врангеля с весьма суровыми климатическими условиями. Имеющихся данных недостаточно, чтобы объяснить этот факт, особенно – низкую активность всех четырех видов в центре острова. Не исключено, что причины его исторические или синэкологические.

Распределение видов южного зонального комплекса, напротив, хорошо вписывается в градиент континентальности климата и сопряженный с ним рост теплообеспеченности, заметно увеличивающиеся от периферии к центру острова. Важность этих факторов отчетливо прослеживается и в характере освоения родов *Rhamphomyia* американского сектора Арктики. Так, большинство видов, имеющих высокую численность в западно-центральной части Канадского Арктического архипелага (в условиях высокой континентальности климата), в районах с сильным влиянием Атлантики (например, на Баффине) представлены в материалах единичными экземплярами (см. табл. 7). Кроме того, в пределах области с континентальным климатом места находок практически всех видов (за исключением *Rh. ursinella*) лежат в подзоне типичных тундр (соответственно, подзонах С и D на рис. 8). При этом в центральной части архипелага, расположенной в подзоне арктических тундр (В), например, на островах Девон и Батерст, эмпииды вообще не найдены (Ryan, 1977; Danks, 1980; Sinclair et al., 2019).

Таким образом, данные по распределению видов в Канадско-Гренландском секторе и на о. Врангеля в целом хорошо согласуются между собой: в обоих регионах у большинства наиболее обычных видов *Rhamphomyia* прослеживаются четкие (и достаточно узкие) зонально-секторные предпочтения, связанные с градиентами теплообеспеченности и континентальности климата. Это хорошо вписывается в общий характер освоения арктическими видами различных таксонов растений и животных тундровой зоны. Большинство из них имеет высокую активность либо в северной (эваркты), либо в центральной и южной (гемиаркты) частях тундровой зоны (Чернов, 1978; Чернов,

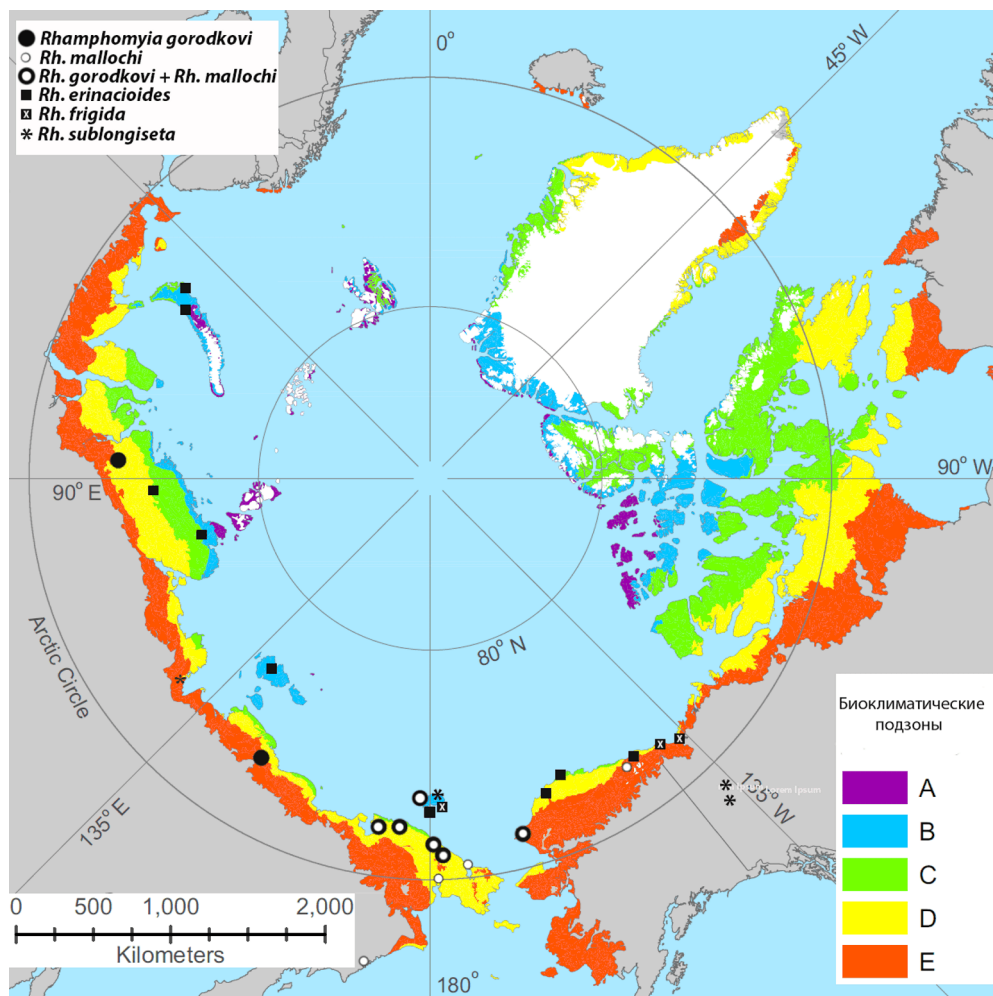


Рис. 8. Места находок видов, входящих на о. Врангеля в северный зональный комплекс.

Биоклиматическая дифференциация тундровой зоны дана по: Walker et al., 2018.

Биоклиматическая подзона А соответствует зоне полярных пустынь, В – подзоне арктических тундр, С и D – северному и южному вариантам подзоны типичных тундр,

Е – подзоне южных тундр. Использованные источники: Sinclair et al., 2019; Shamshev et al., 2020; материалы коллекции ЗИН.

Матвеева, 2002). Обе эти группы представлены и среди наиболее широко распространенных в островной Арктике видов *Rhamphomyia*. К первым относятся *Rh. erinacioides*, *Rh. brusewitzii* и *Rh. ursinella* (возможно, также *Rh. taimyrensis*), остальные – к гемиарктикам.

Особенности фауны Empidoidea о. Врангеля как отражение своеобразия его биоты

Уникальность биоты о. Врангеля проявляется в необычно высоком видовом богатстве, насыщенности собственно арктическими видами, разнообразии североамерикан-

ских связей, наличии эндемиков и субэндемиков, а также реликтовых элементов (Петровский, 1978; Юрцев, 1987; Стишов, 2004; Хрулева, 2007, 2009). По мнению Б. А. Юрцева (1987), своеобразии флоры острова в значительной степени связано с длительной многоступенчатой адаптацией видов к экстремально холодному климату благодаря постоянному функционированию в позднем кайнозое флорогенетической системы: о. Врангеля (горы, приморские равнины, межгорные котловины) – периодически осушавшийся предгорный шлейф – нагорья Чукотки и Аляски.

Все черты, определяющие своеобразие биоты острова, в фауне Empidoidea выражены очень ярко. Некоторые из них, например, высокое (по сравнению с другими островами) видовое богатство или присутствие североамериканских элементов, характерны для различных таксонов членистоногих (Хрулева, 2007; Бабенко, 2010; Нарчук, Хрулева, 2011; Сорокина, Хрулева, 2012; Khruleva, Stekolshchikov, 2019; Barkalov, Khruleva, 2021; Sorokina, Tridrikh, 2021). Узкоареальные виды, эндемики и субэндемики (как и виды с реликтивными чертами распространения) представлены главным образом среди растительноядных групп насекомых, и большинство их неспособно к полету. Особенно много таких видов среди листоедов и долгоносиков (Хрулева, Коротяев, 1999; Хрулева, 2007, 2009). Обилие условных эндемиков среди Empidoidea – летающей группы с преимущественно плотоядным питанием – заметно выделяет ее среди других таксонов Diptera со сходной трофической специализацией. Единичные виды известны в сем. Muscidae (Sorokina, Tridrikh, 2021), а среди прочих групп двукрылых – в семействах Chironomidae (Макарченко, Макарченко, 2013), Tipulidae (Ланцов, Чернов, 1987) и Ephydriidae (Krivoshchina, Ozerov, 2016); у представителей последних двух семейств крылья у самок или у обоих полов редуцированы.

Подобный облик фауны Empidoidea мог сформироваться только в том случае, если расселительный потенциал (включая возможность пассивного переноса) большинства составляющих ее основу арктических видов достаточно низок. Это предположение выглядит вполне правдоподобным, если учесть выраженные региональные различия между высокоарктическими фаунами Empidoidea, в том числе неравномерность заселения видами островных территорий со сходными диапазонами климатических условий, но разными плейстоценовой историей и удаленностью от материка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы посвящают эту статью памяти К. Б. Городкова, внесшего большой вклад в изучение двукрылых Арктики и собравшего на о. Врангеля обширный и чрезвычайно интересный материал по эмпидоидным двукрылым. Мы благодарим директора и сотрудников заповедника «Остров Врангеля» А. Р. Груздева, И. П. Олейникова, Л. Ф. Волкову (Симон), У. В. Бабий и П. К. Кулемеева за помощь в проведении полевых исследований и сборе насекомых. Мы также признательны Н. А. Зубрий (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н. П. Лавёрова УрО РАН, Архангельск) за помощь в проведении канонического анализа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа О. А. Хрулевой выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-04-00165), работа И. В. Шамшева – с использова-

нием материалов биоресурсной коллекции ЗИН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 и программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А. В. 2007. Температурный статус внутренних районов острова Врангеля. В кн.: А. Р. Груздев (ред.). Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион, с. 237–253.
- Бабенко А. Б. 2010. К фауне ногохвосток (Hexapoda, Collembola) острова Врангеля. Зоологический журнал **89** (7): 804–816. (Babenko A. B. 2010. The springtail (Hexapoda, Collembola) fauna of Wrangel Island. *Entomological Review* 2010 **90** (5): 571–584. <https://doi.org/10.1134/S0013873810050040>)
- Вартанян С. Л. 2007. Остров Врангеля в конце четвертичного периода: геология и палеогеография. СПб.: Издательство Ивана Лимбаха, 144 с.
- Величко А. А. (ред.) 2009. Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография. М.: ГЕОС, 120 с. + 24 с. цв. карт.
- 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, карты 179–221. Л.: Наука, с. 3–20.
- Ланцов В. И., Чернов Ю. И. 1987. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 176 с.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А. 2013. Фауна комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) острова Врангеля (Чукотка, Российский Дальний Восток). В кн.: Е. А. Макарченко и др. (ред.). Жизнь пресных вод. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, с. 144–157.
- Матвеева Н. В. 2014. «С. С. Холод. 2013. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход. Растительность России **23**: 89–121». (Рецензия). Растительность России **25**: 116–130. <https://doi.org/10.31111/vegus/2014.25.116>
- Нарчук Э. П., Хрулева О. А. 2011. Двукрылые фитофаги (Diptera, Chlorophidae, Agromyzidae) острова Врангеля (Чукотское море). Зоологический журнал **90** (9): 1135–1140. (Nartshuk E. P., Khruleva O. A. 2011. Plant-feeding Dipterans (Diptera, Chloropidae, Agromyzidae) from Wrangel Island (the Chukchi Sea). *Entomological Review* **91** (7): 849–854. <https://doi.org/10.1134/S0013873807090199>).
- Петровский В. В. 1978. Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Ботанический журнал **58** (5): 637–648.
- Сватков Н. М. 1970. Остров Врангеля. В кн.: И. П. Герасимов (ред.). Советская Арктика. М.: Наука, с. 453–481.
- Скрыльник Г. П. 1976. Климат и рельеф острова Врангеля. В кн.: А. П. Капица (ред.). Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Сборник статей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 20–43.
- Сорокина В. С., Хрулева О. А. 2012. Настоящие мухи (Diptera, Muscidae) острова Врангеля: видовой состав, особенности распространения и биотопической приуроченности. Евразийский энтомологический журнал **11** (6): 553–564.
- Стишов М. С. 2004. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола: Издательство Марийского полиграфкомбината, 596 с.
- Холод С. С. 2013. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход. Растительность России **23**: 89–121. <https://doi.org/10.31111/vegus/2013.23.89>
- Хрулева О. А. 2007. Своеобразие фауны наземных членистоногих острова Врангеля как отражение особенностей его природной среды. В кн.: А. Р. Груздев (ред.). Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб.: Астерион, с. 136–181.
- Хрулева О. А. 2009. Группировки членистоногих острова Врангеля в контексте особенностей современных и плейстоценовых тундростепных энтомофаун северо-востока Азии. В кн.: А. Б. Бабенко, Н. В. Матвеева, О. Л. Макарова, С. И. Головач (ред.). Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. М.; София: Товарищество научных изданий КМК – PENSOFT Pbl, с. 124–167.
- Хрулева О. А. 2014. Комплексы наземных членистоногих острова Врангеля: изменения, отмеченные в условиях потепления климата. В кн.: Г. Г. Матишов, Г. А. Тарасов (ред.). Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Материалы Международной научной конференции (Мурманск, 6–8 ноября 2014). Выпуск 12. М.: ГЕОС, с. 316–322.
- Хрулева О. А. 2017. Роль горных местообитаний в сохранении редких видов наземных членистоногих острова Врангеля (Чукотский АО). В кн.: Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем». Архангельск, 30 октября – 3 ноября 2017 г. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 279–281.
- Хрулева О. А., Зинченко В. К. 2017. Падальные мухи (Diptera, Calliphoridae) острова Врангеля (Чукотский АО, Россия). Евразийский энтомологический журнал **16** (4): 388–394.

- Хрулева О. А., Коротяев Б. А. 1999. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) острова Врангеля. Энтомологическое обозрение **78** (3): 648–670. (Khruleva O.A., Korotyaev B.A. 1999. Weevils (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) of Wrangel Island. Entomological Review **79** (9): 1119–1137).
- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 167 с.
- Чернов Ю. И. 1995. Отряд двукрылых (Diptera) в арктической фауне. Зоологический журнал **74** (5): 68–83.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты. Успехи современной биологии **122** (1): 26–45.
- Юрцев Б. А. 1986. Мегаберингия и криоксеротические этапы истории ее растительного покрова. Комаровские чтения. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 3–53.
- Юрцев Б. А. 1987. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля). Ботанический журнал **72** (11): 1436–1447.
- Barkalov A. V., Khruleva O. A. 2021. Hoverflies (Diptera, Syrphidae) of Wrangel Island (Chukotka Autonomous Okrug, Russia). Nature Conservation Research. Заповедная Наука **6** (1): 78–87. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.013>
- Barták M. 2015. 17.13 Empididae (Dance or Dagger flies). In: J. Böcher, N. P. Kristensen, T. Pape, L. Vilhelmsen (eds). The Greenland Entomofauna. An identification manual of insects, spiders and their allies. Fauna Entomologica Scandinavica **44** (vol. 44 Leiden/Boston: Brill, Lam edition): 575–576.
- Brodo F. 2000. The insects, mites, and spiders of Hot Weather Creek, Ellesmere Island, Nunavut. In: M. Garneau, B. T. Alt (eds). Environmental Response to Climate Change in the Canadian High Arctic. Geological Survey of Canada, Bulletin 529: 145–173.
- Chvála M. 1975. The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica **3**: 1–336.
- Chvála M. 1976. Swarming, mating and feeding habits in Empididae (Diptera), and their significance in evolution of the family. Acta Entomologica Bohemoslovaca **73** (6): 353–366.
- Coulson S. J. 2007. Terrestrial and freshwater invertebrate fauna of High Arctic Archipelago of Svalbard. Zootaxa **1448** (1): 41–58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1448.1.2>
- Coulson S. J., Refseth D. 2004. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen). In: P. Prestrud, H. Strøm, H. A. Goldman (eds). A Catalogue of the Terrestrial and Marine Animals of Svalbard. Skrifter 201. Tromsø: Norwegian Polar Institute, p. 57–122.
- Danks H. V. 1980. Arthropods of Polar Bear Pass, Bathurst Island, arctic Canada. Syllogeus No. 25. Ottawa: National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, 68 p.
- Danks H. V. 1981. Arctic Arthropods. A Review of Systematics and Ecology with Particular Reference to the North American Fauna. Ottawa: Entomological Society of Canada, 605 p.
- Downes J. A. 1970. The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera): observations on four species of *Rhampophomyia* in the high arctic and a general discussion. The Canadian Entomologist **102** (7): 769–791.
- Gričhanov I. Ya. 2006. A checklist and keys to North European genera and species of Dolichopodidae (Diptera). St. Petersburg: VIZR, 120 p. (Plant Protection News Supplements).
- Gričhanov I. Ya., Khruleva O. A. 2018. Fauna and ecology of Dolichopodidae (Diptera) from Wrangel Island Nature Reserve (Chukotka, Russia). Nature Conservation Research **3** (3): 37–45. doi: 10.24189/ncr.2018.023
- Gričhanov I. Ya., Khruleva O. A. 2020. New records of long-legged flies (Diptera, Dolichopodidae) from Wrangel Island Nature Reserve (Chukotka AD, Russia). Acta Biologica Sibirica **6**: 551–562. doi: 10.3897/abs.6.e53065.
- Grootaert P., Shamshev I., Van de Velde I. 2012. Flowers as hunting ground for *Platypalpus vegrandis* Frey, 1943 (Diptera, Hybotidae, Tachydromiinae). Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie **147** (2011): 239–240.
- Hammer Ø. 2015. PAST: Paleontological Statistics Version 3.06. Reference manual. Finland: Natural History Museum University of Oslo, 225 p.
- Kevan P. G. 1972. Insect pollination of High Arctic Flowers. Journal of Ecology **60**: 831–847.
- Khruleva O. A., Stekolshchikov A. V. 2019. Additions to the aphid fauna of Wrangel Island due to climate change with redescription of the oviparous female of *Pterocomma groenlandicum* Hille Ris Lambers, 1952 (Hemiptera, Aphidoidea). Zootaxa **4615** (3): 511–528. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4615.3.6>
- Krivosheina M. G., Ozerov A. L. 2016. A new species of the shore-fly genus *Scatophila* Becker, 1896 (Diptera Ephydriidae) with reduced wing from Wrangel Island, Russia. Far Eastern Entomologist **311**: 1–6.
- Pape T., Blagoderov V., Mostovski M. B. 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: an Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Zootaxa **3148** (1): 222–229. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.42>
- Pollet M. 2015. Dolichopodidae. In: J. Böcher, N. P. Kristensen, T. Pape, L. Vilhelmsen (eds). The Greenland Entomofauna. An identification manual of insects, spiders and their allies. Fauna Entomologica Scandinavica Vol. 44. Leiden/Boston: Brill, Lam edition, p. 577–581.

