

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

ТОМ СIII

2024

ВЫПУСК 3



НАУКА

— 1727 —

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

Р. Б. АНГУС, С. А. БЕЛОКОБЫЛЬСКИЙ (зам. главного редактора),
Р. С. ДБАР, А. Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, Р. Д. ЖАНТИЕВ, М. Ю. КАЛАШЯН,
ЛИ РЕН, К. В. МАКАРОВ, В. А. ПАВЛЮШИН,
А. П. РАСНИЦЫН, С. Я. РЕЗНИК, А. В. СЕЛИХОВКИН,
С. Ю. СИНЁВ, А. А. СТЕКОЛЬНИКОВ, А. Н. ФРОЛОВ

Отв. секретарь А. Г. МОСЕЙКО
Зав. редакцией Т. Л. КОРОТЯЕВА

ТОМ СIII
2024

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

Москва
ФГБУ «Издательство «Наука»

ENTOMOLOGICHESKOE OBOZRENIE

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

Editorial Board

R. B. ANGUS, R. S. DBAR, A. F. EMELYANOV, A. N. FROLOV,
M. Yu. KALASHIAN, LI REN, K. V. MAKAROV, V. A. PAVLYUSHIN,
A. P. RASNITSYN, S. Ya. REZNIK, A. V. SELIKHOVKIN,
S. Yu. SINEV, A. A. STEKOLNIKOV, R. D. ZHANTIEV

Coordinating Editor A. G. MOSEYKO

Managing editor T. L. KOROTYAEVA

VOL. CIII

2024

СОДЕРЖАНИЕ

Разыграев А. В. Продолжительность жизни самцов и самок <i>Aedes (Ochlerotatus) cantans</i> (Meigen) и <i>A. (O.) communis</i> (De Geer) (Diptera, Culicidae)	291
Стекольников А. А., Корзеев А. И. Сопоставление эволюции скелетно-мышечной системы гениталий самцов подтрибы Polyommantina (Lepidoptera, Lycaenidae) фаун Старого Света и Нового Света	301
Парамонов Н. М., Хрулёва О. А. Типулоидные двукрылые (Diptera, Tipuloidea: Tipulidae, Limoniidae) горно-тундровых ландшафтов Западной Чукотки (Россия)	320
Гуцол А. В. Новые находки фулгориоидных цикадовых (Hemiptera, Fulgoromorpha) в европейской части России	336
Дедюхин С. В., Коротяев Б. А. Распространение и особенности экологии долгоносика <i>Sitona onerosus</i> Faust, 1890 (Coleoptera, Curculionidae) в европейской части России	340

CONTENTS

Razygraev A. V. Longevity in males and females of <i>Aedes (Ochlerotatus) cantans</i> (Meigen) and <i>A. (O.) communis</i> (De Geer) (Diptera, Culicidae)	291
Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. Comparison of the evolution of the male genitalia skeleto-muscular system of the subtribe Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae) in the faunas of the Old World and New World	301
Paramonov N. M., Khruleva O. A. Crane flies (Diptera, Tipuloidea: Tipulidae, Limoniidae) of the mountain-tundra landscapes of western Chukotka (Russia)	320
Gutsol A. V. New records of fulgoroid planthoppers (Hemiptera, Fulgoromorpha) from European part of Russia	336
Dedyukhin S. V., Korotyaev B. A. Distribution and ecological features of the weevil <i>Sitona onerosus</i> Faust, 1890 (Coleoptera, Curculionidae) in European Part of Russia	340

УДК 595.771

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ
САМЦОВ И САМОК *Aedes (Ochlerotatus) cantans* (Meigen)
И *A. (O.) communis* (De Geer) (DIPTERA, CULICIDAE)**

© 2024 г. А. В. Разыграев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: a.v.razygraev@gmail.com

Поступила в редакцию 11.02.2024 г.

После переработки 11.08.2024 г.

Принята к публикации 11.08.2024 г.

Проведена оценка продолжительности жизни взрослых самцов и самок комаров *Aedes (Ochlerotatus) communis* (De Geer) и *A. (O.) cantans* (Meigen), выплывших и содержавшихся в лабораторных условиях. Имаго держали группами в специально сконструированных контейнерах с доступом к воде и раствору сахарозы. Средняя температура воздуха при содержании выплывших имаго составляла 21–22 °С, влажность — выше 50 %, режим освещения — естественный. Часть имаго *A. cantans* была выращена в лаборатории из яиц (эмбрионов), собранных вместе с опавшими листьями из-под снега. Установлено, что для взрослых самцов обоих видов характерна более ранняя гибель, чем для взрослых самок. Продолжительность жизни *A. cantans* в целом выше, чем у *A. communis*; при сравнении кривых дожития самцов подтверждаются статистически значимые различия между видами. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни имаго самки *A. communis* составила 42.5 сут., имаго самки *A. cantans* — 74 сут. Самки *A. cantans*, выращенные в лабораторных условиях из эмбрионов при средней температуре воды 19 °С, имеют среднюю продолжительность жизни, сходную с таковой у самок, полученных из личинок и куколок, собранных в природе (40 и 34 сут. соответственно); у самцов средние значения этих показателей идентичны (15 сут.). Результаты означают, что *A. cantans* более удобен для длительного лабораторного содержания, чем *A. communis*. Выращенные из эмбрионов *A. cantans*, вероятно, в целом не уступают по жизнеспособности комарам того же вида, отродившимся и проходившим часть развития в природе.

Ключевые слова: двукрылые, *Aedes cantans*, *Aedes communis*, сахароза, имаго, кривые дожития.

DOI: 10.31857/S0367144524030015, **EDN:** MUAIGT

Aedes (Ochlerotatus) communis (De Geer) и *A. (O.) cantans* (Meigen) относятся к самым обычным и широко распространенным видам кровососущих комаров в лесной зоне европейской части России. Это одни из наиболее активных кровососов, нападающих на посетителей лесов и лесопарков (Некрасова и др., 2008; Медведев и др., 2010; Панюкова, Пестов, 2015). Личинки обоих видов отрождаются из перезимовавших яиц после таяния снега, имаго выплывают в основном во второй половине весны, период вылета зависит от географической широты местности (Becker et al., 2010).

Оба вида — переносчики вирусов, вызывающих лихорадки и сходные с гриппом состояния у человека. *Aedes communis* наряду с другими орнитофильными видами рассматривается в качестве переносчика вируса группы Синдбис (вирус карельской лихорадки), вируса Тягиня (вирус, вызывающий заболевание, сходное с гриппом, иногда с бронхопневмонией) и в качестве главного переносчика вируса Инкоо (также вызывающего сходное с гриппом заболевание). *Aedes cantans* является переносчиком вируса Тягиня, а также упоминается среди векторов вируса Западного Нила (Hubálek, 2008). После попадания возбудителя в организм переносчика (комара) вирусная инфекция проходит определенный инкубационный период (вирус Западного Нила — 2–3 недели (Andreadis et al., 2014)), прежде чем возбудитель может быть передан следующему хозяину. Таким образом, способность разных видов комаров к переносу возбудителя зависит от продолжительности жизни имаго. В связи с актуальностью задач ограничения численности кровососущих комаров и распространения переносимых ими возбудителей заболеваний представляется перспективной разработка способов уменьшения продолжительности жизни как самок (переносчиков вирусов), так и самцов комаров. Сокращение жизни самцов должно снижать долю осемененных самок и, как следствие, в совокупности с другими мерами (осушение временных водоемов) сократить численность кровососов в последующем поколении.

Продолжительность жизни имаго *A. communis* ранее оценивалась в полевых условиях при содержании комаров в контейнерах и потреблении ими растворов сахара разных концентраций (Andersson, 1992), а также с помощью мечения личинок радиоактивным фосфором (^{32}P) с отловом имаго в природе в следующие 13 недель после вылупа (Chant, Baldwin, 1972). Продолжительность жизни имаго *A. cantans* также оценивалась разными способами: в полевых условиях в контейнерах при потреблении раствора сахара и в природе с использованием метки и последующим отловом. При втором способе свежевыплодившимся комарам наносили минимальное количество краски на грудной отдел, выпускали и в течение следующих недель проводили отлов в природе, учитывая меченых особей (Service, 1972, 1977; Renshaw, 1991). Одновременно в одних и тех же условиях продолжительность жизни имаго *A. cantans* и *A. communis* не оценивали и не сравнивали.

В настоящем исследовании были поставлены следующие задачи: сравнить кривые дожития имаго *A. cantans* и *A. communis* по отдельности у самцов и самок; сравнить кривые дожития самцов и самок между собой у каждого из этих двух видов; сравнить кривые дожития имаго *A. cantans*, выплывшихся в лаборатории из собранных в природе личинок и куколок, и имаго того же вида, выращенных в лаборатории из эмбрионов. Решение поставленных задач послужит проверкой возможности получения и содержания жизнеспособных имаго *A. cantans* и *A. communis* в лабораторных условиях для последующей разработки способов уменьшения продолжительности жизни имаго.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Яйца (эмбрионы) *A. cantans* были собраны в периоды со второй половины февраля по середину марта 2022 г. и в начале марта 2023 г. в лесопарке во Всеволожском р-не Ленинградской обл. По краям замерзших водоемов, в которых в предыдущую весну было замечено большое количество личинок *A. cantans*, из-под снега извлекали порции прошлогодних опавших листьев. Металлическое эмалированное ведро объемом 10 л заполняли холодной водопроводной водой (+4 °C) почти до краев, сразу помещали туда

рыхлую порцию собранных листьев объемом 1 л и оставляли при комнатной температуре на 2 сут. В первые несколько часов температура воды медленно увеличивалась до +18...+19 °С, затем оставалась практически неизменной. Через 2 сут. воду с отродившимися личинками комаров и небольшими взвешенными частицами листьев переливали в другое такое же ведро, а основную массу листьев удаляли. В воде, полученной после удаления основной массы листьев, комары проходили полностью личиночную и кукольную стадии развития. Используемый способ выведения комаров из зимующих яиц — модификация метода, используемого А. В. Халиным (устное сообщение) для выведения личинок *A. communis* и *A. cantans*: инкубация в 3–5 л воды порции листьев, содержащей яйца комаров, на открытой лоджии в тени (температурные условия приближены к природным) в течение нескольких суток. В настоящей работе в используемых автором условиях вместе с личинками *A. cantans* в меньшем количестве отрождались также личинки *A. communis*, *A. cinereus* (Meigen) и личинки хаоборид *Mochlonyx velutinus* (Ruthe). Температура воды, в которой развивались личинки и куколки, в период эксперимента составила 19.0 ± 1.3 °С ($M \pm SD$).

Для получения имаго *A. cantans* и *A. communis* были также собраны личинки и куколки непосредственно из водоемов, образовавшихся в основном в результате таяния снежного покрова; некоторые из этих водоемов частично образовались еще осенью за счет дождей и содержали перезимовавших личинок *Culiseta morsitans* (Theobald) вместе с отродившимися весной личинками рода *Aedes* Meigen. Место сбора — Всеволожский р-н Ленинградской обл., время сбора — конец мая в 2022 г. и со второй половины апреля по май в 2023 г. Личинок и куколок собирали сачком из шифона с диаметром обруча 8 см, глубиной 17 см и размером ячеей 0.2 мм. Выплодившихся имаго содержали в прозрачных пластиковых контейнерах объемом 1–1.5 л; каждый из них представлял собой перевернутую пластиковую бутылку с навинчивающейся крышкой вместо дна (рис. 1).

Внутренний диаметр крышки у резьбы — 38 мм; внутренний диаметр, ограниченный валиком, плотно входящим в горловину бутылки, — 31 мм. Внутрь вплотную к крышке (т. е. на фактическое дно контейнера) ровным слоем укладывали ватный диск диаметром не более 31 мм, который увлажняли раз в сутки, откручивая и приоткрывая крышку и добавляя воду пипеткой через образовавшийся зазор (если уложить ватный диск большего размера, он будет сминаться при вращении крышки, что нежелательно). Наличие постоянно влажного диска обеспечивало высокую влажность воздуха внутри контейнеров (выше 50 %). Немногочисленные мелкие отверстия в пластиковых стенках служили для воздухообмена. Через слой ваты (фрагмент ватного диска), заглубленный в отверстие в стенке диаметром 1.5 см, в контейнер поступал раствор сахарозы; слой ваты умеренно увлажняли и затем наносили сахарный песок с наружной стороны. В дальнейшем слой ваты с сахарозой умеренно увлажняли раз в сутки, избегая образования сахарных натеков на внутренних стенках контейнера во избежание прилипания и повреждения насекомых. Таким образом, взрослые комары всегда имели доступ к воде без сахара (влажный диск на дне контейнера) и концентрированному раствору сахара (увлажняемый слой ваты с сахарозой в отверстии в стенке). Среднесуточная температура воздуха при лабораторном содержании выплодившихся имаго составляла 20.8 ± 0.3 °С для комаров, выращенных из эмбрионов, и 22.0 ± 0.3 °С ($M \pm SD$) для комаров, полученных из личинок и куколок, отловленных в природе. Режим освещения — естественный (для имаго, выращенных из эмбрионов, — с 1 марта по 28 мая; для имаго, полученных из личинок и куколок, отловленных в природе, — с 21 апреля по 26 июля на широте С.-Петербурга).

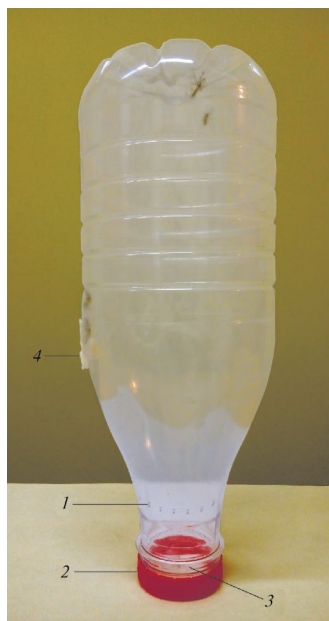


Рис. 1. Контейнер для содержания взрослых комаров.

1 — ряд вентиляционных отверстий; 2 — плотно навинчивающаяся широкая крышка (дно контейнера);
3 — увлажняемый ватный диск меньшего диаметра (без добавления сахарозы, на дне внутри контейнера);
4 — фрагмент ватного диска, увлажняемый с добавлением сахарозы, заглубленный в отверстие в стенке контейнера.

В каждом контейнере содержали одновременно несколько комаров (если один вид и пол, то одного дня выплода, что отменяет необходимость индивидуальной маркировки). Поскольку для копуляции данным видам требуется формирование роя и копуляция не происходит в объеме 1–1.5 л, наличие/отсутствие особей противоположного пола в контейнере не учитывалось. Гибель имаго в контейнерах проверяли ежедневно. Если гибель имаго происходила в период между вечером и ранним утром следующего дня, для последующих расчетов индивидуальной продолжительности жизни использовали среднее двух календарных дат. Погибшими считались комары, не совершавшие движений ногами, крыльями и хоботком (в том числе при отсутствии реакции хоботка на предлагаемую смоченную водой частицу сахарного песка). Объемы групп имаго (n) указаны при представлении результатов в графической форме. Не учитывались имаго, погибшие менее чем через сутки после выплода, в частности, те особи, которые не смогли полностью выбраться из кукольного экзувия.

Определение видов комаров проводили по морфологическим признакам, используя погибших имаго и личиночные экзувии (Becker et al., 2010).

Статистические расчеты проводились с использованием программной среды R (версия 4.2.1) (R Core Team, 2022). Для обоснования отсутствия различий в средней продолжительности жизни между двумя разными группами применяли байесовский коэффициент в пользу нулевой гипотезы, при этом использовали программные пакеты *BayesFactor* (версия 0.9.8) (Morey et al., 2014) и *baymedr* (версия 0.1.1.9000) (Linde et al., 2022b) — перед таким сравнением данные предварительно логарифмировали с применением натурального логарифма. Параметр *rscale* (*prior_scale* в *baymedr*), описывающий

масштаб распределения Коши в альтернативной гипотезе, был выбран равным 1. Регрессию Кокса (Cox, 1972) применяли для выявления факторов, влияющих на дожитие; для этого использовали программные пакеты *survival* (Therneau et al., 2023) и *survminer* (Kassambara et al., 2017). Пригодность регрессии Кокса для анализа полученного набора данных проверяли методом Шёнфельда (Shoenfeld, 1982; Mohammed, 2019), используя те же программные пакеты. Парные сравнения кривых дожития проводили преимущественно логранговым критерием (Mantel, 1966), реализованным в пакете *survival*. Кривые дожития, пересекающиеся в средней своей части, сравнивали попарно с применением модели Яна–Прентиса (Yang, Prentice, 2005), используя программный пакет *Ypmodel* (Sun, Yang, 2022) — в случае пересекающихся кривых такой подход предпочтителен по сравнению с классическим логранговым критерием (Kim, Lee, 2016). К значениям p , полученным в попарных сравнениях, применяли поправку Беньямини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995). При обнаружении различий на невысоком уровне значимости ($0.01 < p < 0.05$) вычисляли также байесовский коэффициент для регрессии Кокса при двухгрупповом сравнении (используемые аргументы: *null_value* = 0, *alternative* = «two.sided», *direction* = NULL, *prior_mean* = 0, *prior_sd* = 1) (Linde et al., 2022a, 2022b). Значение байесовского коэффициента в пользу альтернативной гипотезы выше 3 рассматривалось как статистически значимое положительное свидетельство (Jarosz, Wiley, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные кривые дожития показаны на рис. 2. При использовании регрессии Кокса для выявления факторов, влияющих на дожитие (обобщенная модель, но без участия комаров, выведенных в лаборатории из эмбрионов), установлено, что отношение рисков гибели (hazard ratio) у взрослых комаров значимо ниже 1, если рассматривать риски для самок по отношению к рискам для самцов (т. е. для самцов характерна более ранняя гибель, $p = 5.61 \cdot 10^{-7}$) и риски для *A. cantans* по отношению к рискам для *A. communis* (т. е. для *A. communis* характерна более ранняя гибель по сравнению с *A. cantans*, $p = 0.00494$).