- Ryan J. 1977. Invertebrates of Truelove Lowland. In: L. C. Bliss (ed.). Truelow Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystems. Alberta: University press, p. 699–703.
- Shamshev I. V., Sinclair B. J., Khruleva O. A. 2020. The empidoid flies (Diptera: Empidoidea, exclusive of Dolichopodidae) of the Russian Arctic islands and Svalbard Archipelago. *Zootaxa* **4848** (1): 1–75. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4848.1.1>
- Sinclair B. J. 1994. Revision of the Nearctic species of *Trichoclinocera* Collin (Diptera: Empididae; Clinocerinae). *The Canadian Entomologist* **126** (4): 1007–1059. doi:10.4039/Ent1261007-4
- Sinclair B. J. 2008. The systematics of New World *Clinocera* Meigen (Diptera: Empididae: Clinocerinae). Ottawa: NRC Research Press, viii+245 p.
- Sinclair B. J. 2017. Brachystomatidae (brachystomatid dance flies). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). *Manual of Afrotropical Diptera. Vol.2. Nematocerous Diptera and lower Brachycera*. Pretoria: Suricata 5, South African National Biodiversity Institute, p. 1251–1256.
- Sinclair B. J., Brooks S. E., Cumming J. M., Coovert G. A. 2011. Revision of the Nearctic species of *Heleodromia* (Diptera: Empidoidea: Brachystomatidae). *The Canadian Entomologist* **143** (6): 629–651. doi:10.4039/n11-036
- Sinclair B. J., Cumming J. M. 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). *Zootaxa* **1180** (1): 1–172. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1180.1.1>
- Sinclair B. J., Shamshev I. V. 2021. World revision of *Iteaphila* with unbranched radial vein (Diptera: Empidoidea: Iteaphilidae). *Zootaxa* **4968** (1): 1–89. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4968.1.1>
- Sinclair B. J., Vajda, É. A., Saigusa T., Shamshev I. V., Wheeler T. A. 2019. *Rhamphomyia* Meigen of the Canadian Arctic Archipelago, Greenland and Iceland (Diptera: Empididae). *Zootaxa* **4670** (1): 1–94. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4670.1.1>
- Sorokina V. S., Tridrikh N. N. 2021. An annotated checklist of the Muscidae (Diptera) of Chukotka (Russia), with new records. *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* **57** (3): 205–234. doi:10.1080/00379271.2021.1939161
- Ter Braak C. J. F., Smlauer P. 2002. *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. (Microcomputer Power). URL: www.canoco.com. <https://edepot.wur.nl/405659>
- Wahlberg E., Johanson K. A. 2018. Molecular phylogenetics reveals novel relationships within Empidoidea (Diptera). *Systematic Entomology* **43**: 610–636. <https://doi.org/10.1111/syen.12297>
- Walker D. A., Daniëls F. J. A., Matveyeva N. V., Šibík J., Walker M. D., Breen A. L., Druckenmiller L. A., Raynolds M. K., Bültmann H., Hennekens S., Buchhorn M., Epstein H. E., Ermokhina K., Fosaa A. M., Heiðmarsson S., Heim B., Jónsdóttir I. S., Koroleva N., Lévesque E., MacKenzie W. H., Henry G. H. R., Nilsen L., Peet R., Razzhivin V., Talbot S. S., Telyatnikov M., Thannheiser D., Webber P. J., Wirth L. M. 2018. Circumpolar Arctic Vegetation Classification. *Phytocoenologia* **48** (2): 181–201. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0192>
- Walker D. A., Raynolds M. K., Daniëls F. J. A., Einarsson E., Elvebakk A., Gould W. A., Katenin, A. E., Kholod S. S., Markon C. J., Melnikov E. S., Moskalenko N. G., Talbot S. S., Yurtsev B. A. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* **16** (3): 267–282. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x

THE EMPIDOID FLIES (DIPTERA: BRACHYSTOMATIDAE, EMPIDIDAE, HYBOTIDAE) OF WRANGEL I. (CHUKCHI AUTONOMOUS AREA):
COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF THE FAUNA

O. A. Khruleva, I. V. Shamshev, B. J. Sinclair

Key words: Empidoidea, Wrangel I., Russian Arctic, the tundra zone, Beringian sector, arealological composition, fauna, species assemblages, zonal differentiation.

SUMMARY

The paper summarises material on the empidoid flies of the families Brachystomatidae (2 species), Empididae (22 species) and Hybotidae (3 species) collected on Wrangel Island in the 20th (mostly in 1966, 1971 and 1972) and 21st (2006 and 2015–2020) centuries. The studied fauna is characterized by high species richness (at least double that on other Arctic isles), the presence of probable endemics as well as North American species unknown from other regions of the Palaearctic. Although clear

correlation exists between the distribution of the commonest species and the gradient of mesoclimatic conditions, the activity of most of them varies significantly even within one subzonal variant of the vegetation (which implies their existence on the island beyond limits of their climatic optimum). Most of the rare species (one-third of the fauna), including the majority of probable endemics, was collected in mountains of the southern part, which have most varied relief and, accordingly, broad range of microclimatic conditions. Taxocenes with stable sets of the most abundant species (*Rhamphomyia albopilosa*, *Rh. hovgaardii*, *Rh. nigrita*, *Rh. taimyrensis*, *Rh. septentrionalis*, *Rh. shewelli*, *Platypalpus subtectifrons*) are represented in the warmest central part of the island (an enclave of the subzone of typical tundra). A presence of common dominants provides their similarity with the Empidoidea taxocenes of southern islands of the Canadian Arctic Archipelago. A part of the species (*Rhamphomyia erinacioides*, *Rh. sublongiseta*, *Rh. gorodkovi*, *Rh. mallochi*, *Rh. frigida*) prefers areas with most rigorous climate and strong influence of the sea, of which only *Rh. erinacioides* is broadly distributed over the Arctic islands. High numbers of all five species were recorded in the southwestern part of Wrangel I. (northern variant of the Arctic tundra subzone); the taxocenes with a similar set of the predominant species are not known from other Arctic islands.

УДК 595.773.4

**НАСЕЛЕНИЕ НАСТОЯЩИХ МУХ (DIPTERA, MUSCIDAE)
ПОЙМЕННЫХ, ЛЕСНЫХ И БОЛОТНЫХ БИОТОПОВ СЕВЕРНОЙ
ОХОТИИ (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)**

© 2021 г. Н. Н. Тридрих,* В. С. Сорокина**

Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия
Томский государственный университет
Проспект Ленина, 36, Томск, 634050 Россия
*e-mail: tridrih_nik@mail.ru, **e-mail: sorokinavs@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2021 г.

После доработки 19.08.2021 г.

Принята к публикации 19.08.2021 г.

Изучено ландшафтно-биотопическое распределение 116 видов из 23 родов настоящих мух (Diptera: Muscidae) в 11 биотопах трех типов ландшафтов Северной Охотии. 32 вида и 2 рода впервые приведены для региона, *Spilogona arcticola* Hockett, 1965 и *S. spinicostalis* Hockett, 1965 впервые указаны для Палеарктики и России, 11 видов впервые отмечены на Дальнем Востоке России. Наибольшее видовое разнообразие выявлено в лесном ландшафте (84 вида), в пойменном ландшафте найдено 63, в болотном – 42 вида. Разнообразие мусцид наиболее велико в молодом ивняке в поймах рек (47 % всего видового состава, 54 вида) и в разнотравном лиственничнике (40 %, 46 видов). По числу видов и обилию особей преобладали роды *Spilogona* (30 видов), *Coenosia* (14) и *Phaonia* (14), в первом доминирующими видами были *S. aenea* Hockett, 1965 и *S. arctica* (Zetterstedt, 1838). Наибольшее число видов родов *Mesembrina*, *Helina*, *Phaonia* и *Mydaea* отмечено в лесных биотопах. Сходство локальных фаун мусцид изученных биотопов оказалось в большинстве случаев низким, население каждого биотопа своеобразно и включает специфические для него доминанты. Наиболее сходны между собой локальные фауны мусцид болот и лесов, в частности, коэффициент сходства между кустарничковым кочкарником и разнотравным лиственничником составляет 0.70, а между лиственничным редколесьем и чозениево-тополевым лесом – 0.62.

Ключевые слова: мусциды, Дальний Восток, Магаданская область, ландшафт, биотоп.

DOI: 10.31857/S0367144521030096

Мусциды, или настоящие мухи (Diptera: Muscidae), – одно из самых крупных семейств короткоусых двукрылых. В мировой фауне известно около 5000 видов из 180 родов (Pape et al., 2011), в России можно предположить распространение не менее чем 600 видов из 36 родов (Sorokina, Pont, 2010; Сорокина, 2017).

Настоящие мухи обитают в различных ландшафтах и достигают наибольшего разнообразия и обилия в лесах (Pont, 1986). Помимо лесов мусциды доминируют

в биотопах с экстремальными условиями существования, в частности в тундрах (Danks, 1981, 1990; Чернов, 1995; Баркалов, 2012; Сорокина, 2012, 2013б).

Практически все исследования настоящих мух в России и бывшем СССР в XX в. были выполнены на синантропных и пастбищных видах (*Muscina stabulans* (Fallén, 1817), *Musca domestica* Linnaeus, 1758, *M. sorbens* Wiedemann, 1830, *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus, 1758)), имеющих эпидемиологическое значение. Изучались биология этих мух, их способность к переносу различных инфекций и методы борьбы с синантропными видами (Дербенева-Ухова, 1935а, 1935б; Зимин, 1951). В. И. Сычевская изучала синантропную фауну Якутии и Приамурья (Сычевская, 1972а, 1972б), Средней Азии (Сычевская, 1970, 1977) и Горного Алтая (Сычевская, 1974).

Впервые ландшафтно-биотопическое распределение фауны сем. Muscidae в целом в центральной части России было изучено А. М. Лобановым (1984), выделившим несколько групп мусцид на основе биотопического распределения преимагинальных стадий: прибрежно-болотная, лесная, исходно прибрежно-болотная, пастбищная и синантропная.

Позже В. С. Сорокиной были выполнены работы по изучению ландшафтно-биотопического распределения мусцид в азиатской части России, в частности, на юге Западной Сибири в Барабинской низменности (Сорокина, 2008), в зональных тундрах на примере о. Врангеля (Сорокина, Хрулёва, 2012) и п-ова Таймыр (Сорокина, 2013б), а также в горной тундре Алтая (Сорокина, 2013а, 2013б). В работах показано неравномерное распределение мусцид в пределах одной природной зоны, а также приуроченность тех или иных групп мух к определенному растительному сообществу.

Данная работа посвящена анализу ландшафтно-биотопического распределения мусцид в Северной Охотии (Докучаев, 2013; Мути́н, Тридрих, 2016) – в бассейнах рек северного побережья Охотского моря и в бассейне р. Колыма, в административных границах Магаданской обл. В этом регионе преобладает горный рельеф, на его территории представлены горные пустыни, горная и зональная тундры, горные леса и разнообразные комплексы растительности речных пойм, низменных равнин и морских побережий (Беркутенко и др., 2010). Ландшафты располагаются мозаично и нередко резко сменяют друг друга. Все эти особенности, включая экстремальный климат и географическое положение региона, предполагают присутствие здесь своеобразных локальных фаун мусцид.

Целью работы было изучение населения настоящих мух в пойменных, лесных и болотных биотопах Северной Охотии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на территории Северной Охотии в период с 2014 по 2019 г. Помимо сборов авторов в работе использован материал по мусцидам в коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург; ЗИН), собранный К. Б. Городковым.

Материал собирали кошением энтомологическим сачком и с помощью привлечения мух в тарелки с фиксирующей жидкостью. Для проведения количественных учетов в выбранном биотопе сбор проводили следующими методами: 1) подсчет числа особей (далее «ос./уко»») при кошении (100 взмахов сачком за один учет), насекомые из сачка вынимались после каждых 25–50 взмахов; 2) подсчет числа особей мух (далее «ос./лов.»») в тарелках (один учет – 45 тарелок в одном биотопе), из которых насекомые извлекались каждые 3 или 4 дня.

Всего проведено 127 учетов кошением сачком и 80 учетов тарелками во всех биотопах. Собрано и изучено 1783 экз. сем. Muscidae, принадлежащих к 116 видам из 23 родов. Данный материал хранится в коллекции Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск; ИСиЭЖ).

Для оценки степени сходства составов локальных фаун разных биотопов использовался коэффициент Шимкевича–Симпсона I_{szs} , показывающий отношение числа общих видов к числу видов в меньшем списке (Песенко, 1982). Вид, который обнаружен только в одном биотопе или ландшафте, называется оригинальным (Мордкович и др., 2002).

Расчеты и построение диаграмм проводились в программах Microsoft Excel 2019 MSO (16.0.11901.26204) и PAST 3.26.

Названия фитоценозов приняты по флористической работе А. Н. Беркутенко по Магаданской обл. (Беркутенко, 2010).

Учеты проводились в 11 биотопах трех типов ландшафтов.

Леса

1. Разнотравный лиственничник (р. Колыма, 63°39' N, 153°16' E; окр. пос. Усть-Омчуг, 61°09' N, 149°38' E).

2. Закустаренный чозениево-тополевый лес (р. Тауй, 59°09' N, 151°38' E; р. Челомджа, 60°15' N, 147°20' E; р. Хасын, 59°52' N, 150°34' E).

3. Злаково-разнотравные кустарниковые (ивовые, ольхово-стланиковые) заросли вдоль ручья в лиственничнике (подножье сопки Марчекан, 59°31' N, 150°48' E).

4. Каменноберезовый лес с примесью кедрового стланика и ольховника (п-ов Кони, 59°09' N, 151°38' E).

5. Закустаренный березняк разнотравный (р. Колыма, 63°39' N, 153°17' E).

Поймы рек

1. Берег реки с галькой (р. Колыма, 63°39' N, 153°17' E и 63°44' N, 153°25' E; верховья р. Ола, 60°35' N, 151°32' E).

2. Молодой ивняк (р. Колыма, 63°39' N, 153°17' E; п-ов Кони, 59°09' N, 151°38' E).

Болота

1. Заболоченное лиственничное редколесье (р. Челомджа, 60°14' N, 147°28' E).

2. Кустарниково-осоковый кочкарник (р. Колыма, 63°38' N, 153°16' E).

3. Пушицево-моховое болото (р. Колыма, 63°39' N, 153°17' E; р. Атихан, 60°43' N, 151°45' E).

4. Арктофилово-осоковый берег озера (р. Колыма, 63°39' N, 153°18' E).

Список видов региональной фауны представлен в табл. 1. Виды, впервые отмеченные для Северной Охотии, отмечены звездочкой (*), а для Палеарктики – двумя звездочками (**). Порядок таксонов в списке принят по аннотированному каталогу мусцид Сибири В. С. Сорокиной и А. С. Понта (Sorokina, Pont, 2010).

Таблица 1. Список видов сем. Muscidae в разных биотопах Северной Охотки

	Ландшафт														
	Леса							Поймы рек				Болота			
	Биотоп														
	разнотравный лиственный	чозениво- топольный лес	заросли вдоль ручья в лиственный	каменнобере-зольный лес	закустаренный березняк	Всего видов	берег реки с галькой	молодой ивняк	Всего видов	заболоченный берег озера	лиственный	редколесье	кустарниковый кочкарник	пушицево-моховое болото	Всего видов
Подсем. AZELINAE	1	-	-	-	-	15	-	1	10	-	-	-	-	-	6
Род AZELIA Robineau-Desvoidy, 1830	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. triquetra</i> (Wiedemann, 1817)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Род MUSCINA Robineau-Desvoidy, 1830	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. levida</i> (Harris, 1780)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Род DRYMEIA Meigen, 1826	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. taymirensis</i> Sorokina et Pont, 2015	1	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	+	1
Род HUCKETOMYIA Pont et Shinonaga, 1970	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>H. watanabei</i> Pont et Shinonaga, 1970	2	2	-	-	1	15	1	3	3	-	-	-	1	+	+
Род HYDROTAEA Robineau-Desvoidy, 1830	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. aenescens</i> (Wiedemann, 1830)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
¹ <i>H. armipes</i> (Fallén, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>H. dentipes</i> (Fabricius, 1805)	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
* <i>H. militaris</i> (Meigen, 1826)	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>H. pilitibia</i> Stein, 1916	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Ландшафт													
Леса										Поймы рек		Болота	
Биотоп													
разнотравный лиственный	чозниво- топольный лес	заросли вдоль ручья в лиственном лесу	каменнобере- зовый лес	закустаренный березняк	Всего видов	берег реки с галкой	молодой ивняк	Всего видов	заболоченный берез озера	лиственный лес	кустарниковый кочкарник	пушицево- моховое болото	Всего видов
+	-	+	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
+	-	-	-	-	1	-	+	1	-	-	-	-	-
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
7	4	1	-	-	-	2	8	1	-	-	1	4	-
+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

H. luteisquama (Zetterstedt, 1845)
H. reversio (Harris, 1780)
H. subvittata (Séguy, 1923)
Род **LOPHOSCELES** Ringdahl, 1922
**L. cinereiventris* (Zetterstedt, 1845)
L. frenatus (Holmgren, 1872)
Род **PHAONIA** Robineau-Desvoidy, 1830
Ph. apicalis Stein, 1914
**Ph. atrocyanea* Ringdahl, 1916
**Ph. cf. crassipalpis* Shinonaga et Kano, 1971
Ph. crassipalpis Shinonaga et Kano, 1971
Ph. errans (Meigen, 1826)
Ph. falleni Michelsen, 1977
**Ph. fugax* Tiensuu, 1946
Ph. hybrida (Schmabl, 1888)
Ph. lugubris (Meigen, 1826)
**Ph. malaisei* Ringdahl, 1930

Таблица 1 (продолжение)

	Ландшафт													
	Леса						Поймы рек			Болота				
	разнотравный лиственный	чозниво- топольный лес	заросли вдоль ручья в лиственный	каменнобере-зювьи лес	закустаренный березняк	Всего видов	Берег реки с галькой	молодой ивняк	Всего видов	заболоченный берег озера	лиственный редколесье	кустарниковый кочкарник	пшпцево-моховое болото	Всего видов
<i>C. luteipes</i> Ringdahl, 1930	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. molliscula japonica</i> Hennig, 1961	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
* <i>C. morrisoni</i> (Malloch, 1924)	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. nigrotincta</i> Hennig, 1961	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>C. tendipes</i> Hockett, 1965	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. verralli</i> Collin, 1953	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. xuei</i> Cui et Li, 1996	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
*Род LIMNOSPILA Schnabl, 1902	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
* <i>L. albifrons</i> (Zetterstedt, 1849)	2	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	2	-
Род LISPOCEPHALA Pokorny, 1893	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
* ¹ <i>L. alma</i> (Meigen, 1826)	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>L. erythrocerata</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. pallipalpis</i> (Zetterstedt, 1845)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Род PSEUDOCOENOSIA Stein, 1916	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Ps. solitaria</i> (Zetterstedt, 1838)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Итого	46	37	17	19	9	84	19	54	63	11	18	13	19	42

Примечание. Цифрой «1» отмечены виды, собранные только К. Б. Городковым в лиственном лесу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В изученных биотопах Северной Охотии обнаружено 116 видов из 23 родов сем. Muscidae. Большинство этих видов есть в опубликованных ранее аннотированных списках фаун мусцид Сибири (Sorokina et al., 2018) и Магаданской обл. (Тридрих, Со-рокина, 2020), которые в результате изучения материала из лесных, пойменных и бо-лотных биотопов исследуемого региона были дополнены 32 видами и 2 родами. Все эти виды приведены в табл. 1 с указанием биотопов, в которых они были обнаружены.

Леса

Видовое богатство настоящих мух, 84 вида из 17 родов, наиболее велико в лесном ландшафте, где наибольшим числом видов представлены роды *Spilogona* (20) и *Coenosia* (11) подсем. Coenosiinae (рис. 1). Довольно высоко видовое разнообразие в лесах также у родов *Mydaea* (10 видов) из подсем. Mydaeinae, а также *Phaonia* (9) и *Helina* (9) из подсем. Phaoniinae. 70 % видов (7) рода *Helina* отмечены только в лесном ландшафте. В лесах были найдены также все 7 известных в регионе видов рода *Thricops* из подсем. Azeliinae, по 3 вида родов *Hebecnema* и *Mesembrina*, и 2 вида рода *Mesembrina*.