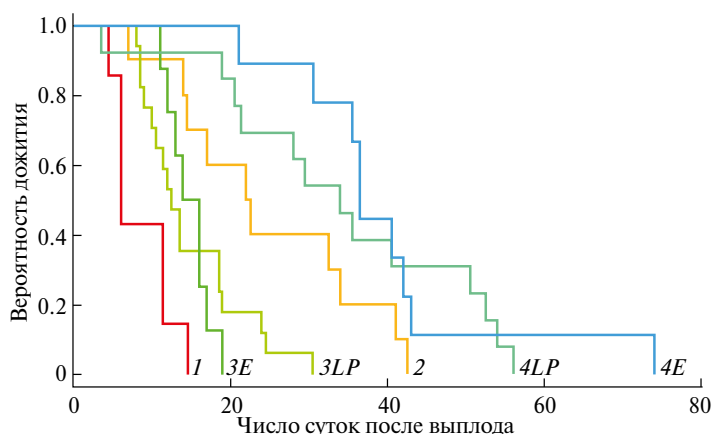


Рис. 2. Кривые дожития (кривые Каплана–Мейера), полученные для имаго *Aedes communis* (De Geer) и *A. cantans* (Meigen).

1 и 2 — кривые дожития самцов ($n = 7$) и самок ($n = 10$) *A. communis* соответственно; 3LP и 4LP — кривые дожития имаго самцов ($n = 17$) и самок ($n = 13$) *A. cantans* соответственно, развившихся из личинок и куколок, собранных в природе; 3E и 4E — кривые дожития имаго самцов ($n = 8$) и самок ($n = 9$) *A. cantans* соответственно, развившихся из эмбрионов в лабораторных условиях.

Таблица 1. Статистическая значимость различий в дожитии между группами взрослых комаров двух видов рода *Aedes* Meigen, сравниваемыми попарно

Сравниваемые группы		Значение <i>p</i>	
		Без поправки на множественные сравнения	После применения поправки Беньямини–Хохберга
♂♂ <i>A. communis</i> (LP)	♀♀ <i>A. communis</i> (LP)	0.000558	0.0013020
♂♂ <i>A. communis</i> (LP)	♂♂ <i>A. cantans</i> (LP)	0.0185	0.0323750
♀♀ <i>A. communis</i> (LP)	♀♀ <i>A. cantans</i> (LP)	0.0942	0.1318800
♂♂ <i>A. cantans</i> (LP)	♂♂ <i>A. cantans</i> (E)	0.454*	0.4874
♂♂ <i>A. cantans</i> (LP)	♀♀ <i>A. cantans</i> (LP)	0.0000664	0.0002324
♂♂ <i>A. cantans</i> (E)	♀♀ <i>A. cantans</i> (E)	0.0000166	0.0001162
♀♀ <i>A. cantans</i> (LP)	♀♀ <i>A. cantans</i> (E)	0.4874*	0.4874

LP — группы имаго, развившихся из личинок и куколок, собранных в природе. E — группы имаго, развившихся из эмбрионов в лабораторных условиях.

* — значения получены с использованием модели Яна–Прентиса. При использовании классического логрангового критерия получены более высокие значения *p* (0.833 и 0.551 соответственно).

В табл. 1 показаны результаты 7 сравнений кривых дожития, выполненных логранговым критерием и, в случае пересекающихся кривых в парах «LP–E» (один и тот же вид и пол, но разные условия развития), — с использованием модели Яна–Прентиса.

В проведенных 7 попарных сравнениях значимые различия в кривых дожития выявлены между самцами и самками обоих видов (подтверждается, что самцы погибают быстрее самок и у *A. communis*, и у *A. cantans*), а также подтверждено, что самцы *A. communis* гибнут раньше, считая от времени выплода, чем самцы *A. cantans* (для самок аналогичное статистически значимое различие не выявлено). При этом байесовский коэффициент при сравнении кривых дожития самцов *A. communis* с самцами *A. cantans* составил 5.34 в пользу альтернативной гипотезы (использовался байесовский коэффициент для регрессии Кокса, двухгрупповое сравнение). При сравнении рисков гибели у двух групп *A. cantans* с разными условиями развития, т. е. комаров, выведенных в лаборатории из личинок и куколок, и комаров, выращенных из эмбрионов (пары кривых «LP–E»), ни для самцов, ни для самок не выявляются статистически значимые различия. Тем не менее заметно, что кривые в парах «LP–E» пересекаются в средней части сходным образом у самцов и самок, и это может быть следствием закономерного различия в форме кривых «LP» и «E», которое пока не удается подтвердить статистически.

Средняя продолжительность жизни в лабораторных условиях у имаго самцов *A. cantans*, отродившихся и развивавшихся в естественных условиях, составила 14.9 сут., а у имаго самцов того же вида, отродившихся и развивавшихся в лаборатории, — 14.8 сут.; значение коэффициента Байеса в пользу нулевой гипотезы составило 3.13, что свидетельствует об отсутствии различий. Результаты для самок того же вида — 34.2 и 39.9 сут. соответственно; коэффициент Байеса составил всего 2.13 — слабое подтверждение нулевой гипотезы. Автор, однако, осознаёт, что подтверждение отсутствия различий в средней продолжительности жизни не означает отсутствия различий в кривых дожития. Средняя продолжительность жизни имаго самцов и самок *A. communis* составила 8.6 и 24.7 сут.

Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни имаго самца *A. cantans* составила 30.5 сут. (самец отродился из яйца в естественных условиях), тогда как максимальная зарегистрированная продолжительность жизни взрослой самки — 74 сут. (самка отродилась в лаборатории из яйца среди собранных листьев). Для самцов и самок *A. communis* значения максимальной зарегистрированной продолжительности жизни составили 14.5 и 42.5 сут. соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследовании, проведенном ранее на взрослых самках *A. communis* при средней температуре воздуха около 10 °С и потреблении ими раствора сахара разных концентраций, получены средние значения продолжительности жизни самок, составившие 34.9–37.8 сут. (Andersson, 1992). В природе с использованием мечения личинок радиоактивным фосфором последняя меченая самка этого вида была отловлена через 44 сут. после начала выплода, длящегося 4–5 сут.; самцы с радиоактивной меткой отловлены не были вовсе (Chant, Baldwin, 1972). Продолжительность жизни взрослых самок *A. cantans* в полевых условиях в контейнерах при потреблении 10%-ного раствора сахара в разные годы составила в среднем 66–68 сут. (максимальная зарегистрированная — 119 и 126 сут.) (Service, 1977). В другом исследовании при потреблении насыщенного раствора сахара продолжительность жизни составила в среднем 54 сут. для самцов и 69 — для самок (Renshaw, 1991). В природе с использованием метки установлено, что отдельные комары данного вида доживают до 92–99 сут. (Service, 1977) и 66–72 сут. (Renshaw, 1991) со времени выплода.

В настоящем исследовании по сравнению с предыдущими работами для обоих видов получены меньшие значения средней и максимальной зарегистрированной продолжительности жизни. Различие вполне объяснимо более низкой температурой окружающей среды в предыдущих исследованиях и, как следствие, низкой скоростью метаболизма у комаров и увеличением продолжительности их жизни. В природе самцы и самки кровососущих видов комаров питаются нектаром, в который могут входить другие соединения помимо сахарозы и других простых углеводов. Известно, что разные растения, являющиеся источниками углеводного питания комаров, по-разному влияют на продолжительность их жизни (Wilkerson et al., 2021). Однако, по данным Сервиса (Service, 1977), максимальная зарегистрированная продолжительность жизни самок *A. cantans*, которых кормили только тростниковым сахаром, и самок, которым были доступны разнообразные природные источники питания, была сходной. По-видимому, *A. cantans* хорошо переносит углеводное питание без питания кровью — по крайней мере, такая диета не отражается на продолжительности жизни самок. Можно поэтому заключить, что экспериментальные данные по продолжительности жизни комаров, содержащихся в контейнерах при питании раствором сахарозы, хорошо отражают реальную продолжительность жизни комаров в природе при тех же температурных условиях.

Полученные в этой работе данные позволяют предсказать продолжительность жизни комаров в контрольной группе при выполнении экспериментов при обычной температуре лабораторного помещения. Следующим экспериментом может стать скормливание комарам вместе с сахарозой ингибиторов жизненно важных ферментов подобно тому, как это сделано автором ранее с комарами рода *Culex* L. (Razygraev, 2023), с последующей оценкой продолжительности жизни имаго одновременно в контрольной и опытной группах. Априорные знания о продолжитель-

ности жизни интактных комаров позволят на этапе планирования эксперимента решить, в течение какого времени может проводиться обработка имаго химическими соединениями.

При используемых условиях содержания самцы *A. cantans* более подходят для длительных экспериментов, чем самцы *A. communis*, которые погибают раньше, считая от времени выплода. Среди самок *A. cantans* выявлены долгожители с продолжительностью жизни 50.5, 52.5, 54, 56 и в одном случае даже 74 сут., тогда как среди самок *A. communis* долгожителями оказались особи, прожившие всего 41 и 42.5 сут. Поэтому, несмотря на то, что среди самок статистически значимые межвидовые различия не выявлены, самки *A. cantans* могут быть предпочтительнее самок *A. communis* для длительных экспериментов.

В настоящем исследовании продемонстрировано также, что *A. cantans* можно в не малом количестве выводить и выращивать из собранных из-под снега зимующих эмбрионов, т. е. до отрождения личинок в природе. Это увеличивает временной диапазон для постановки экспериментов с *A. cantans*. Несмотря на возможные различия в форме кривых дожития, имаго комаров, выращенных из эмбрионов в лабораторных условиях, имеют среднюю продолжительность жизни сходную (у самцов — идентичную) с таковой имаго комаров, отродившихся и развивавшихся на личиночной стадии в естественной среде. Это показывает, что выбранные лабораторные условия хорошо подходят для отрождения и дальнейшего развития *A. cantans*.

ВЫВОДЫ

1. В одинаковых температурных условиях и при потреблении раствора сахарозы самцы *Aedes communis* и *A. cantans* погибают быстрее самок.

2. Самцы *A. communis* гибнут быстрее самцов *A. cantans*. У самок *A. cantans* максимальная зарегистрированная продолжительность жизни больше, чем у самок *A. communis*.

3. Выращенные в лабораторных условиях из эмбрионов *A. cantans* в среднем сходны по жизнеспособности с комарами того же вида, отродившимися и проходившими часть развития в естественной среде.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100263-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Медведев С. Г., Айбулатов С. В., Панюкова Е. В. 2010. Экологические особенности и распространение комара *Aedes communis* (De Geer, 1776) на территории Северо-Запада европейской части России. *Паразитология* **44** (5): 441–460.
- Некрасова Л. С., Вигоров Ю. Л., Вигоров А. Ю. 2008. Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 208 с.
- Панюкова Е. В., Пестов С. В. 2015. Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Кировской области. *Паразитология* **49** (3): 208–224.
- Andersson I. H. 1992. The effect of sugar meals and body size on fecundity and longevity of female *Aedes communis* (Diptera: Culicidae). *Physiological Entomology* **17** (3): 203–207.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1992.tb01011.x>
- Andreadis S. S., Dimotsiou O. C., Savopoulou-Soultani M. 2014. Variation in adult longevity of *Culex pipiens* f. *pipiens*, vector of the West Nile Virus. *Parasitology Research* **113** (11): 4315–4319.
<https://doi.org/10.1007/s00436-014-4152-x>

- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Lane J., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and Their Control, 2nd ed. Berlin: Springer, 577 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-540-92874-4>
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* **57** (1): 289–300.
<https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Chant G. D., Baldwin W. F. 1972. Dispersal and longevity of mosquitoes tagged with ^{32}P . *The Canadian Entomologist* **104** (6): 941–944.
<https://doi.org/10.4039/Ent104941-6>
- Cox D. R. 1972. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* **34** (2): 187–202.
<https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x>
- Hubálek Z. 2008. Mosquito-borne viruses in Europe. *Parasitology Research (Suppl. 1)* **103**: S29–S43.
<https://doi.org/10.1007/s00436-008-1064-7>
- Jarosz A. F., Wiley J. 2014. What are the odds? A practical guide to computing and reporting Bayes factors. *The Journal of Problem Solving* **7**: 2–9.
<http://dx.doi.org/10.7771/1932-6246.1167>
- Kassambara A., Kosinski M., Biecek P., Fabian S. 2017. Package ‘survminer’. Drawing Survival Curves Using ‘ggplot2’ (R package version 03.1). [Пакет R] URL:
<https://cran.r-project.org/web/packages/survminer/index.html> (дата обращения: 23 декабря 2023 г.).
- Kim G., Lee S. W. 2016. Bayesian test for hazard ratio in survival analysis. *SpringerPlus*, **5**: 649.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-2210-9>
- Linde M., Tendeiro J. N., van Ravenzwaaij D. 2022a. Bayes factors for two-group comparisons in Cox regression. *MedRxiv*. [Препринт]
<https://doi.org/10.1101/2022.11.02.22281762>
- Linde M., van Ravenzwaaij D., Tendeiro J. N. 2022b. baymedr: Computation of Bayes Factors for Common Biomedical Designs [Пакет R] URL: <https://github.com/maxlinde/baymedr> (дата обращения: 25 января 2024 г.).
- Mantel N. 1966. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration. *Cancer Chemotherapy Reports* **50** (3): 163–170.
- Mohammed S. 2019. Introduction to Survival Analysis using R. Workshop on Computational Biostatistics and Survival Analysis. <https://shariq-mohammed.github.io/files/cbsa2019/1-intro-to-survival.html> (дата обращения: 29 октября 2023 г.).
- Morey R. D., Rouder J. N., Jamil T., Urbanek S., Forner K., Ly A. 2014. BayesFactor: Computation of Bayes Factors for Common Designs. [Пакет R] URL: <https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/BayesFactor/> (дата обращения: 1 февраля 2024 г.).
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.r-project.org/> (дата обращения: 23 июля 2022 г.).
- Razygraev A. V. 2023. Catalase enzymatic activity in adult mosquitoes (Diptera: Culicidae): taxonomic distribution of the continuous trait suggests its relevance for phylogeny research. *Zootaxa* **5339** (2): 159–176.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5339.2.3>
- Renshaw M. 1991. Population Dynamics and Ecology of *Aedes cantans* (Diptera: Culicidae) in England (Doctoral dissertation, University of Liverpool). 186 p.
- Service M. W. 1972. Techniques used in studying the population dynamics of *Aedes cantans* (Meigen) Diptera: Culicidae. *Wiadomości Parazytologiczne* **18** (4–6): 783–788.
- Service M. W. 1977. Ecological and biological studies on *Aedes cantans* (Meig.) (Diptera: Culicidae) in southern England. *Journal of Applied Ecology* **14** (1): 159–196.
<https://doi.org/10.2307/2401833>
- Schoenfeld D. 1982. Partial residuals for the proportional hazards regression model. *Biometrika* **69** (1): 239–241.
<https://doi.org/10.1093/biomet/69.1.239>
- Sun J., Yang S. 2022. Package ‘YPmodel’ [Пакет R] URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/YPmodel/YPmodel.pdf> (дата обращения: 1 января 2024 г.).
- Therneau T. M., Lumley T., Atkinson E., Crowson C. 2023. Package ‘survival’. [Пакет R] URL:
<http://brieger.esalq.usp.br/CRAN/web/packages/survival/survival.pdf> (дата обращения: 23 декабря 2023).
- Wilkerson R. C., Linton Y. M., Strickman D. 2021. Mosquitoes of the World. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1308 p.
- Yang S., Prentice R. 2005. Semiparametric analysis of short-term and long-term hazard ratios with two-sample survival data. *Biometrika* **92** (1): 1–17.
<https://doi.org/10.1093/biomet/92.1.1>

LONGEVITY IN MALES AND FEMALES
OF *AEDES (OCHLEROTATUS) CANTANS* (MEIGEN)
AND *A. (O.) COMMUNIS* (DE GEER) (DIPTERA, CULICIDAE)

A. V. Razygraev

Key words: dipterans, *Aedes cantans*, *Aedes communis*, sucrose, imago, survival curves.