Среди лесных биотопов мусциды оказались наиболее разнообразны в более затененных, увлажненных и с толстой подстилкой местообитаниях, в частности в разнотравном лиственничнике (46 видов, 13 родов). Разнотравный лиственничник – это темный и закрытый от солнца биотоп, характеризуется высокоствольными лиственницами (до 25 метров) и густым травостоем из хвоща, вейника и разнотравья, торфянисто-каменистой почвой с толстым слоем гниющего опада и редкими зарослями шиповника (пойма р. Колыма). Только в лиственничнике найдены 13 видов: *Mesembrina ciliimaculata*, *Helina fulvisquama*, *H. laxifrons*, *H. longicornis*, *H. luteisquama*, *Phaonia atrocyanea*, *Ph. mystica*, *Ph. tiefii*, *Hebecnema umbratica*, *Spilogona baltica*, *S. flavinervis*, *Coenosia verralli*, *C. xuei*. В этом биотопе наибольшая численность была у 3 видов: *Spilogona arctica* (1.3 ос./укос, 2 ос./лов.), *Mydaea setifemur* (1 ос./укос, 1.4 ос./лов.), *Coenosia demoralis* (1.3 ос./укос, 0 ос./лов.), видовое богатство было наибольшим в родах *Spilogona* (8 видов), *Helina* (7), *Phaonia* (7), *Coenosia* (6) и *Mydaea* (6 видов). Остальные роды представлены в лиственничнике 1–3 видами (см. табл. 1).

Следующий биотоп – закустаренный чозениево-тополевый лес (рис. 2) с толстым слоем опада. Под густым пологом влажного леса произрастают кустарники (шиповник, спирея, ивы) и развит обильный травостой (поймы рек Тауй, Челомджа и Хасын). В биотопе встречено 37 видов из 10 родов, 7 из которых оригинальные виды: *Thricops innocuus*, *Mesembrina decipiens*, *Phaonia malaisei*, *Mydaea nebulosa*, *Spilogona leucogaster*, *S. separata* и *S. spinicostalis*. Так же как и в лиственничном лесу, по числу видов здесь доминировали *Spilogona* (11 видов), *Coenosia* (8), *Phaonia* (4) и *Mydaea* (4 вида). Остальные отмеченные в этом лесу роды были представлены одним или двумя видами (см. табл. 1). В чозениево-тополевым лесу поймы р. Челомджа доминировал *Coenosia luteipes* (8 ос./укос). В чозениево-тополевым лесу поймы р. Хасын доминантными оказались три вида с равными долями в укосах (2 ос./укос): *Neomyia cornicina*, *Spilogona pacifica* и *Coenosia lineatipes*. В этом биотопе сбор тарелками не проводился.

На крутом склоне сопки произрастают каменные березы (*Betula ermanii* Cham.) с примесью кедрового стланика и ольховника. Под плотным пологом леса развит

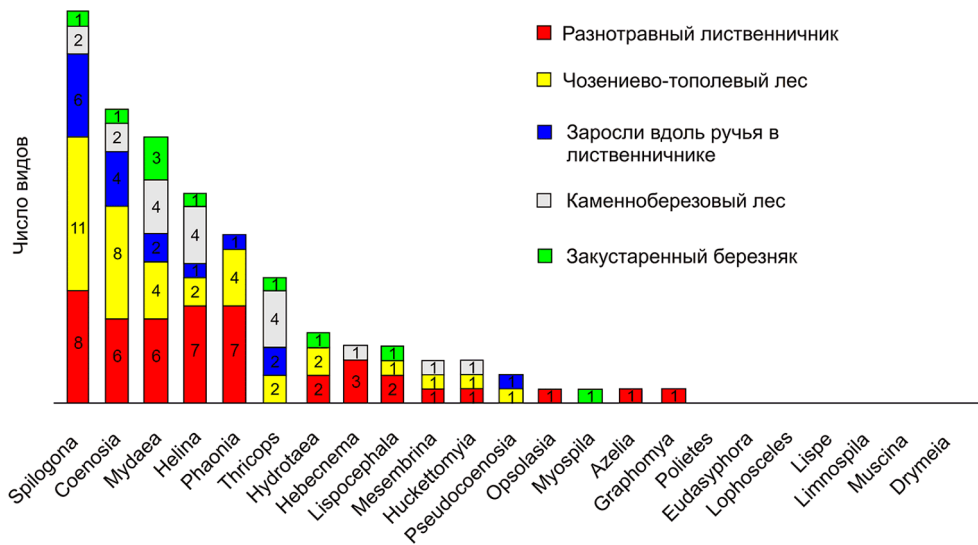


Рис. 1. Видовое разнообразие родов мусцид в лесных биотопах Северной Охотки.



Рис. 2. Закустаренный чозениево-тополевый лес в пойме р. Челомджа. Фотография Н. Н. Тридриха.

редкий травостой, на редких полянах растет ольховый стланик. Вокруг каменноберезняка растут густые заросли кедрового стланика (п-ов Кони). В этом лесу отмечено 19 видов из 8 родов, 4 вида найдены только здесь: *Thricops albibasalis*, *Th. diaphanus*, *Helina bohemani* и *H. reversio*. Наибольшим числом видов в этом биотопе представлены роды *Thricops*, *Helina* и *Mydaea* (по 4 в каждом), доминирующий вид – *Spilogona anthrax* (2.1 ос./укос). Сбор тарелками в этом биотопе не проводился.

Закустаренный березняк разнотравный образован высокой белоствольной березой плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) с редкими кустами шиповника и несомкнутым разнотравьем на песчаной почве с толстым опадом (пойма р. Колыма). В белом березняке зафиксировано всего 9 видов из 7 родов. Только в этом биотопе найден *Lophosceles cinereiventris*; наибольшим числом видов представлен род *Mydaea* (3 вида), доминирующим видом был *Spilogona arctica* (3 ос./укос). В этом биотопе сбор тарелками не проводился.

Самый открытый лесной биотоп – злаково-разнотравные кустарниковые (ивовые, ольхово-стланиковые) заросли вдоль ручья в лиственничнике с невысокими деревьями и обильным травостоем, с редкими осоковыми кочками и мхом (сопка Марчекан). Здесь было найдено 17 видов из 7 родов. Только в этом биотопе отмечены два вида: *Thricops lividiventris* и *Spilogona fulvibasis*. Наибольшее видовое богатство характерно для родов *Spilogona* (6 видов) и *Coenosia* (4 вида), остальные представлены 1 или 2 видами (см. табл. 1). В кустарниковых зарослях доминировали *Mydaea affinis* (3.5 ос./укос) и *Thricops lividiventris* (3 ос./укос). В этом биотопе сбор тарелками не проводился.

Анализ локальных фаун лесных биотопов с помощью коэффициента общности Шимкевича–Симпсона показал низкое сходство между ними (I_{szs} от 0.18 до 0.56). Максимальная степень общности среди них оказалась между фаунами разнотравного лиственничника и закустаренного березняка ($I_{szs} = 0.56$) и между фаунами разнотравного лиственничника и чозениево-тополевого леса ($I_{szs} = 0.43$).

Поймы рек

В пойменном ландшафте обнаружено 63 вида из 19 родов, отмечено 16 оригинальных видов (см. табл. 1). Наиболее разнообразно в нем представлено подсем. Coenosiniinae (30 видов), в первую очередь за счет родов *Spilogona* (19 видов) и *Coenosia* (7 видов) (рис. 3). Разнообразие остальных подсемейств в поймах ниже, но довольно много видов родов *Phaonia* (9 видов) и *Mydaea* (7 видов), другие роды представлены 1–3 видами (см. табл. 1). Виды родов *Polietes* и *Limnospila*, а также *Lispe tentaculata* были собраны только в этом ландшафте.

Наибольшее видовое разнообразие мусцид обнаружено в сравнительно хорошо освещенном ивняке (рис. 4) – густых зарослях молодых ив со злаково-разнотравным травостоем с цветущей пижмой на песчаной почве (р. Хинджа на п-ове Кони и р. Суксукан, приток р. Колыма). В ивняке отмечено 54 вида из 18 родов. Только в этом биотопе были встречены 11 видов: *Polietes domitor*, *Lophosceles frenatus*, *Helina cothurnata*, *Phaonia* cf. *crassipalpis*, *Mydaea sootryeni*, *Spilogona arenosa*, *S. lapponica*, *Coenosia flaviseta*, *C. tendipes*, *Limnospila albifrons* и *Lispocephala pallipalpis*. Наибольшим видовым разнообразием в ивняке отличается род *Spilogona* (17 видов), богато представлены также роды *Phaonia* (8) и *Coenosia* (6 видов), остальные роды представлены

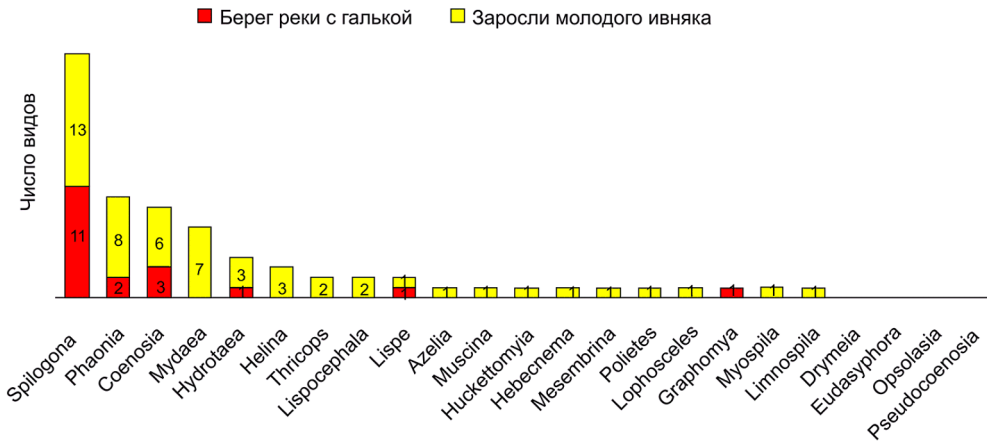


Рис. 3. Видовое разнообразие родов муцид в пойменных биотопах Северной Охотии.



Рис. 4. Молодой ивняк и галечниковый берег р. Суксукан (приток Колымы).
Фотография Н. Н. Тридриха.

1–3 видами (см. табл. 1). В ивняке в пойме р. Хинджа (п-ов Кони) доминировал *Thricops nigritellus* (13.5 ос./укос, 0 ос./лов.). В ивняке поймы р. Суксукан (приток Колымы) доминировали *Spilogona arctica* – 1.2 ос./укос, 7.2 ос./лов. и *Coenosia ciliata* – 2.9 ос./укос, 0 ос./лов.

Вторым изученным пойменным биотопом был освещенный берег реки с галечником и песчано-галечными аллювиальными косами (см. рис. 4), с редкими пятнами злаков и разнотравья включая отдельные цветущие растения пижмы (р. Хинджа на п-ове Кони и р. Суксукан, приток Колымы). Здесь было собрано 19 видов из 6 родов. Только в этом биотопе отмечены *Spilogona arctica*, *S. improvisa*, *S. tendipes* и *Coenosia mollicula japonica*. Как и в ивняке, на галечном берегу рек по числу видов преобладал род *Spilogona* (11 видов), но доминирующим видом здесь оказался *S. aenea* (1 ос./укос, 1 ос./лов.). Остальные роды встречались реже и были представлены преимущественно одним видом (см. табл. 1), за исключением *Coenosia* (3 вида) и *Phaonia* (2 вида). Доминантом в этом биотопе оказался *Coenosia ciliata* (8 ос./укос, 1 ос./лов.).

Несмотря на то, что два изученные типа пойменных биотопов расположены в непосредственной близости друг к другу, сходство между ними оказалось также низким ($I_{Szs} = 0.52$), что, вероятно, связано с частым затоплением галечно-песчаных кос. Общими для ивняка и берега реки с галькой были всего 10 видов (8.6 % от общего числа видов).

Болота

На болотах отмечено 42 вида из 17 родов. Наибольшим числом видов (11), как и в остальных ландшафтах, представлен род *Spilogona*. Вторым по видовому разнообразию на болотах оказался *Mydaea* (8 видов), из остальных родов найдены единичные виды (рис. 5). Только на болотах были собраны *Hydrotaea aenescens*, *Eudasyphora cyanicolor*, *Mydaea pseudonubila*, *Spilogona albiquama*, *S. malaisei* и *S. opaca*.

Наиболее разнообразной фауна мусцид оказалась на заросшем пушицей и осокой болоте (рис. 6) с проективным покрытием мха более 90 % (пойма р. Колыма). Здесь найдено 19 видов из 9 родов; преобладали по числу видов роды *Spilogona* (6) и *Phaonia* (4), остальные роды представлены одним или двумя видами (см. табл. 1). Доминировали два вида: *Graphomya minor* (0 ос./укос, 2.8 ос./лов.) и *Spilogona aenea* (1.5 ос./укос, 0 ос./лов.). Первый доминант отлавливался только тарелками, а второй – только сачком.

Заболоченное лиственничное редколесье представляет собой редкие единичные тонкоствольные лиственницы с редкими низкими кустарниками (березы, ивы) и кочкарником из осоки и пушицы на мерзлотных почвах (Молдотские редколесья). В лиственничном редколесье отмечено 18 видов из 6 родов, среди которых *Mydaea pseudonubila* оказался оригинальным видом. По числу видов доминировали роды *Mydaea* и *Spilogona* (по 6 видов в обоих), *Coenosia* представлен 3 видами, а *Hydrotaea*, *Helina* и *Phaonia* – одним видом каждый (см. табл. 1). Доминирующим видом оказался *C. luteipes* (2 ос./лов.). В этом биотопе сборы были проведены только желтыми тарелками.

В кустарниково-осоковом кочкарнике найдено 13 видов из 9 родов. Биотоп образован кочками из осоки блестящей (*Carex liparocarpos*) с участием кустарничков (го-

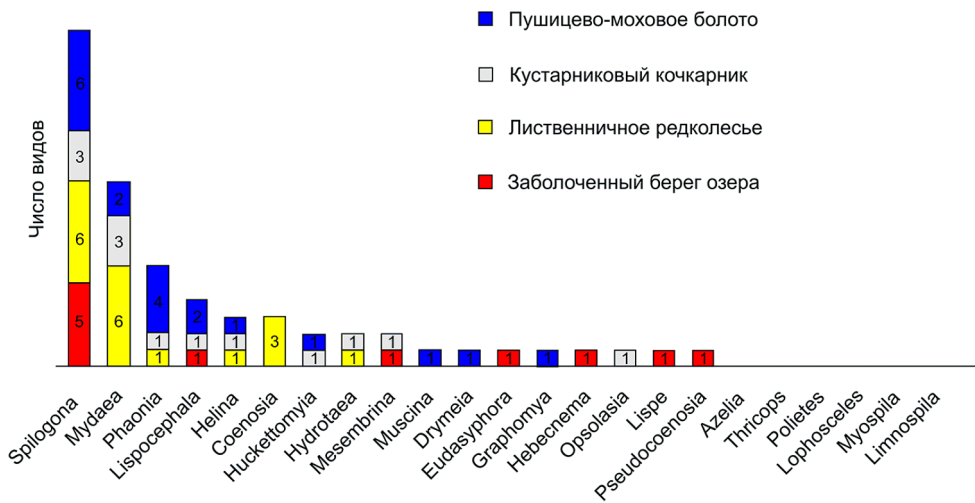


Рис. 5. Видовое разнообразие родов мусцид в болотных биотопах Северной Охотии.

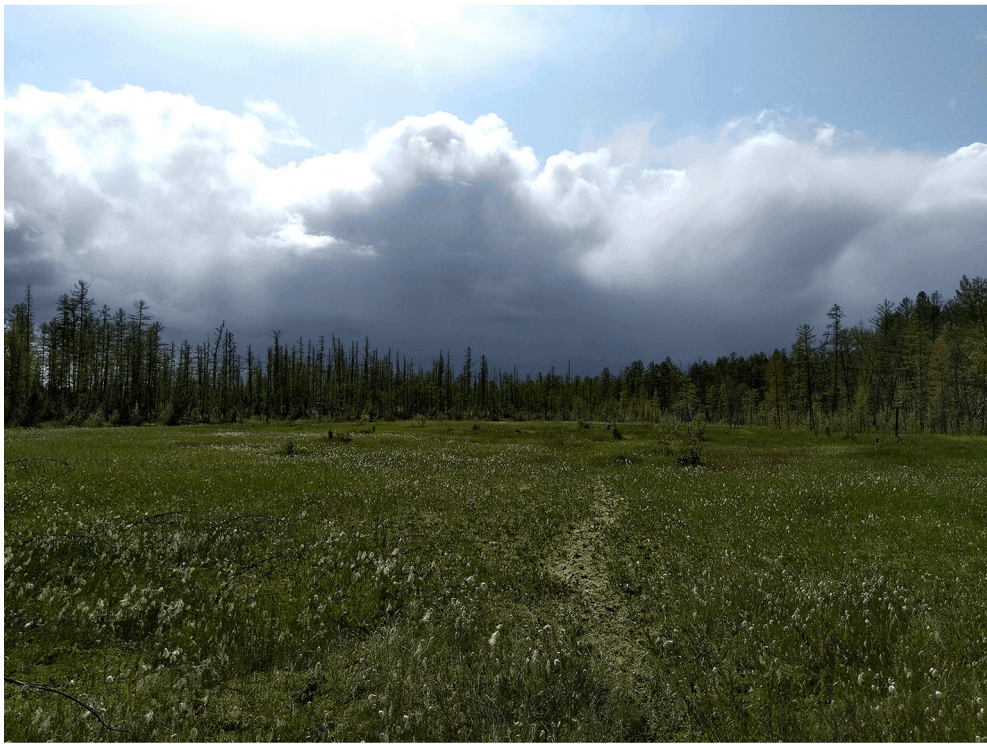


Рис. 6. Пушицево-моховое болото. Фотография Н. Н. Тридриха.

лубики и багульника) и с развитым моховым покровом (Колымские редколесья). Только в кочкарнике был собран *Hydrotaea aenescens*. В заболоченном кочкарнике, как и в предыдущем биотопе, преобладали *Mydaea* и *Spilogona* (по 3 вида в каждом), остальные роды представлены единичными видами (см. табл. 1). Доминирующим видом в этом биотопе был *Spilogona aenea* (2.4 ос./укос, 1 ос./лов.).

Арктофилово-осоковый берег озера – это заболоченный биотоп по берегу озера с высохшей котловиной, которая покрыта развитой моховой подстилкой (Колымские озера). В данном биотопе отмечено 11 видов из 7 родов, оригинальными оказались 3 вида: *Eudasyphora cyanicolor*, *Spilogona malaisei* и *S. opaca*. В этом, как и во всех остальных болотных биотопах, видовое разнообразие было максимальным у *Spilogona* (5 видов), остальные мусциды были единичными (см. табл. 1), кроме массового *Lispocephala erythrocerata* – 9 ос./учет. В этом биотопе сбор тарелками не проводился.