SUMMARY

Longevity of adult males and females of mosquitoes *Aedes (Ochlerotatus) communis* (De Geer) and *A. (O.) cantans* (Meigen), emerged and reared in laboratory conditions, was estimated. Imagines were reared in groups in specially constructed containers with free access to sucrose and water, with mean environmental temperature of 21–22 °C, 50% air humidity inside containers, and natural light regimen. A separate group of *A. cantans* was reared from eggs (embryos), collected with fallen leaves from under snow. It was recognized that adult males of both species live shorter than their conspecific females. Longevity in *A. cantans*, in general, is greater than in *A. communis*; the statistically significant interspecific differences were revealed when survival curves of males were compared. Maximum recorded longevity was 42.5 and 74 days for adult females of *A. communis* and *A. cantans*, respectively. Adult females of *A. cantans*, reared from embryos under laboratory conditions at mean water temperature of 19°C, had the mean life expectancy similar to that obtained for conspecific adult females reared from larvae and pupae collected in nature (40 and 34 days, respectively). Two groups of their male counterparts had identical mean life expectancy values (15 days). The results mean that *A. cantans* adults are more convenient than adults of *A. communis* for prolonged experiments under laboratory conditions. Probably, adults of *A. cantans* reared from embryos are, in general, not less viable than their conspecifics hatched and developed at pre-imaginal stages in natural conditions.

УДК 595.789 : 591.464

СОПОСТАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ПОДТРИБЫ POLYOMMATINA (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) ФАУН СТАРОГО СВЕТА И НОВОГО СВЕТА

© 2024 г. А. А. Стекольников,* А. И. Корзеев**

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

Поступила в редакцию 25.07.2024 г.

После доработки 10.08.2024 г.

Принята к публикации 10.08.2024 г.

Впервые проведено сравнение особенностей морфологической эволюции двух биогеографических групп подтрибы Polyommata из фаун Старого Света и Нового Света. Детально описана мускулатура гениталий самцов южноамериканских видов *Nabokovia cuzquenha* Bálint et Lamas, 1997; *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]); *Hemiargus ramon* (Dognin, 1887); *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995); *I. pelorias* (Weymer, 1890) и *I. pacis* (Draudt 1921). На фоне глубокого сходства многих признаков мускулатуры гениталий у представителей подтрибы Polyommata в фаунах Старого и Нового Света обнаружена четкая аутопоморфия у видов рода *Hemiargus* Hübner — изменение места прикрепления вторичных ретракторов эдегуса, *m7(6)b*, с крыловидных придатков эдегуса (*alulae*) на *sagum* (уникальная скелетная структура возле эдегуса у южноамериканских Polyommata). Предполагается параллельное возникновение этого признака внутри неотропической клады. Описано независимое и одновременное расщепление интравальварных мышц *m5(7)* в неотропической и голарктической линиях подтрибы Polyommata после их дивергенции.

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

DOI: 10.31857/S0367144524030028, EDN: MTLJSN

Подтриба Polyommata — филогенетически продвинутая и экологически пластичная группа сем. Lycaenidae. Ее виды заселили практически все наземные ландшафты, включая высокогорья и пустыни. Некоторые представители подтрибы смогли расселиться вплоть до Северного полярного круга, освоить пустыни Средней Азии, Северной Африки и Северной Америки и проникнуть в горные районы Южной Америки. Уникальность многих сторон биологии голубянок обеспечила им пристальное внимание исследователей. В последние годы замечен прогресс в изучении их филогении с использованием молекулярно-генетических и цитогенетических методов (Lukhtanov et al., 2005; Vila et al., 2010; Talavera et al., 2013); исследуются механизмы симбиотических

отношений с муравьями (Pierce et al., 2002); подтверждена биогеографическая гипотеза В. В. Набокова (Nabokov, 1945) о роли Берингии в происхождении неотропической фауны Polyommata в результате миграции на американский континент арктических видов голубянок (Vila et al., 2011).

Благодаря современному прогрессу в расшифровке родственных отношений внутри трибы Polyommata и хронологии дивергенции отдельных филогенетических ветвей (Talavera et al., 2013) появилась хорошая возможность проследить эволюцию морфологических структур за определенный интервал времени, выявить гомоплазии или оценить скорость эволюции органов в соседних ветвях при их параллельном развитии. Удобной модельной системой для таких исследований оказалась подверженная значимым эволюционным изменениям скелетно-мышечная система гениталий самцов семейства Lycaenidae в целом и подтрибы Polyommata в частности (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013; Корзеев, Стекольников, 2016; Korzeev, Stekolnikov, 2017; Stekolnikov, Korzeev, 2020). Однако исследования мускулатуры гениталий в этих работах выполнены почти исключительно на палеарктических и частично на ориентальных видах. У неотропических Polyommata подробно описан скелет гениталий самцов (Nabokov, 1945), но сведения об их мускулатуре фрагментарны (Стекольников, Кузнецов, 2005).

По современным данным, около 13.5 млн лет назад подтриба Polyommata распалась на 2 биогеографические группы. Изучение особенностей их дальнейшей эволюции на основе данных сравнительной морфологии представляется интересной задачей. В связи с этим мы провели детальное описание мускулатуры гениталий неотропических видов в сопоставлении с подробными сведениями о Polyommata Старого Света.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2013 г. Санкт-Петербургским государственным университетом была организована энтомологическая экспедиция в Перу, в результате которой были собраны и зафиксированы в 70%-ном этаноле южноамериканские голубянки (Lycaenidae).

Топографию мышц исследовали на подготовленных временных препаратах путем рассечения гениталий ножницами-пинцетом и скальпелем. В качестве фиксатора для препаратов использовали глицерин либо 70%-ный этанол. Скелетно-мышечные препараты окрашивали водным раствором эозина или красителем Evans Blue. Цифровые изображения препаратов получены с помощью фотоаппарата Nikon D700, совмещенного с бинокулярным микроскопом Nikon SMZ-1500.

С целью изучения мускулатуры у зафиксированных в 70%-ном этаноле бабочек перед исследованием тонким пинцетом удаляли чешуйки, после чего из брюшка извлекали генитальный аппарат и очищали его от жировой ткани. Затем из подготовленного таким способом препарата вырезали его фрагменты (тегумен, ункус, эдеагус, вальвы и юксту) вместе с мышцами. В результате появлялась возможность определить места прикрепления отдельных мускулов.

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

Этап 1 — определение мест прикрепления мышц *m1* и *m2(10)*. Для этого производят поперечное рассечение винкулума с обеих сторон выше места прикрепления аддук-

торов вальв *m4* с последующей перерезкой самих аддукторов. После этого появляется возможность извлечь дорсальную область гениталий с депрессорами ункуса (*m1*) и ретракторами анального конуса *m2(10)*.

Этап 2 — для определения мест прикрепления фаллических мышц необходимо извлечь пинцетом эдеагус после предварительного продольного рассечения тегумена и перерезки мышц *m6(5)* и *m7(6)*.

Этап 3 — на оставшейся после удаления эдеагуса нижней части препарата (винкулум и вальвы) устанавливаются места отхождения от винкулума протракторов и ретракторов эдеагуса, *m6(5)* и *m7(6)*, а также аддукторов вальв, *m4*, и вентральных абдукторов вальв — *m8(3)*.

Этап 4 — исследование интравальварных мышц *m5(7)* с помощью постепенного удаления медиальной мембраны вальв. На этом же препарате определяется топография *m8(3)*. У голубянок с относительно прозрачным кутикулярным покровом вальв возможно определить положение мышц простым микроскопированием в проходящем свете.

В работе для обозначения мышц использована номенклатура, совмещающая 2 широко применяемых ее варианта. В приведенных в статье обозначениях первый знак, расположенный до скобок, соответствует номенклатуре Форбса (Forbes, 1939), а в скобках помещены цифровые обозначения, использовавшиеся российскими исследователями (Кузнецов, Стекольников, 2001).

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

Подтриба POLYOMMATINA

Hemiargus hanno (Stoll, [1790]). Peru, 2013 г., Н. Ю. Ключе (серия экземпляров).

Hemiargus ramon (Dognin, 1887). Ecuador, 2004 г., В. А. Лухтанов (серия экземпляров).

Nabokovia cuzquenha Bálint et Lamas, 1997. Peru, Cusco, 2013 г., В. А. Лухтанов (4 экз.).

Itylos nodo (Balint et Johnson, 1995). Peru, Titicaca, 2013 г., В. А. Лухтанов (серия экземпляров).

Itylos pelorias (Weymer, 1890). Peru, Titicaca. 2013 г., В. А. Лухтанов (2 экз.).

Itylos pacis Draudt 1921. Peru, Titicaca, 2013 г., В. А. Лухтанов (1 экз.).

Исследованные виды не входят в перечень охраняемых.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Nabokovia cuzquenha (Bálint et Lamas, 1997).

Скелет

Генитальный сегмент представлен аннулусом (рис. 1, 1, 2), значительная часть которого сформирована тегуменом.

Тегумен в виде узкой и жесткой поперечной балки, переходящей по краям в широкие и вентрально сужающиеся латеральные лопасти.

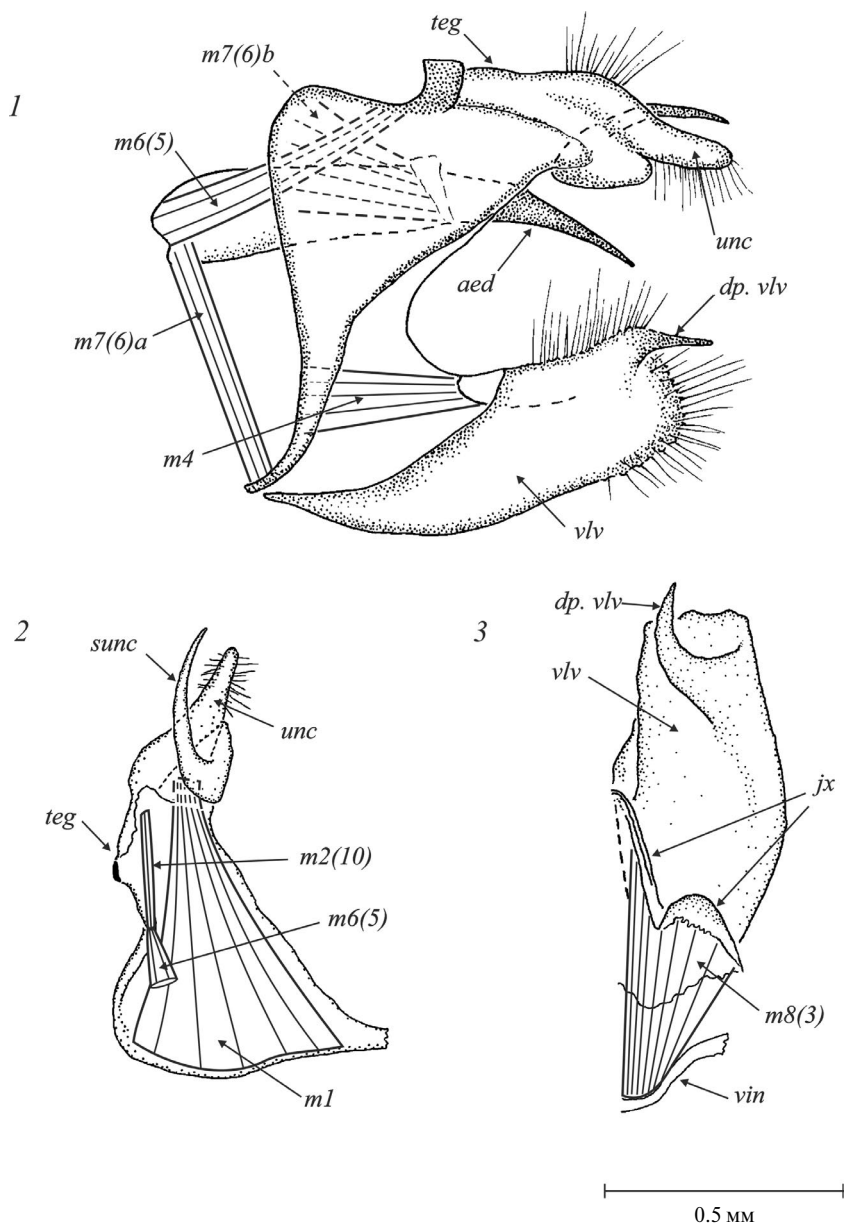


Рис. 1. *Nabokovia cuzquenha* (Bálint et Lamas, 1997), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — правая лопасть ункуса, вид на медиальную поверхность;

3 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид сверху.

aed — эдеагус (aedeagus); *al* — крыловидные выросты эдеагуса (alulae); *dp. vlv* — дорсальный отросток вальвы (dorsal process of valva); *jx* — юкста (juxta); *sag* — сарум (sagum); *sbz* — субзональная область эдеагуса (subzona); *spz* — супразональная область эдеагуса (suprazona); *sunc* — субункус (subuncus); *teg* — тегумен (tegumen); *unc* — ункус (uncus); *vin* — винкулум (vinculum); *vlv* — вальва (valvae); *z* — зональная область эдеагуса (zona); *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m8(3)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* — мышцы гениталий.

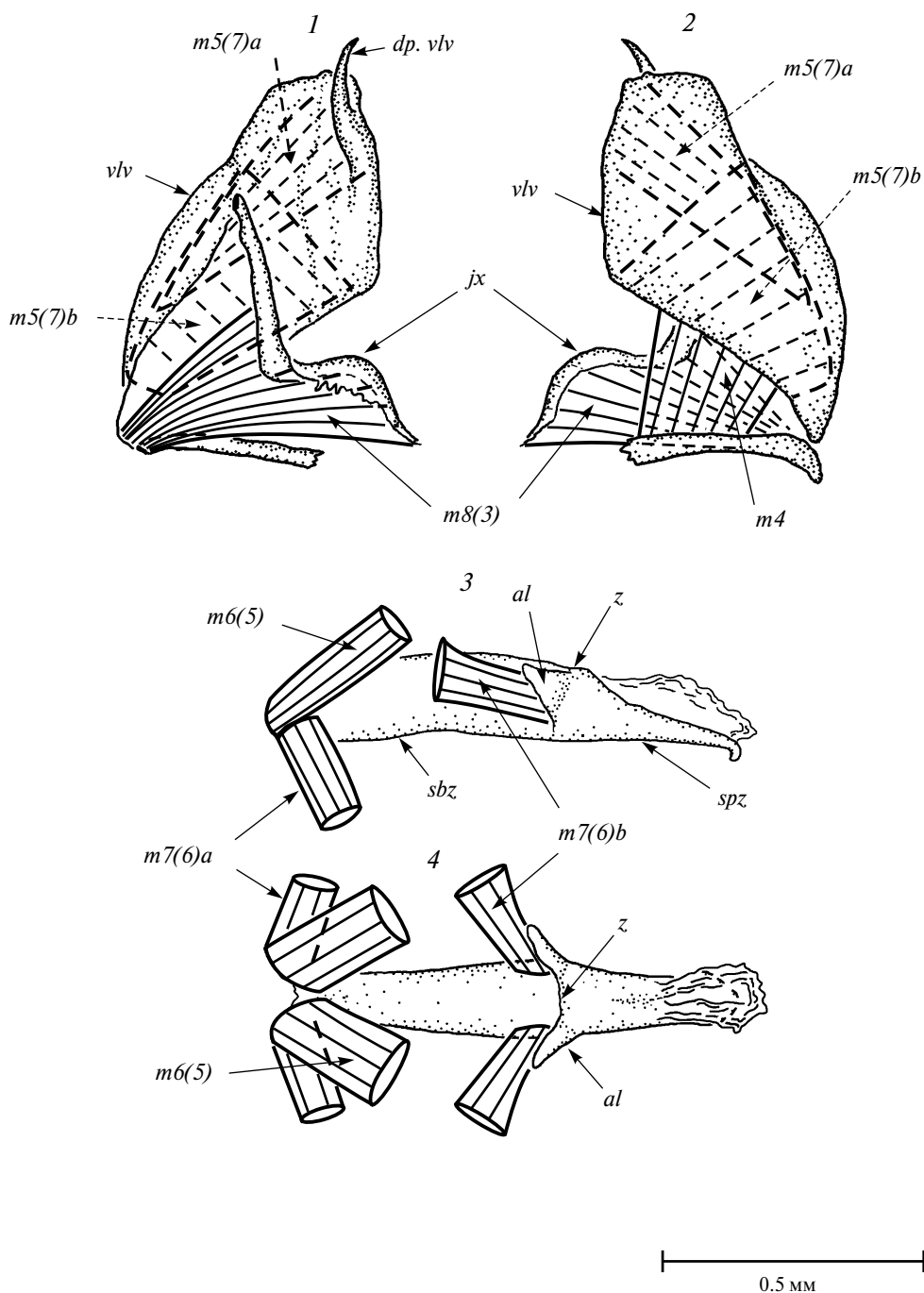


Рис. 2. *Nabokovia cuzquenha* (Bálint et Lamas, 1997), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид на медиальную поверхность; 2 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид на латеральную поверхность; 3 — эдеагус, вид сбоку; 4 — эдеагус, вид сверху. Обозначения см. в подписи к рис. 1.

Винкулум — нижняя часть аннулуса, не имеющая границы с тегуменом, кверху расширяется, постепенно переходя в латеральные лопасти тегумена. Саккус отсутствует.

Ункус состоит из пары вытянутых щетинистых лопастей, расположенных на узком основании, прилежащем к каудальному краю тегумена. Между лопастями ункуса и дистальным краем латеральных лопастей тегумена расположены основания изогнутых субункусов, направленных заостренными концами назад.