Несмотря на сходство всех заболоченных биотопов в строении растительного покрова и сильной увлажненности, общими для всех четырех биотопов оказались только три вида: *Spilogona aenea*, *S. albisquama* и *S. arctica*. Сходство локальных фаун мусцид всех болот было крайне низким, коэффициент общности составил от 0.27 до 0.60. Наиболее велико сходство фауны кустарниково-осокового кочкарника с фаунами арктофилово-осокового берега озера ($I_{szs} = 0.46$) и листовничного редколесья ($I_{szs} = 0.45$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшими видовым разнообразием и численностью видов в большинстве изученных биотопов в Северной Охотии отличается подсем. Coenosiinae (всего 51 вид), в первую очередь за счет представителей родов *Spilogona* (30) и *Coenosia* (14 видов).

Несмотря на то, что в каждом биотопе были отмечены почти все роды мусцид, население каждого биотопа оказалось своеобразным по набору видов и составу доминантов. Из видов рода *Spilogona* только *S. arctica* был собран во всех изученных биотопах, однако доминировал он в более затененных биотопах, таких как листовничный лес, закустаренный березняк и молодой ивняк. На открытых пространствах, таких как болота, доминировал *S. aenea*. В биотопах пойм рек также найдены специфичные доминанты: в пойме Колымы на галечнике среди *Spilogona* чаще других встречался *S. placida*, а в расположенном рядом ивняке доминировал *S. arctica*. На п-ове Кони в ивняках встречались лишь единичные особи представителей этого рода. Мухи рода *Coenosia* чаще встречались в лесных биотопах, однако *C. ciliata* оказался доминантом среди всех мусцид в поймах рек, а *C. luteipes* доминировал в заболоченном листовничном редколесье. Доминирование рода *Spilogona* было обнаружено также в биотопах разной влажности в тундрах о. Врангеля (Сорокина, Хрулёва, 2012), п-ова Таймыр (Сорокина, 2013б) и в горной тундре Алтая (Сорокина, 2013а).

Видовое разнообразие подсемейств Azeliinae (16 видов) и Phaoniinae (26 видов) в лесных биотопах было выше, чем в пойменных и болотных, и многие их виды были найдены только в лесах. Так, явно тяготеют к лесным сообществам представители рода *Thricops*: только *Th. coquilletti* и *Th. nigritellus* были собраны помимо леса в сходном биотопе – молодом ивняке в пойме реки, остальные виды найдены только в лесах. Кроме *Thricops* с лесными сообществами связаны представители рода *Helina*. *Helina evecta* и *H. subvittata* обнаружены во всех изученных ландшафтах, остальные

виды этого рода найдены только в лесах. Исключение составил *H. cothurnata*, который был собран только в молодом ивняке в пойме реки, но, вероятно, этот вид обитает и в лесах. Связь представителей рода *Helina* с лесными сообществами была показана ранее в Барабинской низменности (Сорокина, 2008). К лесным сообществам тяготеют также представители рода *Mesembrina*; лишь *M. resplendens* отмечен во всех ландшафтах с максимальной численностью в кустарниково-осоковом кочкарнике, остальные два вида собраны только в лесах. Род *Mesembrina* ранее относился к подсем. Muscinae, представители которого обычно населяют антропогенные ландшафты, что совсем не характерно для видов рода *Mesembrina*, обитающих в лесах. Недавние молекулярные исследования показали, что этот род должен быть перенесен в подсем. Azeliinae (Grzywacz et al., 2021), что хорошо согласуется с его обитанием в лесах, как и большинства других Azeliinae.

Только 17 видов (14.6 %) в Северной Охотии были отмечены во всех изученных ландшафтах: *Hocketomyia watanabei*, *Mesembrina resplendens*, *Helina evecta*, *H. subvittata*, *Phaonia hybrida*, *Graphomya minor*, *Mydaea affinis*, *M. humeralis*, *M. obscurella*, *M. setifemur*, *Spilogona aenea*, *S. arctica*, *S. bifimbriata*, *S. contractifrons*, *S. placida*, *S. semiglobosa*, *L. erythrocerata*. 65 % этих видов широко распространено, у 10 из них ареалы транспалеарктические или гларктические, у 1 вида – космополитный. Остальные 35 % включают виды с трансевразийским (4) и сибиро-американским (2) ареалами. Многие из этих видов выступали в качестве доминантов в тех или иных биотопах. Например, *M. setifemur* доминировал в лиственничном лесу, *G. minor* – на заросшем пушицей и осокой болоте, *L. erythrocerata* – на арктофилово-осоковом берегу озера.

Исследования показали, что, несмотря на близость расположения многих биотопов, а также их сходство по составу растительности и увлажненности, сходство локальных фаун мусцид этих биотопов оказалось довольно низким. В каждом биотопе население мусцид своеобразно и включает специфичные для него виды-доминанты. Наибольшее сходство обнаружено между локальными фаунами мусцид болот и лесов, в частности, между кустарничковым кочкарником и разнотравным лиственничником ($I_{Szs} = 0.70$) и между лиственничным редколесьем и чозениево-тополевым лесом ($I_{Szs} = 0.62$). Максимальное разнообразие мусцид в Северной Охотии было обнаружено в молодом ивняке в поймах рек (47 % всего видового состава) и в разнотравном лиственничнике (40 %), однако сходство между фаунами этих биотопов было низким ($I_{Szs} = 0.47$). Во всех ландшафтах и во многих биотопах доминировал как по числу видов, так и по численности особей род *Spilogona*, представители которого имеют преимущественно арктическое (в широком смысле) и горное распространение (Сорокина, Хрулёва, 2012; Сорокина, 2013а, 2013б). Таким образом, фауна мусцид лесов, пойм рек и болот Северной Охотии включает большое число тундровых видов (26 %), в первую очередь за счет представителей рода *Spilogona*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны сотрудникам ЗИН Г. М. Сулеймановой и О. Г. Овчинниковой за помощь в работе с коллекционными материалами К. Б. Городкова, а также директору заповедника «Магаданский» Ю. И. Бережному, заместителю директора по научно-исследовательской работе И. Г. Утехиной и инспекторам В. С. Аммосову, А. В. Аханову, А. Б. Беленькому, В. А. Биденко, Г. М. Буту, А. Е. Гришунину, С. П. Заике, В. Г. Лебедкину, А. И. Паршину, Ю. И. Паршину, А. А. Степанову,

Е. А. Степанову, В. Н. Тимченко, Г. А. Фомичеву, С. Н. Швецову, О. В. Шмидеру за возможность проведения работ и обеспечение безопасности на территории заповедника.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-34-90086/19 и поддержано программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) РАН на 2021–2025 гг., проект № 0247-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов А. В. 2012. Сравнительный анализ фаун двукрылых (Diptera) гипоарктики полуострова Таймыр и высокогорий Алтая. Кавказский энтомологический бюллетень **8** (2): 349–352. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19425944>
- Беркутенко А. Н., Лысенко Д. С., Хорева М. Г., Мочалова О. А., Полежаев А. Н., Андриянова Е. А., Синельникова Н. В., Якубов В. В. 2010. Флора и растительность Магаданской области (конспект сосудистых растений и очерк растительности). Отв. ред. А. Н. Беркутенко. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 364 с.
- Дербенева-Ухова В. П. 1935а. Влияние питания имаго на развитие личинок у *Musca domestica* L. Медицинская паразитология **5**: 394–403.
- Дербенева-Ухова В. П. 1935б. О количестве генераций у *Musca domestica* L. Медицинская паразитология **5**: 404–407.
- Докучаев Н. Е. 2013. Об использовании топонимов «Приохоть», «Охотоморье» и «Охотия». Вестник ДВО РАН **2**: 131–135.
- Зимин Л. С. 1951. Сем Muscidae. Настоящие мухи (трибы Muscini, Stomoxydini). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 18, вып. 4. М.; Л.: Наука, 285 с.
- Лобанов А. М. 1984. Предпосылки и вероятные пути перехода мух семейства Muscidae к синантропному образу жизни. В кн.: Морфология и экология двукрылых — потенциальных переносчиков заразных заболеваний. М.; Иваново: Ивановское отделение МОИП, с. 4–15.
- Мордкович В. Г., Баркалов А. В., Василенко С. В., Гришина Л. Г., Дубатовол В. В., Дудко Р. Ю., Зинченко В. К., Золотаренко Г. С., Легалов А. А., Марченко И. И., Чернышев С. Э. 2002. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины. Евразийский энтомологический журнал **1** (1): 3–10.
- Мутин В. А., Тридрих Н. Н. 2016. Фауна мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Северной Охотии. В кн.: Чтения памяти Александра Ивановича Куренцова, вып. 27, ч. 1, с. 126–136.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 287 с.
- Сорокина В. С. 2008. Фауна и население настоящих мух (Diptera, Muscidae) лесостепной зоны Барабинской низменности в Западной Сибири. Евразийский энтомологический журнал **7** (2): 161–166.
- Сорокина В. С. 2012. Настоящие мухи (Diptera: Muscidae) тундровых зон России. Сообщение 1. Кавказский энтомологический бюллетень **8** (2): 328–332. <https://doi.org/10.23885/1814-3326-2012-8-2-328-332>
- Сорокина В. С. 2013а. Настоящие мухи (Diptera, Muscidae) горного Алтая, обитающие выше границы леса. В кн.: Материалы III Международной конференции «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее». Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 118–122.
- Сорокина В. С. 2013б. Фауногенетические связи мускоидных двукрылых (Diptera, Muscoidea) высокогорий Алтая и зональной тундры полуострова Таймыр. В кн.: Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы III Международной конференции. 1–5 октября 2013, г. Горно-Алтайск. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, с. 115–118.
- Сорокина В. С. 2017. Мускоидные мухи (Diptera, Muscoidea) северных территорий России. Евразийский энтомологический журнал **16** (1): 44–56. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29416414>
- Сорокина В. С., Хрулёва О. А. 2012. Настоящие мухи (Diptera, Muscidae) острова Врангеля: видовой состав, особенности распространения и биотопической приуроченности. Евразийский энтомологический журнал **11** (6): 553–564. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18428025>
- Сычевская В. И. 1970. Зональное распределение сапрофильных и схизофильных мух (Diptera) в Средней Азии. Энтомологическое обозрение **49** (4): 818–831.

- Сычевская В. И. 1972а. О синантропных мухах Якутии. В кн.: Ю. Н. Аммосов (ред.). Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: Издательство ЯФ СО АН СССР, с. 144–157.
- Сычевская В. И. 1972б. Синантропные мухи (Diptera) низовий Приамурья. Энтомологическое обозрение **51** (3): 534–553.
- Сычевская В. И. 1974. Синантропные и синбовинные мухи Алтая. Материалы VII съезда Всесоюзного энтомологического общества. Ч. 1. Л. [б. и.], с. 260.
- Сычевская В. И. 1977. Пастбищные мухи (Diptera) Узбекистана. Энтомологическое обозрение **56** (1): 79–87.
- Тридрих Н. Н., Сорокина В. С. 2020. Хорологический анализ настоящих мух (Diptera: Muscidae) Северной Охотии. Евразийский энтомологический журнал **19** (2): 85–94. doi: 10.15298/euroasentj.19.2.06
- Чернов Ю. И. 1995. Отряд двукрылых (Insecta, Diptera) в арктической фауне. Зоологический журнал **74** (5): 68–83.
- Danks H. V. 1981. Arctic Arthropods, a Review of Systematics and Ecology with Particular Reference to the North American Fauna. Ottawa: Entomological Society of Canada, 605 p.
- Danks H. V. 1990. Arctic insects: instructive diversity. In: C. R. Harington (ed.). Canada's Missing Dimension: Science and History in the Canadian Arctic Islands. Vol. 2. Ottawa: Canadian Museum of Nature, p. 444–470.
- Grzywacz A., Trzeciak P., Wiegmann B. M., Cassel B. K., Pape T., Walczak K., Bystrowski C., Nelson L., Piwczynski M. 2021. Towards a new classification of Muscidae (Diptera): a comparison of hypotheses based on multiple molecular phylogenetic approaches. Systematic Entomology **46** (3): 508–525. <https://doi.org/10.1111/syen.12473>
- Pape T., Blagoderov V., Mostovski M. B. 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Zootaxa **3148**: 222–229. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3148.1.42>
- Pont A. C. 1986. Family Muscidae. In: A. Soos (ed.). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 11. Scathophagidae–Hypodermatidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 57–215.
- Sorokina V. S., Pont A. C. 2010. An annotated catalogue of the Muscidae (Diptera) of Siberia. Zootaxa **2597**: 1–87. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2597.1.1>
- Sorokina V. S., Vikhrev N. E., Tridrih N. N. 2018. A preliminary list of the Muscidae (Diptera) of the Magadan region, Russia. Annales de la Société Entomologique de France **54** (4): 318–334. doi: 10.1080/00379271.2018.1484260 <https://doi.org/10.1080/00379271.2018.1484260>

MUSCID FLY (DIPTERA, MUSCIDAE) DISTRIBUTION IN IN RIVER FLOODPLAIN, FOREST AND SWAMP BIOTOPES OF THE NORTHERN OKHOTIA (MAGADAN PROVINCE, RUSSIA)

N. N. Tridrih, V. S. Sorokina

Key words: flies, Russian Far East, Magadan Province, landscape, biotope.

SUMMARY

The analysis of the distribution of the Muscidae over biotopes of the Northern Okhotia is presented. Totally, 116 species of 23 genera of the Muscidae were detected in floodplain, forest and swamp biotopes of this region. Thirty-two species and two genera are newly recorded from this territory. Eleven species are newly recorded for the Russian Far East. Two species (*Spilogona arctica* Hockett, 1965 and *S. spinicostalis* Hockett, 1965) are newly recorded for Russia and the Palaearctic Region. The structure of the muscid communities of eleven biotopes in three landscapes was analyzed. The greatest numbers of species were registered in the forest (84 species) and floodplain biotopes (63 species), and the lowest number, in swamps (42 species). The maximum diversity of the Muscidae in Northern Okhotia was found in young willow thickets in the river floodplains (47% of the total species composition, 54 species) and in a larch forest with a forb ground layer (40%, 46 species). Genera *Spilogona* (30 species), *Coenosia* (14) and *Phaonia* (14) had the highest species-richness and number of individuals in the studied landscapes. *Spilogona* species were dominant in most biotopes but the greatest number of its species was in the river floodplains (63%, 19 species). The greatest numbers of *Mesembrina*, *Helina*, *Phaonia* and *Mydaea* species were registered in the forests of various types. Similarity between the Muscidae assemblages in most of the studied biotopes was low. The greatest similarity was between the local muscid faunas of swamps and forests ($I_{szs} = 0.62–0.70$).

УДК 595.785 (574)

НОВЫЕ ДЛЯ ФАУНЫ КАЗАХСТАНА ВИДЫ ПЯДЕНИЦ ТРИБЫ EUPITHECIINI (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

© 2021 г. В. Г. Миронов,^{1*} С. А. Князев,^{2,3**} П. Ю. Горбунов^{4***}

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

² Русское энтомологическое общество
Иртышская наб., 14–16, Омск, 644042 Россия;

³ Алтайский государственный университет
ул. Ленина, 61, Барнаул, 656049 Россия
**e-mail: konungomsk@yandex.ru

⁴ Институт экологии растений и животных
ул. 8-го Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия
***e-mail: pg18@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.

После доработки 9.06.2021 г.

Принята к публикации 9.06.2021 г.

10 видов цветочных пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) впервые приведены для фауны Казахстана, и один вид, *Eupithecia indigata* (Hübner, 1813), впервые найден на востоке республики.

Ключевые слова: Lepidoptera, Geometridae, Eupitheciini, Казахстан, фаунистика.

DOI: 10.31857/S0367144521030102

Фауна пядениц Казахстана изучена не полностью. Более или менее подробные данные имеются для южных, горных областей (Вийдалепп, 1988; Миронов, 1990, 1991, 2017; Kaila et al., 1996; Viidalepp, 1996). Хуже исследована фауна северных областей республики (Кузнецов, Мартынова, 1954; Кенжеханов, 1981, 1989а, 1989б; Князев, 2015; Князев, Зубань, 2019), откуда известно 25 видов трибы Eupitheciini. К настоящему времени на территории Казахстана обнаружено 85 видов этих пядениц (с учетом данной публикации). В этой статье приведены сведения о находках 11 видов цветочных пядениц, собранных в относительно недавнее время энтомологами С. А. Князевым (Омск) и П. Ю. Горбуновым (Екатеринбург). Определение материала проведено В. Г. Мироновым. Фотографии 1–6, 9, 10 сделаны В. Г. Мироновым, авторство фотографий 7 и 8 принадлежит С. Ф. Меляху. Цветные таблицы скомпонованы С. А. Князевым. Виды перечислены в алфавитном порядке. Текст этикеток приведен в большинстве случаев почти дословно, лишь с небольшими изменениями в соответствии с правилами журнала.

Список принятых сокращений:

ЗИН: Зоологический институт Российской Академии наук, С.-Петербург, Россия;

КПГ: коллекция П. Ю. Горбунова, Екатеринбург, Россия;

КСК: коллекция С. А. Князева, Омск, Россия;

КСМ: коллекция С. Ф. Меляха, Екатеринбург, Россия.

***Eupithecia accurata* Staudinger, 1892 (рис. 1, 1).**

Материал. Central Kazakhstan. 1 ♂, *Karaganda Province*, 70 km N of Balkhash Town, Mt. Konyrkulzha, 700 m, 47°28' N, 74°43' E, 6.V.2017, leg. P. Gorbunov (КСМ). Southwestern Kazakhstan, 1 ♀, Ustyurt Res., cordon Oneri, 42°36' N, 54°08' E, 1247 m, 24–25.IX.2010, leg. P. Gorbunov (КСМ). Южный Казахстан: 1 ♀, хр. Каратау, 10 км С Кентау, 600 м, на свет, 26.V.1994, М. Нестеров (ЗИН); 2 ♂, 5 ♀, Karatau Mt. Range, Besaryk River, 35 km N of Talap, 440 m a. s. l., 43°49' N, 67°41' E, 5.V.2010, leg. P. Gorbunov (ЗИН, КПГ); 5 ♂, 1 ♀, Karatau Mt. Range, Kurkal dry valley, 40 km N of Igilik, 540 m a. s. l., 43°47' N, 68°03' E, 6.V.2010, leg. P. Gorbunov (КСМ, КПГ); 1 ♀, Syrdariya Karatau Mt. Range, 2.5 km SE of Baizhansai, 880 m, 43°08' N, 69°56' E, 15.V.2019, leg. P. Gorbunov (КПГ). Eastern Kazakhstan: 2 ♂, 3 ♀, 43 km SE of Makanchi, Arkaly Mts., Egizkyzyl, 600 m, 46°30' N, 82°23' E, 11.V.2017, leg. P. Gorbunov (КСМ); 2 ♂, 1 ♀, Manrak Mts., 18 km SW of Tugyl Vill., Kusty River, 770 m, 47°38' N, 84°08' E, 15.V.2017, leg. P. Gorbunov (КСМ). Southeastern Kazakhstan, 1 ♂, *Almaty Province*, Altyn-Emel Mt. Range, Sholak Mts., 850 m, 43°55' N, 77°51' E, 20.IV.2018, leg. P. Gorbunov (КПГ);

Примечание. Вид до последнего времени был известен из Туркмении и Узбекистана (Вийдалепп, 1978, 1988; Миронов, 1991; Viidalepp, 1996). Из северного Ирана (провинция Мазендеран) был описан как *Eupithecia subscalptata* Schütze, 1961.