Вальвы (рис. 1, 1, 3; 2, 1, 2) пластинчатые, прямоугольные. Их костальный край дистально вытянут в короткий заостренный вырост. Основания вальв срастаются между собой и располагаются в горизонтальной плоскости. В дистальной половине каждая из вальв несколько отклоняется вверх от горизонтальной плоскости. Сочленовная мембрана между генитальным сегментом и вальвами, обеспечивающая их подвижность, короткая и узкая в вентральной области винкулума и обширная в его латеральной части.

Юкста вильчатая (рис. 1, 3; 2, 1, 2), изогнутая, медиальные края неровные.

Эдеагус (рис. 1, 1; 2, 3, 4) расположен в дорсальной области гениталий, цилиндрический, толстый и без базального выроста (*caecum penis*), который функционально замещен двумя короткими аподемальными выступами основания эдеагуса. Супразональная область эдеагуса (*suprazona*) тонкая и заостренная, примерно в 2 раза короче более толстой субзоны (*subzona*). В межзональной области расположено мембранозное околозональное кольцо (*zona*) с небольшими крыловидными выростами (*alulae*).

Мускулатура

Развиты 9 пар наружных (extrinsic) мышц, включающих *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)*. Все они, кроме *m5(7)b* и *m7(6)b*, входят в основной план строения Polyommatina.

m1 — депрессоры ункуса (см. рис. 1, 2) отходят широкой лентой от проксимальной части латеральных долей тегумена под местом прикрепления вторичных ретракторов эдеагуса *m7(6)b*.

m2(10) — ретракторы анального конуса (см. рис. 1, 2).

Вальварные мышцы включают *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b* и *m8(3)*.

m4 — аддукторы вальв (см. рис. 1, 1; 2, 2). Мышцы отходят от латеральных частей винкулума, прикрепляясь к основанию вальв.

m5(7) — интравальварные мышцы представлены двумя парами (рис. 2, 1, 2), продольными *m5(7)a* и поперечными *m5(7)b*.

m8(3) связывают юксту с основанием саккулусов (рис. 1, 3; 2, 1, 2). Функция этих мышц неясна. У большинства чешуекрылых *m8(3)* — вентральные абдукторы вальв.

Фаллические мышцы (см. рис. 1, 1, 2; 2, 3, 4).

m6(5) — протракторы эдеагуса. Мускулы крупные и длинные, связывают основание эдеагуса с дорсальной областью дистальной части латеральных долей тегумена.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса, подходят к его основанию от медиальной области винкулума.

m7(6)b — крупные мышцы, производные ретракторов эдеагуса. Они идут от переднего угла латеральных долей тегумена к околозональному кольцу эдеагуса. Функция мышц неясна, возможно, они являются синергистами ретракторов эдеагуса *m7(6)a*.

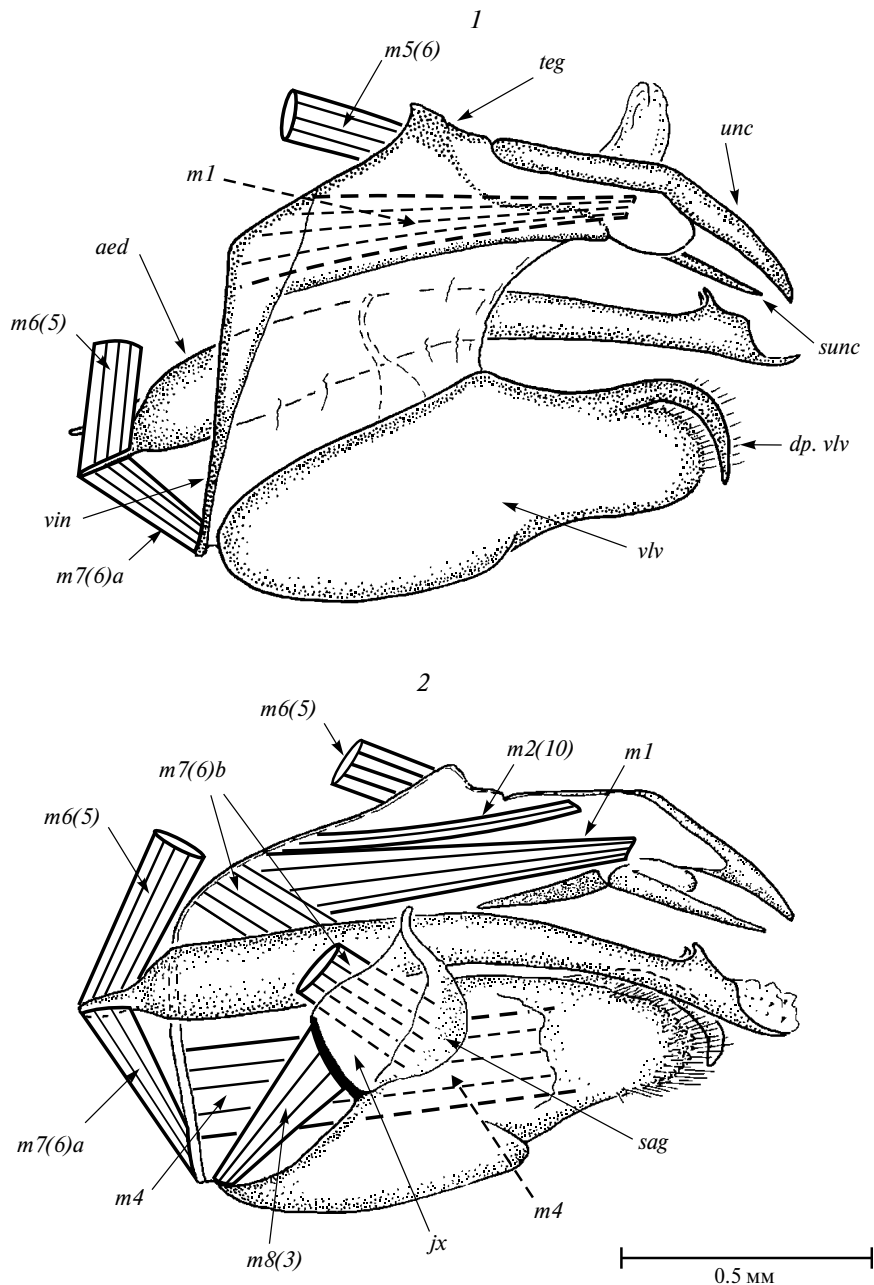


Рис. 3. *Hemiargus hanho* (Stoll, [1790]), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — гениталии, парасагиттальный срез: правая вальва удалена, вид на медиальные поверхности левой вальвы, левой лопасти ункуса и эдеагус сбоку.

Обозначения см. в подписи к рис.1.

Hemiargus hanno (Stoll, [1790]).

Скелет

Генитальный сегмент, как у *Nabokovia cuzquenha*, представлен аннулусом (рис. 3, 1, 2), значительная часть которого сформирована тегуменом.

Тегумен дорсально в виде узкой поперечной балки, переходящей в широкие, направленные вперед латеральные лопасти, составляющие значительную часть аннулуса. Нижние края латеральных долей тегумена загибаются на вентральную сторону.

Ункус парный, в виде двух клювовидных отростков, отделенных глубоким швом от тегумена. Под ункусом расположены заостренные субункусы. Между ветвями ункуса и субункусами выдвинут направленный вверх анальный конус.

Винкулум не отделен от тегумена, узкий и тонкий, отходит вниз под прямым углом от основания горизонтально расположенных латеральных долей тегумена. Саккус отсутствует.

Вальвы (см. рис. 3, 1; 4, 1, 2) объемные, с выпуклыми латеральными стенками. Медиальная поверхность вальвы мембранозная, за исключением зоны саккулуса и дорсального, загнутого вниз дистального отростка. Вершинная область вальвы представлена закругленной мягкой лопастью с многочисленными щетинками. Вентрально вальвы плотно соединены между собой вплоть до соединения саккулусов с помощью мембраны.

Юкста (см. рис. 3, 2) в виде тонкой вилочки, расположенной на диафрагме между вальвами и охватывающей своими ветвями основание необычного сферического выступа анеллуса под эдеагусом — *sagum*, по: Nabokov, 1945. *Sagum* в вентральной области со слабой склеротизацией.

Эдеагус (см. рис. 3, 1, 2) длинный, тонкий и слабо изогнутый. От его основания внутрь брюшка отходит пара узких латеральных аподемальных лопастей. Супразональная область незначительно превосходит по длине субзону.