***Eupithecia indigata* (Hübner, 1813) (рис. 1, 2).**

Материал. Eastern Kazakhstan, 1 ♂, Katon-Karagai Distr., Altai Mts., Tarbagatai Mt. Range, Burkhat Pass, h = 2009 m, 49°08'31.51" N, 86°02'29.10" E, at light, 27–28.VI.2018, leg. S. A. Knyazev (ЗИН).

Примечание. Вид был ранее приведен для северных областей Казахстана (Миронов, 1991; Viidalepp, 1996) и впервые отмечен на востоке страны на хр. Тарбагатай, хотя известен с соседних территорий России – из Алтайского края и Республики Алтай (Mironov, 1989; Миронов, 1991, 2017).

***Eupithecia karli* Ratzel et Mironov, 2008 (рис. 1, 3).**

Материал. Southern Kazakhstan, 1 ♂, Karatau Mt. Range, Besaryk River, 35 km N of Talap, 440 m a. s. l., 43°49' N, 67°41' E, 5.V.2010, leg. P. Gorbunov (ЗИН).

Примечание. Вид был описан из Западных Гималаев (Индия, Пакистан) по серии экземпляров, собранных на высотах 3000–3700 м над ур. м. (Mironov et al., 2008a). Нахождение *Eu. karli* на юге Казахстана довольно неожиданно.

***Eupithecia lariciata* (Freyer, 1842) (рис. 1, 4).**

Материал. Eastern Kazakhstan: 3 ♂, 4 ♀, Katon-Karagai Distr., Altai Mts.: Tarbagatai Mt. Range, Burkhat Pass, h = 2009 m, 49°8'31.51" N, 86°2'29.10" E, at light, 27–28.VI.2018, leg. S. A. Knyazev; 3 ♂, 1 ♀, Southern Altai Mt. Range, Kara-Kaba River, h = 1653 m, 49°1'42.96" N, 86°1'4.44" E, at light, 28–29.VI.2018, leg. S. A. Knyazev (ЗИН, КСК).

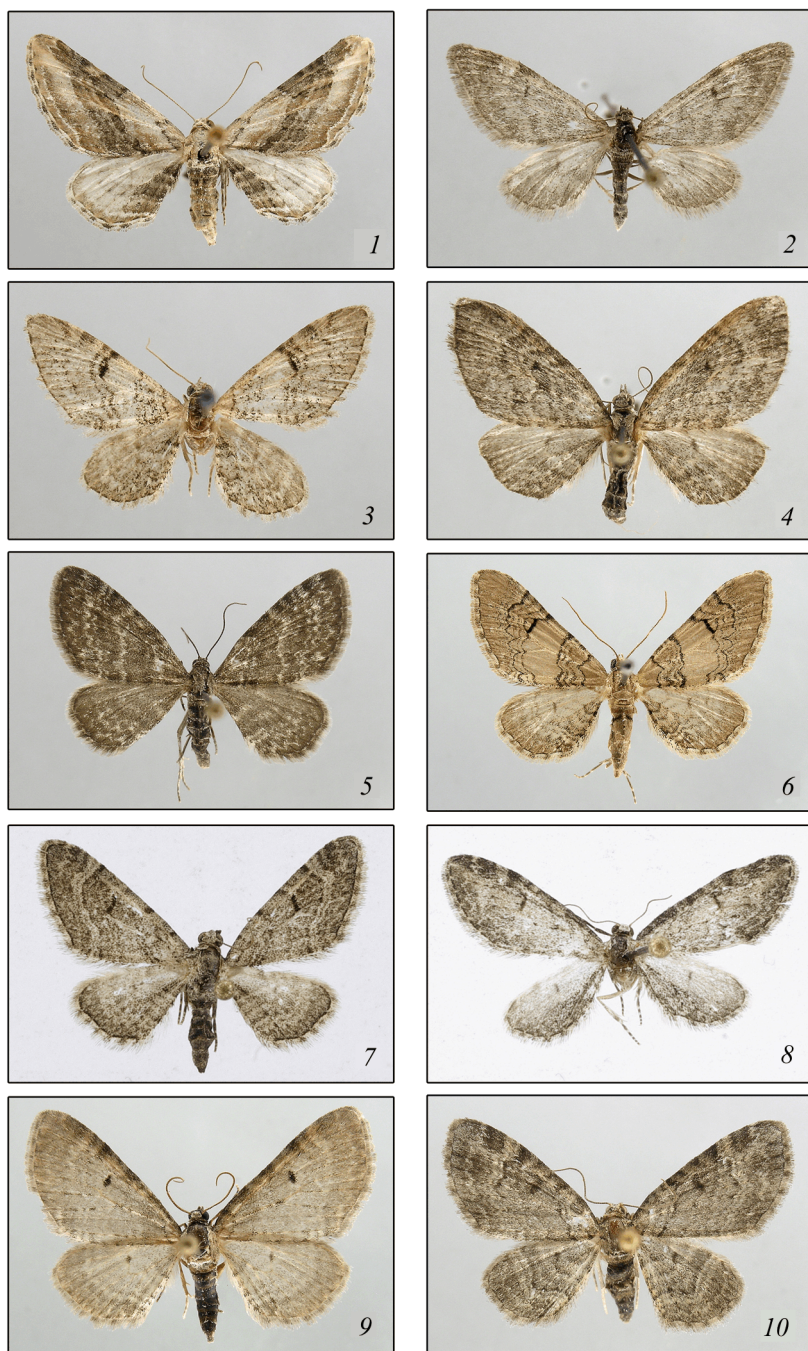


Рис. 1. Новые для фауны Казахстана виды пядениц трибы Eupitheciini.

- 1 – *Eupithecia accurata* Staudinger, 1892; 2 – *Eu. indigata* (Hübner, 1813); 3 – *Eu. karli* Ratzel et Mironov, 2008;
 4 – *Eu. lariciata* (Freyer, 1842); 5 – *Eu. pygmaea* (Hübner, 1799); 6 – *Eu. stigmaticata* Christoph, 1885;
 7 – *Eu. subtilis* Dietze, 1910; 8 – *Eu. usbeca* Viidalepp, [1992]; 9 – *Eu. veratraria* Herrich-Schäffer, 1846;
 10 – *Pasiphila rectangulata* (Linnaeus, 1758).

Примечание. Нередкий вид на Алтае, как и на большей территории Сибири. Отдельные экземпляры из Казахстана отличаются более темной окраской, размытым рисунком и маленькими дискальными пятнами на передних крыльях.

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

Материал. Southern Kazakhstan, 1 ♀, *Almaty Province*, Charyn River gorge, Kurtogai, 1050 m a. s. l., 43°15' N, 78°58' E, 21.VIII.2015, leg. P. Gorbunov (КСМ).

Примечание. Этот широко распространенный в Палеарктике – от Канарских островов на западе до Японии на востоке – вид впервые найден в Казахстане. Единственная самка (гениталии исследованы) из окрестностей Алма-Аты сильно потертая, поэтому мы не приводим здесь ее фотографию.

Eupithecia pygmaea (Hübner, 1799) (рис. 1, 5).

Материал. Eastern Kazakhstan, 1 ♀, Markakol' District, 7 km S of Urunkhaika Vill., 7 km E of Lake Markakol', 47°53'20.41" N, 84°47'16.83" E, h = 1755 m, 29.VI.2018, leg. S. A. Knyazev (ЗИН).

Примечание. Ближайшие находки известны из России (Алтайский край и Республика Алтай) и Монголии (Mironov, 1989; Миронов, 1990; Viidalepp, 1996).

Eupithecia stigmaticata Christoph, 1885 (рис. 1, 6).

Материал. Southwestern Kazakhstan, 1 ♂, Ustyurt Nature Reserve, Karynzhyryk Sands, Saksorka, 42°42' N, 54°06' E, 7.V.2010, leg. V. Zurilina (КПП). Southern Kazakhstan: 2 ♀, Aksu-Zhabagly Reserve, 5 km ESE of Zhabagly Vill., «Ruslan» tourist house, 42°24' N, 70°32' E, 21.V.2016, leg. P. Gorbunov (КСМ); 1 ♂, 1 ♀, Syrdariya Karatau Mt. Range, 2.5 km SE of Baizhansai, 880 m, 43°08' N, 69°56' E, 15.V.2019, leg. P. Gorbunov (КПП).

Примечание. Типовая серия в коллекции ЗИН не обнаружена. Вид известен из Туркмении и Узбекистана (Фалькович, 1986; Вийдалепп, 1988).

Eupithecia subtilis Dietze, 1910 (рис. 1, 7).

Материал. Southern Kazakhstan: 3 ♂, 5 ♀, Syrdariya Karatau Mt. Range, 10 km WSW of Abai, 1130 m, 43°47' N, 68°45' E, 21.VII.2017, leg. P. Gorbunov (КСМ); 1 ♀, as above, but 13.VII.2019, leg. P. Gorbunov (КПП); 1 ♂, Syrdariya River valley, 12 km N of Tortogai Vill., saxaul desert, 140 m, 44°33' N, 66°16' E, 29.IV.2018, leg. P. Gorbunov (КСМ).

Примечание. Вид был описан из северного Ирана (Шахкух). Встречается также в Узбекистане, Киргизии, Таджикистане, Афганистане и Пакистане (Mironov et al., 2008b). У экземпляров из Южного Казахстана исследованы гениталии.

Eupithecia usbeca Viidalepp, [1992] (рис. 1, 8).

Материал. Southern Kazakhstan, 1 ♂, Syrdariya River valley, 12 km N of Tortogai Vill., saxaul desert, 140 m, 44°33' N, 66°16' E, 29.IV.2018, leg. P. Gorbunov (КСМ); 1 ♀, 17 km E of Kyzyl-Orda City, sands, 140 m a. s. l., 44°47' N, 65°44' E, 10.V.2019, leg. P. Gorbunov (КПП).

Примечание. Вид описан из Репетека (Туркмения). Голотип (самка) хранится в коллекции ЗИН. Экземпляры из Южного Казахстана определены по признакам строения гениталий.

Eupithecia veratraria Herrich-Schäffer, 1846 (рис. 1, 9).

Материал. Eastern Kazakhstan, 13 экз., Markakol' District, 7 km S of Urunkhaika Vill., 7 km E of Lake Markakol', 47°53'20.41" N, 84°47'16.83" E, at light, 29–30.VI.2018, leg. S. A. Knyazev (ЗИН; КСК).

Примечание. Ближайшее местонахождение известно на Алтае (Mironov, 1989; Миронов, 1991, 2017; Viidalepp, 1996). В Восточном Казахстане вид собран в окрестностях озера, где в массе произрастает чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), кормовое растение гусениц.

Pasiphila rectangulata (Linnaeus, 1758) (рис. 1, 10).

Материал. Northeastern Kazakhstan, 1 ♀, Pavlodar Region, 1 km N of Sherbakty Vill., pine forest, 52°24'17.90" N, 78°18'13.41" E, at light, 25–26.VI.2018, leg. S. A. Knyazev (ЗИН).

Примечание. Ранее был известен с Южного Урала и из прилегающих к Казахстану районов Западной Сибири и Алтайского края (Миронов, 1990, 2017; Viidalepp, 1996; Кныазев, 2020). Близкий вид *Pasiphila chloerata* (Mabille, 1870), приведенный в роде *Chloroclystis*, был указан для Южного Казахстана с хр. Заилийский Алагау (Вийдалепп, 1988; Viidalepp, 1996).

БЛАГОДАРНОСТИ

Второй автор благодарен В. В. Ивонину (Новосибирск), С. В. Титову (Павлодар, Казахстан), А. У. Габдуллиной (с. Катон-Карагай, Казахстан) за всестороннюю помощь при организации экспедиции в Казахстан в 2018 г. Третий автор благодарен С. Ф. Меляху (Екатеринбург) за большую помощь в препарировании и подготовке собранного материала для определения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вийдалепп Я. Р. 1978. Список пядениц (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. III. Энтомологическое обозрение **57** (4): 752–761.
- Вийдалепп Я. Р. 1988. Фауна пядениц гор Средней Азии. М.: Наука, 240 с.
- Кенжеханов Т. М. 1981. Фауна пядениц (Geometridae) Северного Казахстана и ее экологическо-зоогеографический анализ. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Баку: АН АзССР, Институт зоологии, 21 с.
- Кенжеханов Т. М. 1989а. Кормовые связи пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Северного Казахстана. Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата. Деп. в ВИНТИ 5 мая 1989 г. № 4972-В89.
- Кенжеханов Т. М. 1989б. Сезонная динамика лета пядениц. Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата. Депонирована в ВИНТИ 5 мая 1989 г. № 4973-В89.
- Князев С. А. 2015. Список чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Северного Казахстана. Амурский зоологический журнал **7** (4): 325–331.
- Князев С. А., Зубань И. А. 2019. Список чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Северного Казахстана. Часть 3. Acta Biologica Sibirica **5** (1): 133–140. doi: 10.14258/abs.v5.i1.5348
- Кузнецов В. И., Мартынова Е. Ф. 1954. Список чешуекрылых района среднего течения р. Урала. Труды Зоологического института АН СССР **16**: 321–350.
- Миронов В. Г. 1990. Систематический каталог пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. I. Энтомологическое обозрение **69** (3): 656–669.

- Миронов В. Г. 1991. Систематический каталог пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. II. Энтомологическое обозрение **70** (1): 157–167.
- Миронов В. Г. 2017. Систематический каталог пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) фауны России. СПб.: Зоологический институт РАН, 159 с.
- Фалькович М. И. 1986. Чешуекрылые (Lepidoptera) останцовых гор Кульджуктау и подгорной равнины (юго-западный Кызылкум). В кн.: Фауна чешуекрылых СССР. Л.: Наука, Ленинградское отделение, с. 131–186. (Труды Всесоюзного энтомологического общества, т. 67).
- Kaila L., Viidalepp J., Mikkola K., Mironov V. 1996. Geometridae (Lepidoptera) from the Tian-Shan Mountains in Kazakhstan and Kyrgyzstan, with descriptions of three new species and one new subspecies. Acta Zoologica Fennica **200**: 57–82.
- Knyazev S. A. 2020. Catalogue of Lepidoptera of Omsk Oblast (Russia). Macrolepidoptera. Families: Hepialidae, Brachodidae, Cossidae, Sesiidae, Limacodidae, Zygaenidae, Thyrididae, Drepanidae, Uraniidae, Geometridae, Lasiocampidae, Lemoniidae, Endromidae, Saturniidae, Sphingidae, Notodontidae, Lymantriidae, Arctiidae, Syntomidae, Erebididae, Nolidae, Noctuidae, Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Nymphalidae, Satyridae. Acta Biologica Sibirica **6**: 139–226. doi: 10.3897/abs.6.e53005
- Mironov V. G. 1989. *Eupithecia* (Lepidoptera, Geometridae) from Southern Siberia, with description of a new species. Annales Entomologici Fennici **55**: 145–152.
- Mironov V. G., Galsworthy A. C., Ratzel U. 2008a. A survey of the *Eupithecia* fauna (Lepidoptera, Geometridae) of the Western Himalayas: Part I. Transactions of the Lepidopterological Society of Japan **59** (1): 55–77.
- Mironov V. G., Galsworthy A. C., Ratzel U. 2008b. A survey of the *Eupithecia* fauna (Lepidoptera, Geometridae) of the Western Himalayas: Part III. Transactions of the Lepidopterological Society of Japan **59** (3): 201–224.
- Viidalepp J. 1996. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the Former U.S.S.R. Stenstrup: Apollo Books, 111 p.

NEW SPECIES OF GEOMETRID MOTHS OF THE TRIBE EUPITHECIINI (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE) FOR THE FAUNA OF KAZAKHSTAN

V. G. Mironov, S. A. Knyazev, P. Yu. Gorbunov

Key words: Lepidoptera, Geometridae, Eupitheciini, Kazakhstan, faunistics.

SUMMARY

Data on 10 species of geometrid moths of the tribe Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) new to the fauna of Kazakhstan and one species *Eupithecia indigata* (Hübner, 1813) new to the eastern provinces of the republic are reported.

УДК ????

**НОВЫЕ СЕМЕЙСТВО, РОД И ВИД ПРИМИТИВНЫХ ЭМБИЙ
ИЗ ТРИАСА КИРГИЗИИ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ
ОТРЯДА ЕМБИОПТЕРА**

© 2021 г. А. В. Горохов

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

Поступила 01.07.2021 г.
После доработки 02.08.2021 г.
Принята к публикации 02.08.2021 г.

Из триаса Киргизии описаны новое семейство, род и вид примитивных эмбий: *Rasnalexiiidae* **fam. n.**, *Rasnalexia rasnitsyni* **gen. et sp. n.** Рассмотрен новый вариант высшей классификации отряда Embioptera, в котором предложено пока не выделять подотряды, а все более или менее достоверные современные и ископаемые семейства распределить по двум инфраотрядам и трем надсемействам: инфраотряд Brachyphyllophagidea Rasnitsyn, 2000, **stat. n.** с семействами *Rasnalexiiidae*, *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 (юра) и, возможно, *Gallophasmatidae* Nel et al., 2010 (эоцен); инфраотряд Embiidea Burmeister, 1839 с надсемейством *Alexarasnioidea* Gorochov, 2011, **stat. n.** (= подотряд *Palembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**), содержащим лишь семейство *Alexarasniidae* Gorochov, 2011 (верхняя пермь и триас), и с надсемейством *Embioidea* Burmeister, 1839 (= подотряд *Euembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**), включающим все современные семейства эмбий, а также, вероятно, ископаемые семейства *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 (юра) и *Sorellembiidae* Engel et Grimaldi, 2006 (мел).

Ключевые слова: ископаемые эмбии, систематика, классификация, новые таксоны, триас, Киргизия.

DOI: 10.31857/S0367144521030114

Попытки найти предков современных эмбий среди ископаемых остатков домелового возраста начались еще в начале XX в. – к отряду Embioptera или к его ближайшим предкам разными авторами были отнесены несомненные или возможные представители следующих валидных или синонимичных палеозойских семейств: *Hadentomidae* Handlirsch, 1906; *Palaeomanteidae* Handlirsch, 1906; *Lemmatophoridae* Sellards, 1909; *Probnidae* Sellards, 1909; *Megagnathidae* Tillyard, 1918; *Protembaliidae* Tillyard, 1937; *Permembaliidae* Tillyard, 1937; *Tillyardembaliidae* Zalesky, 1938; *Sheimiidae* Martynova, 1958. Однако все они были переведены в другие отряды последующими авторами [краткий обзор литературы по этому вопросу дан Щербаковым (Shcherbakov, 2015)]. Юрские семейства *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 и *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 были также включены в Embioptera, а затем удалены из этого отряда без отне-

сения их к какому-либо иному отряду (Engel et al., 2011; Shcherbakov, 2015). Но, возможно, оба последних семейства были удалены из Embioptera ошибочно (см. раздел о классификации Embioptera ниже).

Новый этап поисков древних эмбий начался с описания сем. Alexarasniidae Gorochov, 2011, обнаруженного в богатом верхнепермском местонахождении ископаемых насекомых «Исады» (Вологодская обл. России). Горохов (Gorochov, 2011) описал его как загадочное семейство, принадлежащее к инфраклассу Polyneoptera, но не включенное ни в один из известных отрядов этого инфракласса (рис. 1, 1). Позднее это семейство было включено в состав отряда эмбий и пополнено новыми родами из верхней перми и триаса (Shcherbakov, 2015); кроме того, в той же статье для сем. Alexarasniidae был установлен особый подотряд, а все остальные эмбии оказались в составе второго подотряда. Автор данной публикации нашел весомые аргументы для включения Alexarasniidae в отряд эмбий, но обоснованность установления вышеупомянутых подотрядов выглядит недостаточной (см. раздел о классификации Embioptera ниже). Принадлежность Alexarasniidae к эмбиям была поддержана также Аристовым (2017), который включил в это семейство несколько новых видов из перми и триаса. Однако авторы двух последних статей (Shcherbakov, 2015; Аристов, 2017) предложили в них разных возможных предков для отряда эмбий: первый из них указал на Atactophlebiidae Martynov, 1930 из перми или на какое-то близкородственное семейство, которые он относит к сборной группе Protorthoptera; второй же написал, что эмбии произошли от пермо-триасового сем. Mesorthopteridae Tillyard, 1916, помещаемого им в отряд Eoblattida.

Более того, не исключено, что многие палеозойские формы, в том числе принадлежащие к некоторым из вышеперечисленных семейств, в действительности могут оказаться примитивными эмбиями, еще не приобретшими основных морфологических признаков, характерных для современных специализированных представителей Embioptera. Поводом задуматься над этой проблемой послужила находка отпечатка небольшого крыла среди необработанного материала Палеонтологического института РАН (ПИН) из богатейшего триасового лагерштетта «Мадыген» в Киргизии (рис. 1, 3). Это крыло помогает связать Brachyphyllophagidae с Alexarasniidae, предложить новый вариант деления отряда эмбий на таксоны высоких рангов и высказать ряд предположений о систематическом положении некоторых недавно описанных загадочных таксонов Polyneoptera.

Сем. **RASNALEXIIDAE** Gorochov, fam. n.

Типовой род – *Rasnalexia* gen. n., название женского рода.

Надкрылье удлиненное, более или менее перепончатое и со следующими особенностями жилкования (рис. 1, 3): ствол Sc тонкий, значительно не достигает вершины RA; костальное и субкостальное поля узкие, с редкими ветвями лишь в основании первого поля, лишенного поперечного жилкования, и с редуцированным жилкованием второго поля; RA заметно утолщенная, почти прямая, без заметных ветвей, заканчивается недалеко от вершины надкрылья; RS ответвляется в средней трети надкрылья, с несколькими заметными ветвями; интеррадиальное поле слегка расширенное; MA одиночная, заканчивается недалеко от вершины надкрылья; MP + CuA1 с несколькими ветвями, но проксимальный участок MP не сохранился (вероятно, уподоблен поперечной жилке); CuP довольно длинная (заканчивается позади середины надкрылья), слабо

S-образная, утолщенная, без ветвей; 1A тонкая, частично редуцированная; поперечное жилкование умеренно редкое, но более густое, чем у современных эмбий; продольные углубления (бороздки) на мембранах между продольными жилками незаметны. Остальные части тела неизвестны.

С о с т а в. Только типовой род.

С р а в н е н и е. Новое семейство по строению Sc надкрылья и ближайших (костального и субкостального) полей вокруг этой жилки, а также по длине ствола MP + CuA1, достигающего дистальной трети надкрылья, сходно с Alexarasniidae и Brachyphyllophagidae. От первого из них оно хорошо отличается надкрыльем с немного более широкими костальным и субкостальным полями и проксимальной частью интеррадиального поля, с расположением основания RS в средней (но не в проксимальной) трети надкрылья, с наличием более чем двух ветвей на этой жилке, с одиночной MA и с более длинной и слегка S-образной CuP, но без явных продольных бороздок (углублений) между продольными жилками (ср. рис. 1, 1 и 1, 3), а от Brachyphyllophagidae – надкрыльями с менее узкими костальным и субкостальным полями, с менее чем пятью ветвями на Sc, с не одноветвистой MP + CuA1 и с менее прямой CuP (ср. рис. 1, 3 и 1, 4). От всех других известных представителей Embioptera новое семейство отличается теми же признаками, что и от Alexarasniidae (кроме легкого изгиба CuP надкрылья, который может быть выражен также у некоторых современных форм; рис. 1, 2), но также отсутствием в надкрылье длинного анастомоза суббазальных участков RS и MA1, более многочисленными ветвями MP + CuA1, отсутствием слияний M + CuA с проксимальной или средней частями CuP (ср. рис. 1, 2 и 1, 3), а также более частыми поперечными жилками (по крайней мере в некоторых местах; рис. 1, 3). От многочисленных палеозойских и триасово-юрских форм с более или менее сходным жилкованием, включаемых в разные семейства и относимых разными авторами к нескольким сборным (или возможно сборным) ископаемым отрядам (Protorthoptera, Paraplecoptera, Protoblattodea, Eoblattida, Snemidolestida, Grylloblattida и др.), Rasnalexiiidae отличаются главным образом строением костального и субкостального полей надкрылья, которые у них уже и почти лишены ветвей и поперечных жилок; если же некоторые из таких форм имеют сходное с Rasnalexiiidae строение области Sc в надкрылье, то у них либо в целом жилкование надкрылья намного более густое (Atactophlebiidae; Protembaliidae; Mesorthopteridae; Megakhosaridae Sharov, 1961; Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976; Gorochoviidae Storozhenko, 1994), либо RS в надкрылье с 1 или 2 ветвями, либо MA надкрылья с 2 или бóльшим числом ветвей (Lemmatophoridae; Permembaliidae; Sheimiidae; Oecanthoperlidae Storozhenko, 1992; Neleidae Anzorge, 1996), либо поля между MA и CuP в надкрылье значительно более широкие (*Dorniella primitiva* Storozhenko, 1992, помещенный автором в Blattogryllidae, но, вероятно, к этим семейству и роду отношения не имеющий).

З а м е ч а н и я. Принадлежность Rasnalexiiidae к Embioptera несколько проблематична, что, впрочем, можно сказать почти обо всех многочисленных группах палеозойско-мезозойских мелких насекомых, скорее всего, принадлежащих к Polyneoptera и лишенных немногочисленных морфологических специализаций, которые присущи современным представителям отрядов и сохраняются на ископаемых отпечатках. Для современных эмбий характерны следующие морфоспециализации, которые могут быть обнаружены у ископаемых форм:

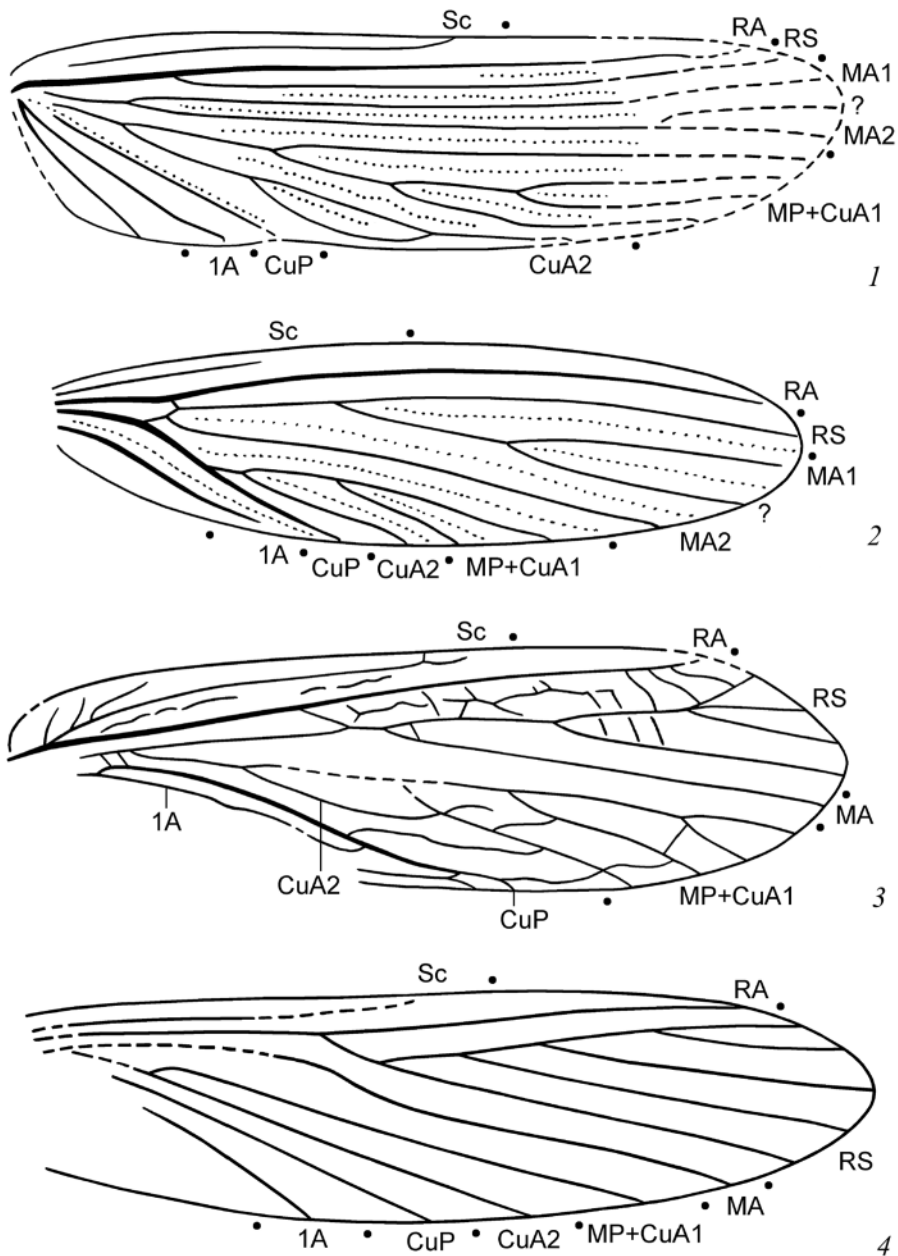


Рис. 1. Embioptera. Жилкование надкрылий: (1, 2, 4) схематично, т. е. без большинства поперечных жилок; (3) со всеми жилками, видимыми на отпечатке.

1 – *Alexarasnia rossica* Gor. (Alexarasniidae), голотип, верхняя пермь России; 2 – *Clothoda* sp. (Clothodidae), современный вид из Перу; 3 – *Rasnalexia rasnitsyni* gen. et sp. n. (Rasnalexiiidae fam. n.), голотип, средний триас Киргизии; 4 – *Brachyphyllophagus phasma* Rasn. (Brachyphyllophagidae), голотип, верхняя юра Казахстана. Продольные углубления или бороздки между продольными жилками, если они присутствуют, показаны рядами точек.

1) частичная редукция Sc в надкрыльях, полное или почти полное исчезновение ветвей и поперечных жилок в их костальном и субкостальном полях, а также значительное сужение этих полей [такие особенности присутствуют у *Rasnalexidae*, *Alexarasniidae* и *Brachyphyllophagidae*, но они не уникальны для эмбий и могут независимо возникать у других полинеоптер];

2) наличие крепкого склеротизованного моста, отчетливо связывающего боковые части эпикраниума одну с другой позади основания лабиума и слитого с эпикраниумом [этот признак уникален среди современных *Polynoptera* и известен у юрских *Brachyphyllophagidae* (Расницын, Красилов, 2000), но у других сходных с *Embiodoptera* домеловых форм тела либо неизвестны, либо недостаточно сохранились, либо плохо изучены];

3) способность крыльев становиться очень мягкими (легко сворачиваемыми и скручиваемыми) за счет оттока гемолимфы в нормальном состоянии (т. е. не в полете), что позволяет насекомому быстро перемещаться даже задним ходом в узких галереях с шелковинными стенками без повреждения крыльев, причем в таком состоянии крылья становятся несколько сморщенными и между их продольными жилками появляются заметные продольные углубления или бороздки, видимые и на ископаемых отпечатках [эти бороздки обнаружены у современных эмбий и у *Alexarasniidae* (рис. 1, 1, 2; 2, 2), но отсутствуют у *Rasnalexidae* (рис. 1, 3) и *Brachyphyllophagidae* (рис. 1, 4), а также не отмечены у других сходных пермо-триасовых форм];

4) параллелизация жилкования, особенно в надкрыльях, выраженная в уменьшении числа ветвей RS и смещении основания этой жилки в проксимальную часть крыла, также может быть возможной специализацией к такому образу жизни, так как предполагает лучшую защиту их от повреждений в узких ходах [такая модификация RS развита у многих современных эмбий и *Alexarasniidae* (но не у *Rasnalexidae* и *Brachyphyllophagidae*), причем она не уникальна и может встречаться у других ископаемых форм];

5) развитие специальных гемолимфальных синусов в крыльях, которые обеспечивают жесткость (упругость) крыльев в полете за счет нагнетания в них гемолимфы [у современных эмбий в надкрыльях такие синусы располагаются главным образом в заметно утолщенных стволах RA и CuP (рис. 1, 2), а также в менее утолщенных стволах Sc и 1A (Ross, 2000), но у *Alexarasniidae* и *Rasnalexidae* хорошо заметны только утолщение RA (рис. 1, 1; 2, 2) или утолщения RA и CuP (рис. 1, 3; 2, 1) соответственно, а у *Brachyphyllophagidae* жилкование надкрылий сохранилось недостаточно и такие утолщения неясны (рис. 1, 4)];

6) исчезновение складывающейся (подворачивающейся) в покое анальной лопасти заднего крыла [вероятно, это также следствие вышеназванного образа жизни в паутиных ходах, при котором полет становится лишь очень кратковременным явлением; подробнее об этом процессе написано Гороховым (2004)].

Таким образом, из выделенных здесь шести основных морфоспециализаций современных эмбий, которые могут быть найдены на ископаемых отпечатках, две (1-я и 2-я) свойственны (или вероятно свойственны) также *Alexarasniidae*, *Brachyphyllophagidae* и *Rasnalexidae*, одна (5-я) частично развита у *Alexarasniidae* и *Rasnalexidae*, и еще три (3-я, 4-я и 6-я) присущи лишь *Alexarasniidae*, но они, возможно, связаны с характерным для современных эмбий образом жизни в паутиных ходах. В связи с этим возник

кает вопрос: такой образ жизни был характерен для отряда эмбий с самого начала его ответвления от какого-то предкового отряда или он сформировался позднее? Если допустить первое, то Brachyphyllophagidae и Rasnalexiiidae, видимо, придется оставить за пределами Embioptera в одном из сборных отрядов, которых было уже создано множество и которые нужно шаг за шагом расформировывать. Однако следует учесть и то, что по молекулярным данным эмбий чаще всего сближают с палочниками (Whiting et al., 1997; Wheeler et al., 2001; Whiting, 2002; Terry, Whiting, 2005; Kjer et al., 2006; Ishiwata et al., 2011; Miller et al., 2012), а между этими отрядами (даже если учесть палеозойских палочников) имеются большие морфологические различия, предполагающие длительную независимую эволюцию и, следовательно, наличие многочисленных вымерших промежуточных форм, у которых могла сохраниться складывающаяся анальная лопасть заднего крыла (как в отряде Dictyoptera: у примитивных представителей подотряда термитов эта лопасть маленькая, у продвинутых термитов – полностью утраченная, а у их предков из подотряда Blattina эта лопасть была хорошо развита) и еще не сформировались перечисленные выше адаптации к жизни в паутиных ходах; т. е., образ жизни этих промежуточных форм мог быть менее специализированным, а у некоторых из их возможных потомков (Brachyphyllophagidae) он мог стать даже отчасти палочникоподобным.

Род RASNALEXIA Gorochov, gen. n.

Типовой вид – *Rasnalexia rasnitsyni* sp. n.

Надкрылье (рис. 1, 3) небольшое (см. промеры в описании вида), с вершиной Sc заходящей за середину надкрылья, с проксимальной частью RS и средней третью MA слитыми одна с другой на небольшом участке, и с ветвями RS, ответвляющимися в дистальной половине этого ствола.

С о с т а в. Только типовой вид.

Э т и м о л о г и я. Родовое название представляет собой анаграмму названия рода *Alexarasnia*.

Rasnalexia rasnitsyni Gorochov, sp. n. (рис. 1, 3; 2, 1).

Голотип (ПИН), № 2240/4189, позитивный отпечаток почти целого надкрылья; **Киргизия, Ошская обл.**, местонахождение Джайлоучо (урочище Мадыген); средний триас, мадыгенская свита; сборы палеоэнтомологической экспедиции 1963–1964 гг. Паратипы и другие отпечатки этого вида отсутствуют.

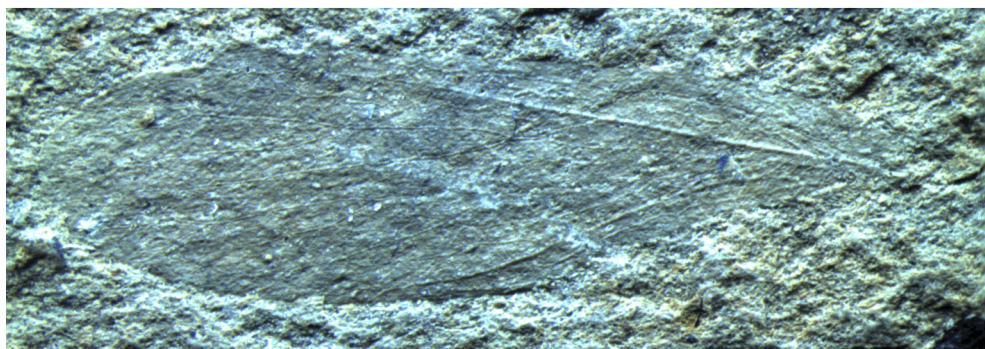
Надкрылье с 3 слабо выраженными ветвями в основании Sc, 4 ветвями RS, 4 ветвями MP + CuA1 и одноветвистой CuA2, которая не достигает анального края надкрылья, но образует петлю, замыкающуюся на передней ветви MP + CuA1.

Промеры. Длина надкрылья 11.3 мм.

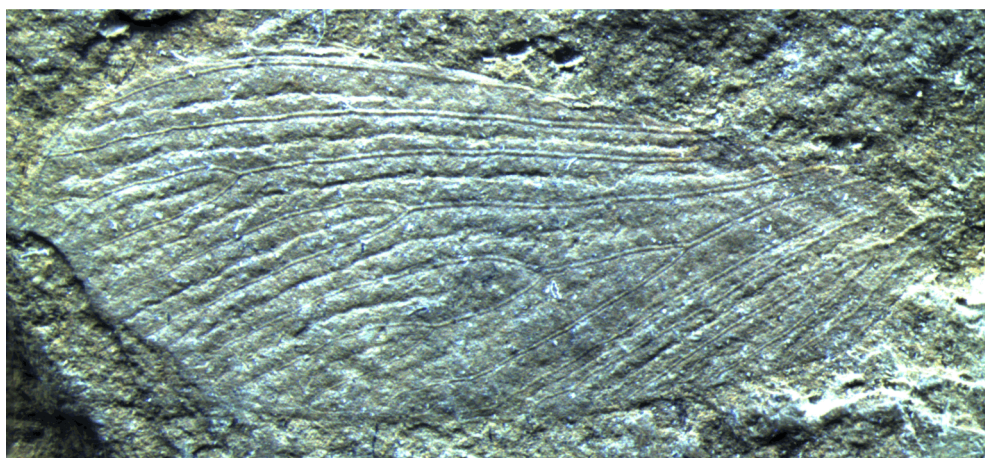
Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь крупнейшего современного палеоэнтомолога А. П. Расницына в связи с его восьмидесятипятилетием в 2021 г.

КРАТКАЯ ДИСКУССИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ ОТРЯДА EMBIOPTERA

Среди ортоптероидных насекомых (инфракласс Polyneoptera) есть отряды, включающие современных представителей нескольких древних ветвей, обособившихся одна



1



2

Рис. 2. Embioptera. Фотографии отпечатков надкрылий.

- 1 – *Rasnalexia rasnitsyni* gen. et sp. n. (Rasnalexiiidae fam. n.), голотип, средний триас Киргизии;
2 – *Nestorembia* sp. (Alexarasniidae) из этого же триасового местонахождения (ПИН № 2555/1873).
Масштабная линейка – 5 мм.

от другой в триасе или еще раньше (Orthoptera) и приобретших серьезные морфологические отличия в течение длительного независимого эволюционирования, но есть и такие отряды, которые представлены в современной фауне лишь одной голофилетической группой, распадение которой на высшие таксоны происходило значительно позже – во второй половине мезозоя и позднее (Phasmatoptera, Embioptera и, возможно, Dermaptera). Различия между такими высшими таксонами незначительны по сравнению с более длительно эволюционировавшими подотрядами и инфраотрядами Orthoptera. Однако систематики, часто не обращая внимания на другие отряды, не сравнивая высшие таксоны в этих отрядах по уровню морфологических отличий, не принимая в расчет ископаемые формы и, видимо, всерьез не задумываясь об эволюции Polyneoptera, делят такие довольно близко родственные группы на все имеющиеся в арсенале систематики ранги высших таксонов (подотряды и инфраотряды). В итоге получаются совершенно не сбалансированные по рангам высших таксонов классифи-

кации для разных отрядов (информацию о разных точках зрения на высшую классификацию некоторых из этих отрядов можно найти на следующих сайтах: Cigliano et al., 2021; Maehr et al., 2021). При этом для многих древних ископаемых групп, существенно отличающихся от их современных потомков, приходится создавать высшие таксоны того же ранга, что и для поздних и намного более близких подгрупп. Так, все семейства современных эмбий вместе взятые по уровню своего морфологического разнообразия не превышают такие древние группы Orthoptera, как инфраотряды Gryllidea, Tettigoniidea, Tridactylidea и Acrididea, а сами эти семейства большей частью соответствуют подсемействам последних. Но даже если принять их или часть из них как семейства, что теперь уже традиционно, то более высокие таксономические ранги для них лучше не использовать, а объединить их всех в одно надсемейство Embioidea, к которому целесообразно отнести также некоторых позднемезозойских ископаемых.

Сходные размышления заставляют меня пересмотреть также классификацию Щербачова (Shcherbakov, 2015), в которой довольно близкое к Embioidea сем. Alexarasniidae повышено в ранге до подотряда, а для более примитивных форм Embioptera, которые должны будут со временем закрыть большой пробел в наших знаниях по эволюции этого отряда от общих предков с палочниками или другими полинеоптерами до Alexarasniidae, более высоких таксонов не оставлено. Поэтому я предлагаю здесь оставить выделение второго подотряда Embioptera для этих примитивных групп и их возможных специализированных (но вымерших) потомков, а остальных представителей, более или менее проблематично относимых нами к этому отряду, разделить лишь на инфраотряды и надсемейства.

Новая классификация отряда Embioptera

Инфраотряд BRACHYPHYLLOPHAGIDEA Rasnitsyn, 2000, stat. n.

Этот инфраотряд включает одно или два семейства: Brachyphyllophagidae Rasnitsyn, 2000 из верхней юры и, возможно, описываемое здесь Rasnalexiidae fam. n. из триаса. Диагностические признаки этого инфраотряда следующие: надкрылье с RS, отвечающей в средней трети надкрылья и снабженной не менее чем 3 ветвями, и с одиночной MA; задние крылья, вероятно, со складывающейся анальной лопастью, характерной для большинства Polyneoptera (такое строение задних крыльев отмечено у Brachyphyllophagidae, но задние крылья у Rasnalexiidae неизвестны). Следует отметить также, что Rasnalexiidae представляют такой тип жилкования надкрылий, из которого может быть выведено жилкование надкрылий Brachyphyllophagidae (сужение коостального и субкоостального полей, увеличение числа ветвей RS, уменьшение числа ветвей MP + CuA1 и, возможно, редукция гемолимфальных синусов). Однако прямое выведение одного семейства из другого кажется преждевременным, хотя бы до обнаружения остатков тел и задних крыльев Rasnalexiidae, и, кроме того, различия между этими семействами достаточно значительны и даже предполагают надсемейственный статус, но об этом можно будет судить более обоснованно лишь после новых находок.

Кроме того, к инфраотряду Brachyphyllophagidea может оказаться близким сем. Gallophasmatidae Nel, Delfosse, Robillard et Petrulevicius, 2010 из эоценового янтаря Франции (Nel et al., 2010), отнесенное его авторами к палочникам, но явно к этому отряду не относящееся, поскольку жилкование его полностью развитых надкрылий несколько напоминает таковое Brachyphyllophagidae и Rasnalexiidae, но никак не жил-

кование ископаемых палочников (современные палочники имеют надкрылья укороченные или редуцированные, либо они совсем бескрылы), а его церки отчетливо членистые (что совсем не характерно для Phasmoptera). К сожалению, строение нижней части эпикраниума Gallophasmatidae не описано, хотя, судя по фотографиям, жесткий мост, связывающий нижние эпикраниальные части позади лабиума, вероятно, можно было бы попытаться разглядеть. Что касается наличия яйцеклада у Gallophasmatidae, то его наличие не может быть препятствием для отнесения этого семейства к Brachyphyllophagidea, поскольку у обоих других семейств этого инфраотряда вершина брюшка неизвестна, а для одной из недостаточно понятных юрских форм, отнесенной к Embioptera, короткий яйцеклад указывался (Nel et al., 2009).

Инфраотряд EMBIOIDEA Burmeister, 1839

Этот инфраотряд включает два надсемейства, характеризующиеся следующими признаками: надкрылье с одиночной или двуветвистой RS; основание RS расположено в проксимальной части надкрылья; MA надкрылья с двумя длинными ветвями (MA1 и MA2), но короткие дополнительные веточки могут развиваться на одной из этих ветвей или на обеих ветвях у разных экземпляров, возможно, одного и того же вида из триаса (рис. 2, 2); задние крылья без подворачивающейся анальной лопасти (т. е., эта лопасть полностью утрачена).

Надсем. ALEXARASNIIOIDEA Gorochov, 2011, stat. n.

= Palembiodea Shcherbakov, 2015 (как подотряд), syn. n.

Надсемейство включает одно семейство (Alexarasniidae Gorochov, 2011) из верхней перми и триаса и характеризуется отсутствием слияния на некоторой дистанции проксимальных участков RS и MA1 в надкрыльях, крупными размерами области надкрылья, занятой ветвями MP + CuA, а также отсутствием явной утолщенности CuP надкрылья (т. е., значение гемолимфального синуса этой жилки существенно меньше, чем такового RA, и его вероятная редукция – одна из непонятных специализаций Alexarasniidae, возможно, отсутствовавшая у предков этого семейства: рис. 1, 1; 2, 2).

Надсем. EMBIOIDEA Burmeister, 1839

= Euembiodea Shcherbakov, 2015 (как подотряд), syn. n.

Надсемейство, вероятно, включает юрское сем. Sinembiidae Huang et Nel, 2009, меловое сем. Sorellembiidae Engel et Grimaldi, 2006 и все современные семейства, которые были ранее распределены по 3 подотрядам и 4 инфраотрядам (Maehr et al., 2021). Не исключено, что семействами следует считать лишь самые высшие из этих таксонов современных эмбий, а остальные современные семейства более целесообразно считать подсемействами. Надсем. Embioidea sensu Gorochov отличается надкрыльями со слиянием на некоторой дистанции проксимальных участков RS и MA1, слиянием оснований M + CuA с CuP, и небольшими относительными размерами области надкрылья, занятой ветвями MP + CuA, а также наличием явной утолщенности CuP надкрылья (т. е., значение гемолимфального синуса этой жилки у Embioidea и Rasnalexidae почти столь же велико, как и такового RA, и может свидетельствовать о появлении этих двух синусов еще у общих предков рассмотренных здесь инфраотрядов, возможно, до приспособления к жизни в паутиных галереях: см. рис. 1, 2, 3).

На юрском семействе *Sinembiidae* следует остановиться подробнее, поскольку некоторые авторы высказывают сомнение в его принадлежности к *Embioptera* в связи с наличием яйцеклада и полностью развитых крыльев у самки, отсутствием специализаций 1-го членика передних лапок, отсутствием гемолимфального синуса в RA надкрылий и трехчлениковыми церками (Engel et al., 2011). Однако описание этого семейства основано на двух родах (Huang, Nel, 2006), для одного из которых (типового) пол не установлен, передняя лапка и церки не сохранились, а указание на наличие основного гемолимфального синуса в Sc (не в RA) может быть основано на путанице, поскольку эти же авторы пишут, что присутствие субкостального и кубитального синусов – главные синапоморфии отряда эмбий (Huang, Nel, 2006), но остальные специалисты считают одними из главных синапоморфий современных эмбий наличие радиального и кубитального синусов (Ross, 2000, и др.). Более того, вопреки мнению авторов *Sinembiidae*, в надкрыльях этого рода MA, видимо, с двумя главными ветвями (MA1 слита частично с RS, а MA2 свободная, но интерпретирована ими как MP), причем основание MA2 ими не было изображено (плохо заметно на отпечатке?). Таким образом, надкрылья данного рода вполне могут оказаться близкими по строению к остальным группам *Embioidea*, а наличие кубитального синуса в надкрыльях и задние крылья без подворачивающейся анальной лопасти (сходные с надкрыльями) вполне соответствуют тому, что известно в этом же надсемействе. Другое дело – второй род, отнесенный теми же авторами к *Sinembiidae*. Строение его крыльев недостаточно понятно (они полностью развиты, но недостаточно сохранились), короткий яйцеклад присутствует и, кроме того, про церки и базальный членик передних лапок написано, что первые трехчлениковые, а второй вздутый (однако это невозможно рассмотреть на приведенных фотографиях); т. е. последний род может не принадлежать к данному семейству или даже к надсем. *Embioidea*, но он может относиться к какому-либо более примитивному таксону этого отряда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен коллективу Лаборатории членистоногих ПИН за предоставленную возможность изучить коллекции этого учреждения по ортоптероидным насекомым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного исследовательского проекта Российской Федерации № АААА-А19-119082990107-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д. С. 2017. Новые насекомые (Insecta: Eoblattida, Embiida) из перми России и триаса Кыргызстана и происхождение эмбий. Палеонтологический журнал (2): 54–62. <https://doi.org/10.1134/S0031030117020046>
- Горохов А. В. 2004. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского, т. 57, ч. 1, 54 с.
- Расницын А. П., Красилов В. А. 2000. Первое подтверждение филофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Южного Казахстана. Палеонтологический журнал (3): 73–81.
- Cigliano M. M., Braun H., Eades D. C., Otte D. 2021. Orthoptera Species File Online (Version 5.0/5.0). [URL: <http://orthoptera.speciesfile.org>] (дата обращения: 26 июня 2021).
- Engel M. S., Grimaldi D. A., Singh H., Nascimbene P. C. 2011. Webspinners in Early Eocene amber from Western India (Insecta, Embioidea). *ZooKeys* (148): 197–208. <https://doi.org/10.3897/zookeys.148.1712>

- Gorochov A. V. 2011. A new, enigmatic family for new genus and species of Polyneoptera from the Upper Permian of Russia. *ZooKeys* (130): 131–136. <https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1487>
- Huang D.-Y., Nel A. 2009. Oldest web-spinners from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Insecta: Embioidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* **156**: 889–895. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00499.x>
- Ishiwata K., Sasaki G., Ogawa J., Miyata T., Su Z.-H. 2011. Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **58** (2): 169–180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.001>
- Kjer K. M., Carle F. L., Litman J., Ware J. 2006. A molecular phylogeny of Insecta. *Arthropod Systematics and Phylogeny* **64** (1): 35–44.
- Maehr M. D., Hopkins H., Eades D. C. 2021. Embioptera Species File Online (Version 5.0/5.0). [URL: <http://embioptera.speciesfile.org>] (дата обращения: 26 июня 2021).
- Miller K. B., Hayashi Ch., Whiting M. F., Svenson G. J., Edgerly J. S. 2012. The phylogeny and classification of Embioptera (Insecta). *Systematic Entomology* **37**: 550–570. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2012.00628.x>
- Nel A., Delfosse E., Robillard T., Petrulevičius J. 2010. An early winged crown group stick insect from the Early Eocene amber of France (Insecta, Phasmatodea). *Systematic Entomology* **35**: 340–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00515.x>
- Ross E. S. 2000. Contributions to the biosystematics of the insect order Embiidina. Part 1. Origin, relationships and integumental anatomy of the insect order Embiidina. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* **149**: 1–53.
- Shcherbakov D. E. 2015. Permian and Triassic ancestors of web-spinners (Embioidea). *Russian Entomological Journal* **24** (3): 187–200.
- Terry M. D., Whiting M. F. 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* **21** (3): 240–257. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00062.x>
- Wheeler W. C., Whiting M., Wheeler Q. D., Carpenter J. M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* **17**: 113–169.
- Whiting M. F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insects orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta* **31** (1): 3–15.
- Whiting M. F., Carpenter J. C., Wheeler Q. D., Wheeler W. C. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* **46** (1): 1–68.

NEW FAMILY, GENUS AND SPECIES OF THE PRIMITIVE EMBIOPTERA
FROM THE TRIASSIC OF KYRGYZSTAN AND REMARKS
ON THE CLASSIFICATION OF THIS ORDER

A. V. Gorochov

Key words: fossil Embioptera, systematics, classification, new taxa, Triassic, Kyrgyzstan.

SUMMARY

New family, genus and species of the primitive Embioptera (*Rasnalexidae* **fam. n.**, *Rasnalexia rasnitsyni* **gen. et sp. n.**) are described from Triassic of Kyrgyzstan. A new variant of the higher classification of the order Embioptera is considered. This classification should not yet have suborders, and all the more or less reliable recent and fossil families are distributed over two infraorders and three superfamilies: the infraorder Brachyphyllophagidea Rasnitsyn, 2000, **stat. n.** with the families *Rasnalexidae*, *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 (Jurassic) and possibly *Gallophasmatidae* Nel et al., 2010 (Eocene); the infraorder Embiidea Burmeister, 1839 with the superfamily *Alexarasnioidea* Gorochov, 2011, **stat. n.** (= suborder *Palembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**) including only the family *Alexarasniidae* Gorochov, 2011 (Upper Permian and Triassic), and the superfamily *Embioidea* Burmeister, 1839 (=suborder *Euembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**) including all the recent families of Embioptera as well as probably the fossil families *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 (Jurassic) and *Sorellembiidae* Engel et Grimaldi, 2006 (Cretaceous).

УДК 595.772

**ТИПОВЫЕ ЭКЗЕМПЛЯРЫ МУХ-ШАРОВОК (DIPTERA,
ACROCERIDAE) 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 10.08.2021 г.
Поступила после доработки 17.08.2021 г.
Принята к публикации 11.09.2021 г.

Представлен каталог типовых экземпляров видов сем. Acroceridae (Diptera), описанных Л. Ф. Гильдебрандт, Ф. Д. Плеске и Э. П. Нарчук, которые хранятся в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге. Приведены фотографии экземпляров и этикеток голотипов и лектотипа.

Ключевые слова: Diptera, Acroceridae, голотипы, паратипы, лектотипы, паралектотипы, Зоологический институт РАН.

DOI: 10.31857/S0367144521030126

В статье рассмотрены типовые экземпляры двукрылых сем. Acroceridae из коллекции Зоологического института Российской академии наук в С.-Петербурге (ЗИН).

Представители семейства – средней величины или крупные (2.5–20 мм) мухи с крошечной головой и обычно крупным шаровидным брюшком. У некоторых (*Oligoneura* Bigot) тело изогнуто почти под прямым углом. Окраска черная, часто с белым или желтым рисунком на черном фоне. Распространено семейство всесветно, за исключением океанических островов, и насчитывает около 500 видов в 48 родах. В Палеарктике – около 40, в России – 20 видов, в основном из родов *Acrocera* Meigen и *Ogcodes* Latreille (Nartshuk, 1988). Мухи довольно редко встречаются в природе и поэтому немногочисленны в коллекциях. Ископаемые представители семейства известны с верхней юры. Из балтийского янтаря описаны 4 ископаемых рода и 4 вида. Взрослые мухи – нектарофаги с длинным хоботком или не питаются. Личинки – внутренние паразиты пауков (Araneae) из семейств Lycosidae, Theridiidae и Gnaphosidae, развиваются от нескольких месяцев до нескольких лет.

В приводимых ниже списках перечислены все типовые экземпляры видов в коллекции ЗИН. Видовые названия приводятся в алфавитном порядке, далее цитируются

этикетки типовых экземпляров, инвентарные номера и указывается современное название вида.

Фотографии сделаны с помощью камеры Canon EOS 800D с объективом MP-E 65 мм, сшиты и обработаны с помощью программного обеспечения Helicon Focus 6.

Вид, описанный Л. Ф. Гильдебрандт

albofimbriatus Hildebrandt, 1930 : 220 (*Cyrtus*) (рис. 1). Голотип: самка, золотистый кружок, «[провинция] Сы-ч[уань], р[ека] Фубянхо, Шигаец, Шинтян [Шинь-Дянь-Цзы близ Кандина, Китай], 1[.]VIII[.]1893 (Потан[ин])», определительная рукописная этикетка «*Cyrtus albofimbriatus* typ Hild[ebrandt]», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000431. Современное название *Paracyrtus albofimbriatus* (Hildebrandt, 1930) (Schlinger, 1972 : 420). Голотип в хорошем состоянии.

Виды, описанные Ф. Д. Плеске

altaica Pleske, 1930 : 171 (*Acrocera*) (рис. 2). Голотип: самец, золотистый кружок, «Онгудай, Алтай, 10.VII.[18]98 (Березовский)», определительная рукописная этикетка «*Acr[ocera] altaica* Pl[e]sk[e]. Turus», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000432. В первоначальном описании приведена дата (23[.]VII) по новому стилю (Нарчук, 1975 : 512). Голотип в хорошем состоянии.

jacutensis Pleske, 1930 : 165 (*Oncodes*) (рис. 3). Лектотип (Нарчук, 1975 : 517): самка, золотистый кружок, «1/2 в[ерсты] от ст[анции] Угулях, Якутск[ая] обл[асть], поле, 1926 г[од] (Григорьев)», определительная рукописная этикетка «*Onc[odes] jacutensis* Pl[e]sk[e]. Turus», определительная рукописная этикетка «Lectotypus *Ogcodes jacutensis* Pleske, design. Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000435. Современное название *Ogcodes jacutensis* (Pleske, 1930). Паралектотип: самка, «Беле, Телец[кое] оз[еро] Томск[ой] г[убернии] 28[.]VI[.]1909 (Емельянов)». Голотип в хорошем состоянии.

khamensis Pleske, 1930 : 172 (*Acrocera*) (рис. 4). Голотип: самец, золотистый кружок, «Тибет», «с[ело] Санка, р[ека] Дэн-чю, Камь, бас[сейн реки] Голубой, 17.IV.[19]01 (Козлов)», рукописная определительная этикетка «*Acr[ocera] khamensis* Pl[e]sk[e]. turus», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000436. У голотипа повреждены крылья.

mongolica Pleske, 1930 : 169 (*Acrocera*) (рис. 5). Голотип: самец, два золотистых кружка, «Бичиктэ-Мишик-гун [от урочища Бичигт-Улан-Хада до монастыря Мишик-Гун, близ Дэлгэр-Хана, Центральный аймак], Халха, Монг[олия], 1–7.IX.[1]925 (Козлов)», рукописная определительная этикетка «*Acr[ocera] mongolica* Pl[e]sk[e]. turus», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000438. В первоначальном описании даты сбора голотипа и паратипа даны по новому стилю. При описании голотип был выделен, так что обозначение того же экземпляра в качестве лектотипа излишне (Нарчук, 1975 : 512). Паратип: самка, «Челотай-булук [Чулутайн-Булак], (Нюдун), в. Урги [Улан-Батора], [Монголия], 8[.]VIII[.]1897 (Клеменц)». Голотип в хорошем состоянии.



Рис. 1. *Cyrtus albofimbriatus* L. F. Hildebrandt, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 2. *Acrocera altaica* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 3. *Oncodes jacutensis* Pleske, 1930, лектотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 4. *Acrocera khamensis* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 5. *Acrocera mongolica* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.

sordida Pleske, 1930 : 170 (*Acrocera*) (рис. 6). Голотип: самец, золотистый кружок, «77398», «Китай», «Пржевальский», «Алашаньские горы, кон[сц] VI – н[ачало] VII[.]1871», рукописная определительная этикетка «*Acr[ocera] sordida* Pl[е]sk[e], ty[pu]s», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000442. Голотип в хорошем состоянии.



Рис. 6. *Acrocera sordida* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.

transbaicalica Pleske, 1930 : 172 (*Acrocera*) (рис. 7). Голотип: самец, золотистый кружок, «Чита, Забайк[алье], 11–18.VI.[1]912 (Гительман)», рукописная определительная этикетка «*Acr[ocera] transbaicalica* sp. n. Th. Pleske det.» (почерком не Ф. Д. Плеске, а А. А. Штакельберга), «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000445. Голотип в хорошем состоянии.

trifasciata Pleske, 1930 : 169 (*Acrocera*) (рис. 8). Голотип: самка, золотистый кружок, «Шаку [Шахкух], ю[жный] скл[он] Эльбр[Эльбурсский] хр[ебет], 8–10 000', Перс[ия], 26.VI.[1]914 (Кириченко)», рукописная определительная этикетка «*Acr[ocera] trifasciata* Pl[e]sk[e], typus», «Holotypus». Инвентарный номер INS_DIP_0000446. Вершина брюшка у голотипа отсечена, препарат отсутствует.

Виды, описанные Э. П. Нарчук

acroventris Nartshuk, 1982 : 413 (*Ogcodes*) (рис. 9). Голотип: самка, [остров Сахалин], «Ю[жно]-Сахалинск, окр[естности], 19.VII.[1]955 (Виолович)», определительная рукописная этикетка «Holotypus *Ogcodes acroventris* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000430. Часть ног у голотипа отсутствует.

asiaticus Nartshuk, 1975 : 514 (*Ogcodes*) (рис. 10). Описан как подвид *O. zonatus asiaticus* Nartshuk, 1975. Голотип: самец, «Монголия, Гоби-Алт[айский] аймак, 12 км ЮЗ Цогта, 15.VII.[1]970 (Нарчук)», «пр. № 20186», определительная рукописная этикетка «Holotypus *Ogcodes zonatus asiaticus* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000433. Препарат гениталий в глицерине в пробирке с таким же номером хранится в коллекции препаратов отделения двукрылых. Паратипы: 3 самца и 1 самка, там же; 1 самец, «Камень-Рыболов, оз[еро] Ханка Южноус[сурийский край], 27[.].VII.[1]908 (Черский)», под экземпляром подколота микропробирка с препаратом гениталий; 1 самец, «Астрабадь [Горган], Персия [Иран], 2.VI.[1]914 (Кириченко)»; 1 самец, «Астрабадь, Персия, 22.IV.[1]914 (Кириченко)»; 2 самца, «Астрабадь, Персия, 26.IV.[1]914 (Кириченко)», под одним экземпляром подколота микропробирка с препаратом гениталий; 1 самец, «Монголия, м[ежду] Улухемом и пос[елком] Ургайлык, 10–11.VI.[1]914 г[од] (Томашинский)», фактически место сбора расположено в Республике Тува (Тыва) в России; 1 самец, «Монголия, Убсунурский аймак, оз[еро] Убсу-Нур, 50 км В Улангома, 6.VIII.[1]970 (Нарчук)»; 1 самец, «Монголия, Кобд[оский] аймак, родн[ик] Нарийн-Булак, хр[ебет] Их-Хавтгийн-Нуру, 24.VII.[1]970 (Нарчук)», «пр[епарат] № 20183»; 1 самец, «Монголия, Гоби-Алт[айский] аймак, хр[ебет] Адж-Богдо, 40 км ССВ Алтая, 19.VII.[1]970 (Нарчук)», «пр[епарат] № 20181»; 1 самец, «Монголия, Гоби-Алт[айский] аймак, хр[ебет] Адж-Богдо, 40 км ССВ Алтая, 19.VII.[1]970 (Зайцев)», «пр[епарат] № 20184»; 1 самец, [Баян-Хонгорский аймак] «р[ека] Туин-гол, ср[еднее] т[ечение], Халха, Монголия, 28[.].VII.[1]926 (Кириченко)», «пр[епарат] № 20183»; 1 самец, «Монголия, Баян-Хонгор[ский] аймак, 80 км ЗЮЗ Баян-Хонгора, 10.VII.[1]970 (Емельянов)»; 1 самец, «Zavchan-Niederung ca 20 km Žargalan, 47°20' N 95°48' E, 1450 m, 22–24.VI 1964» хранится в Музее естествознания в Берлине (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, Germany). Современное название *Ogcodes asiaticus* Nartshuk (Нарчук, 1982). Голотип в хорошем состоянии.

bucharica Nartshuk, 1982 : 412 (*Acrocera (Acrocerina)*) (рис. 11). Голотип: самка, «Bucharā bor.-осс., Jargak, pr. Chatyrtshy [Яргак близ Хатырчи, Самаркандская обл.],



Рис. 7. *Acrocera transbaicalica* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 8. *Acrocera trifasciata* Pleske, 1930, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 9. *Ogcodes acroventris* Nartshuk, 1982, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 10. *Ogcodes zonatus asiaticus* Nartshuk, 1975, голотип. Фото Н. М. Парамонова.

10.VIII.[1]928 (Zimin)», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Acrocera bucharica* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000434. Современное название *Acrocera bucharica* Nartshuk (Нарчук, 1982). Голотип в хорошем состоянии.

merens Nartshuk, 1975 : 414 (*Ogcodes*) (рис. 12). Голотип: самец, «Симоново, Амур[ская] обл[ась], 75 км W Свободного, 22.VII.[1]959 (Зиновьев)», «асс[оциация] 27. вейниково-осоков[ый] луг», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Ogcodes merens* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000437. Брюшко отсечено, под экземпляром подколота микропробирка с препаратом гениталий. Голотип в хорошем состоянии.

obnubila Nartshuk, 1979 : 425 (*Acrocera*) (рис. 13). Голотип: самец, «Калга, Чит[инская] обл[ась], пойма, по ивам, 14.VII.[19]75 (В. Рихтер)», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Acrocera obnubila* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000439. Паратип: самец, «Козлово, Чит[инская] обл[ась], опушки черноберез[ника], 17.[.]VII.[.]1975 (В. Рихтер)». Голотип в хорошем состоянии.



Рис. 11. *Acrocera (Acrocerina) bucharica* Nartshuk, 1982, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 12. *Ogcodes merens* Nartshuk, 1975, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 13. *Acrocera obnubila* Nartshuk, 1979, голотип. Фото Н. М. Парамонова.

ottuc Nartshuk, 1982 : 415 (*Ogcodes*) (рис. 14). Голотип: самец, [Киргизия] «Оттук, 1630 м, юж[ный] бер[ег] [оз.] Иссык-Куль, 14.[.]VIII.[.]1969 (Нарчук)», «пустынные склоны», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Ogcodes ottuc* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000440. Паратип: самец, там же. Голотип в хорошем состоянии.

pamiricus Nartshuk, 1982 : 414 (*Ogcodes*) (рис. 15). Голотип: самец, [Таджикистан] «к[ишлак] Путуп, д[олина] Пянджа, Ю. Памир, 2600 м, 1.VIII.[.]1964 (Зайцев)», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Ogcodes pamiricus* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000441. Паратип: самец, там же. Голотип в хорошем состоянии.

tadzhicorum Nartshuk, 1982 : 411 (*Asopsebius*) (рис. 16). Голотип: самка, [Таджикистан] «Гафилябад, в[е]рх[овье] р[еки] Лучоб, , 2500 м, [.]1940 (Гуссаковский)», «15.VIII.[.]1940», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Asopsebius tadzhicorum* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000443. Паратипы [Таджикистан]: 1 самка, «Гафилябад, в[е]рх[овье] р[еки] Лучоб, 2500 м, [.]1940 (Гуссаковский)», «23.VIII.[.]1940»; 1 самка, «ур[очище] Квак, 2000 м, 35 км N Сталинаб[ада] [= Душанбе], 17.[.]VIII.[.]1937 (Гуссаковский)»; 1 самка, «у[щелье] Кондара, 1100 м, д[олина] Варзоба, Тадж[икистан], 17.IX.[.]1937 (Гуссаковский)». Голотип в хорошем состоянии.



Рис. 14. *Ogcodes ottuc* Nartshuk, 1982, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 15. *Ogcodes pamiricus* Nartshuk, 1982, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 16. *Asopsebius tadjicorum* Nartshuk, 1982, голотип. Фото Н. М. Парамонова.



Рис. 17. *Acrocera tarsalis* Nartshuk, 1975, голотип. Фото Н. М. Парамонова.

tarsalis Nartshuk, 1975 : 513 (*Acrocera*) (рис. 17). Голотип: самец, «Монголия, Центральный аймак, сев[ерный] скл[он] Богдо-ула близ Улан-Батора, 29.VI.[1]967 (Кержнер)», «преп[арат] № 20190», определительная рукописная этикетка «*Holotypus Acrocera tarsalis* Nartshuk». Инвентарный номер INS_DIP_0000444. Препарат гениталий в глицерине в пробирке с таким же номером хранится в коллекции препаратов отделения двукрылых. В первоначальном описании ошибочно указана дата 27.VI (Нарчук, 1975 : 513). Голотип в хорошем состоянии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН (гостема № АААА-А19-119020690082-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильдебрандт Л. Ф. 1930. Описание нового вида рода *Cyrtus* (Diptera, Acroceridae) из Китая. Ежегодник Зоологического музея Академии наук СССР **31** (2): 219–221.
- Нарчук Э. П. 1975. К фауне мух-шаровок (Acroceridae, Diptera) Монгольской Народной Республики. Насекомые Монголии. Вып. 3. Л.: Наука, с. 511–519.
- Нарчук Э. П. 1979. Новые данные о мухах-шаровках (Diptera, Acroceridae) Монгольской Народной Республики. Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.: Наука, с. 424–427.
- Нарчук Э. П. 1982. Обзор мух-шаровок (Diptera, Acroceridae) фауны СССР с описанием нового рода и новых видов. Энтомологическое обозрение **61** (2): 404–417.
- Nartshuk E. P. 1988. Family Acroceridae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 5. Athericidae–Asilidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 186–196.
- Pleske Th. 1930. Revue des espèces paléarctiques de la famille des Cyrtidae (Diptera). Konowia **9** (2): 156–173.
- Schlinger E. J. 1972. New East Asian and American genera of the “*Cyrtus–Opsebius*” branch of the Acroceridae (Diptera). Pacific Insects **14** (2): 409–428.

TYPE SPECIMENS OF THE BALL FLIES (DIPTERA, ACROCERIDAE)
IN THE COLLECTION OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, ST. PETERSBURG

E. P. Nartshuk, N. M. Paramonov, T. A. Suleymanova

Key words: Diptera, Acroceridae, holotypes, paratypes, lectotype, paralectotype, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.

SUMMARY

A catalogue of types (holotypes, paratypes, and lectotype) of species of the family Acroceridae described by L. F. Hildebrandt, F. D. Pleske and E. P. Nartshuk, stored in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in St. Petersburg, Russia, is presented. Photographs of specimens and labels of the holotypes and lectotype are given.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.768.2 (571.513)

О НАХОДКЕ ДОЛГОНОСИКА *ORCHESTES RUBER* (Т.-М.) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: RHAMPHINI) НА ВЯЗЕ ПРИЗЕМИСТОМ В АБАКАНЕ

© 2021 г. Б. А. Коротяев

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

Поступила в редакцию 10.08.2021 г.

После доработки 15.08.2021 г.

Принята к публикации 15.08.2021 г.

В июле 2021 г. в Абакане на вязе мелколистном *Ulmus pumila* в большом количестве обнаружен листовой минер *Orchestes ruber* (Т.-М.), ранее известный с юга Забайкалья, Дальнего Востока России и из Монголии.

Ключевые слова: Curculionidae, *Orchestes ruber*, *Orchestes steppensis*, листовые минеры, Енисей, Хакасия.

DOI: 10.31857/S0367144521030138

В конце июня – начале июля 2021 г. в пгт. Шушенское Красноярского края обнаружена очень высокая плотность мин долгоносика на листьях вяза мелколистного *Ulmus pumila*, одной из основных (наряду с тополем лавролистным *Populus laurifolia*) озеленительных пород на юге Восточной Сибири. По всей видимости, бóльшая часть их принадлежала *Orchestes steppensis* Кор., распространившемуся вместе с *Ulmus pumila* по Сибири на запад до европейской части России и уже известному из Шушенского и Хакасии (Коротяев, 2016). Несмотря на очень высокий уровень заселенности многих деревьев в Шушенском минами, за почти две недели сборов с деревьев и травянистой растительности под ними были выкошены лишь 3 экз. *O. steppensis*. 20–22 июня из собранных в Шушенском листьев *U. pumila* с минами вышло более 10 личинок мелкого долгоносика, которые были собраны в спирт.

При осмотре деревьев *U. pumila* 10 июля 2021 г. в Абакане, где роль этого дерева в озеленении не уступает его роли в Шушенском, мины на листьях были немногочисленны и повреждения листвы гораздо менее значительны и в центральной части города на старых деревьях незаметны. При кошении же заселенных деревьев вместе с 5 экз. *O. steppensis* было выкошено около 50 экз. *Orchestes ruber* (Т.-М.), ранее из-

вестного лишь с юга Дальнего Востока России и из Монголии (Korotyaev, Sofronova, 2017), а также из Забайкальского края (Legalov, 2020).

Эта находка показывает, что посадки *Ulmus pumila* на юге Сибири играют заметную роль как коридор для обмена фаунами между европейскими и дальневосточными неморальными комплексами обитателями вязов, что уже продемонстрировано находками здесь *O. steppensis* и другого долгоносика, *Magdalis (Aika) margaritae* Barrios, 1984 (Akulov et al., 2014; Korotyaev, Sofronova, 2017).

Orchestes ruber (Ter-Minassian, 1953).

Материал. **Россия.** Хакасия, Абакан, ул. Белоярская у пересечения с ул. Цуканова, 10.VII.2021 (Б. А. Коротяев), 45 экз. (ЗИН).

Было собрано около 100 листьев вяза с минами долгоносиков, но за 10 дней из них не вывелся ни один долгоносик. При вскрытии 18 листьев были найдены только личинные шкурки личинок; ни погибших особей, ни следов заражения паразитоидами не обнаружено. Покровы у большей части собранных особей *Orchestes ruber* не полностью окрашены или даже склеротизованы, по-видимому, сбор был сделан сразу после окончания выплода жуков. В Шушенском из собранных 20–22 июня листьев вяза с минами их в большом количестве покидали в садке личинки, по всей видимости, собранного в этот период *O. steppensis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен Е. А. Шикаловой (Саяно-Шушенский государственный природный биосферный заповедник, пгт. Шушенское, Красноярский край) за приглашение в заповедник для изучения фауны насекомых и В. В. Шуркиной (Хакасский государственный природный заповедник, Абакан) за возможность провести кратковременные сборы насекомых в Абакане, которые принесли очень интересный результат.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Зоологического института РАН (рег. № АААА-А19-119020690101-6) на основе коллекции ЗИН при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-00565).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулов Е. Н., Борисова Е. В., Леголов А. А. 2014. Первая находка *Magdalis margaritae* Barrios, 1984 (Coleoptera, Curculionidae) в Сибири. Евразийский энтомологический журнал **13** (1): 31–32.
- Korotyaev B. A. 2016. New data on the changes in the abundance and distribution of several species of beetles (Coleoptera) in European Russia and the Caucasus. Entomological Review **96** (5): 620–630. doi: 10.1134/S0013873816050080
- Akulov E. N., Borisova H. V., Legalov A. A. 2014. First Record of *Magdalis margaritae* Barrios, 1984 (Coleoptera, Curculionidae) from Siberia, Euroasian Entomological Journal **13** (1) 31–32.
- Korotyaev B. A., Sofronova E. V. 2017. New data on the distribution and host plants of weevils (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Curculionidae) in the south of Baikal Siberia and in Mongolia. Entomological Review **96** (9): 1289–1296. doi: 10.1134/S0013873816090104
- 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

ON A FINDING OF THE WEEVIL *ORCHESTES RUBER* (T.-M.)
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: RHAMPHINI)
ON THE SIBERIAN ELM IN ABAKAN

B. A. Korotyayev

Key words: flea-weevils, leaf-miners, *Orchestes ruber*, *Orchestes steppensis*, Yenisei River, Khakassia.

S U M M A R Y

In July 2021, a flea-weevil *Orchestes ruber* (T.-M.) was found in numbers on the Siberian elm in Abakan, Khakassia. The species was formerly know only from the south of Transbaikalia, Russian Far East, and Mongolia.