Мускулатура

Обнаружено 8 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)* (см. рис. 3, 1, 2; 4, 1). За исключением *m7(6)b*, все мышцы входят в основной план строения Polyommatina.

m1 — депрессоры ункуса (см. рис. 3, 1, 2) идут от латеральных долей тегумена к основанию медиальной стороны обеих ветвей ункуса снизу.

m2(10) — депрессоры анального конуса (см. рис. 3, 2), тонкие и длинные мышцы, отходят от верхнего края латеральных лопастей тегумена позади от базального места прикрепления *m1*, направляясь далее к анальному конусу.

Вальварные мышцы — *m4*, *m5(7)* и *m8(3)* (см. рис. 3, 2; 4, 1).

m4 отходят от винкулума и внедряются в вальвы, прикрепляясь к их медиальной стенке в основании щетинистой дистальной лопасти.

m5(7) — интравальварные мышцы поперечные (см. рис. 4, 1). Они идут от саккулусов к костальному краю вальв. Медиальные мышечные волокна направлены в вальве строго дорсовентрально, но латеральные волокна незначительно отклоняются в стороны.

m8(3) связывает ветви вильчатой юксты с основанием медиального края саккулусов (рис. 3, 2).

Фаллические мышцы — *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b* (см. рис. 3, 1, 2)

m6(5) — протракторы эдеагуса, отходят парамедиально от дорсомедиального поперечного моста тегумента к аподемальным лопастям эдеагуса. На рисунке мышца перерезана, изображена двумя частями.

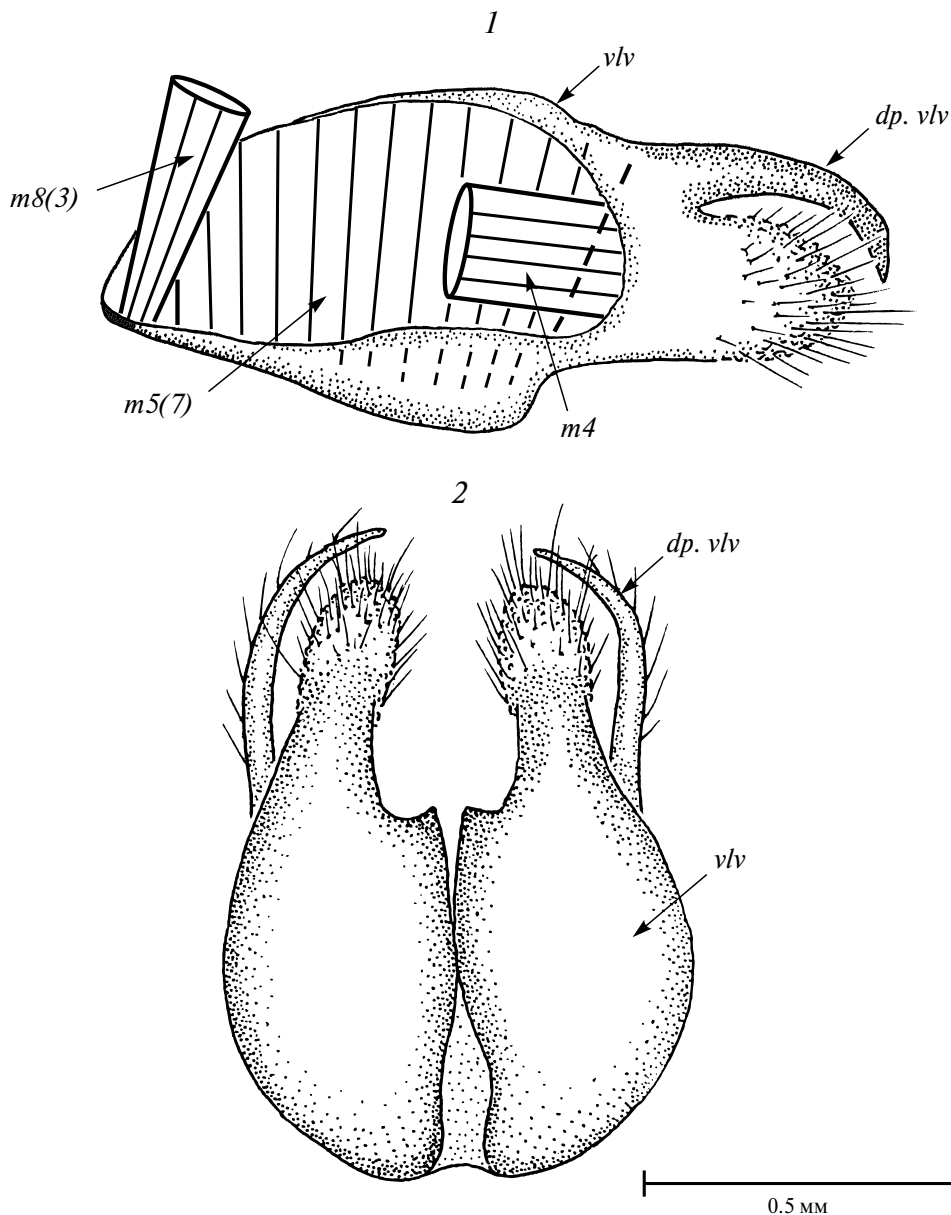


Рис. 4. *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]), фрагменты гениталий самцов, скелет и мускулатура.

1 — левая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 — вальвы, вентральная сторона.

Обозначения см. в подписи к рис. 1.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса, идут от вентромедиальной части винкулума к аподемальному отростку эдеагуса снизу.

m7(6)b — производные ретракторов эдеагуса, идут от передних углов латеральных долей тегумена к склеротизованной части сагума (*sagum*).

Hemiargus ramon (Dognin, 1887).

Гениталии этого вида были исследованы ранее (Стекольников, Кузнецов, 2005: рис. 42–45). Повторное анатомирование с применением более современной световой оптики частично подтвердило прежние данные, однако указание на разделение поперечно расположенной интравальварной мышцы *m5(7)* на 3 пучка оказалось неверным. В действительности имел место артефакт — механическое нарушение расположения отдельных поперечных волокон единого широкого мускула. Это подтверждено нами для обоих исследованных видов, *Hemiargus ramon* и *H. hanno*.

Скелет гениталий самцов и прикрепление мышц у *H. ramon* и *H. hanno* сходны.

Itylos nodo (Balint et Johnson, 1995).

Скелет

Генитальный сегмент представлен аннулусом, состоящим из широкой дорсальной области (тегумена) и узкой вентральной части (винкулума) (рис. 5, 1).

Тегумен (рис. 5, 1) в виде жесткой поперечной балки, переходящей по краям в латеральные лопасти, закругленные в основании.

Винкулум узкий, без четкой границы с тегуменом. Саккус отсутствует.

Ункус (рис. 5, 1–3) представлен парой вытянутых лопастей, раздвинутых в основании. Между лопастями ункуса выступает анальный конус. Под основаниями ветвей ункуса расположены основания субункусов (см. рис. 5, 2, 3) с отходящими от них изогнутыми дистальными выростами, направленными заостренными концами назад.

Вальвы (рис. 6, 1, 2) пластинчатые, треугольные с закругленной вершиной. Костальный край дистально заканчивается малозаметным крючковидным отростком. Сочленовная мембрана между вальвами и аннулусом крайне узкая и короткая вентрально, но в латеральной области значительно расширена, обеспечивая вальвам свободу движений. Вальвы не слиты между собой и расположены в вертикальных плоскостях (см. рис. 6, 2).

Юкста (см. рис. 6, 1, 3) вильчатая, с длинными ветвями, доходящими до дорсальной области генитального сегмента.

Эдеагус (см. рис. 5, 1, 3) расположен в дорсальной области гениталий и представлен толстой субзональной областью и тонкой копьевидной супразоной. В межзональной области эдеагус окружен окологональным кольцом с аподемальными крыловидными выростами (*alulae*). Базальный вырост (*caecum penis*) отсутствует и замещен двумя аподемальными выступами.

Мускулатура

Найдено 9 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)* (см. рис. 5, 1–3; 6, 1, 3).

m1 — депрессоры ункуса (рис. 5, 1), отходят от оснований латеральных долей тегумента, выстилая всю их внутреннюю поверхность, и прикрепляются к основанию ветвей ункуса.

m2(10) — ретракторы анального конуса, тонкие (не обозначены на рисунке).

Вальварные мышцы: *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b* и *m8(3)* (см. рис. 6, 1).

m4 — аддукторы вальв, отходят от латеральных частей винкулума к сочленовному краю вальвы возле ее верхнего дистального угла.

m5(7) — интравальварные мышцы, представлены 2 парами мышц, отходящими от саккулуса в разных направлениях: *m5(7)a* — поперечные мышечные волокна, связывающие саккулус с костальным краем в основании вальвы; *m5(7)b* — продольные мышечные волокна, отходящие от саккулуса косо назад, прикрепляются к наружному краю вальвы.

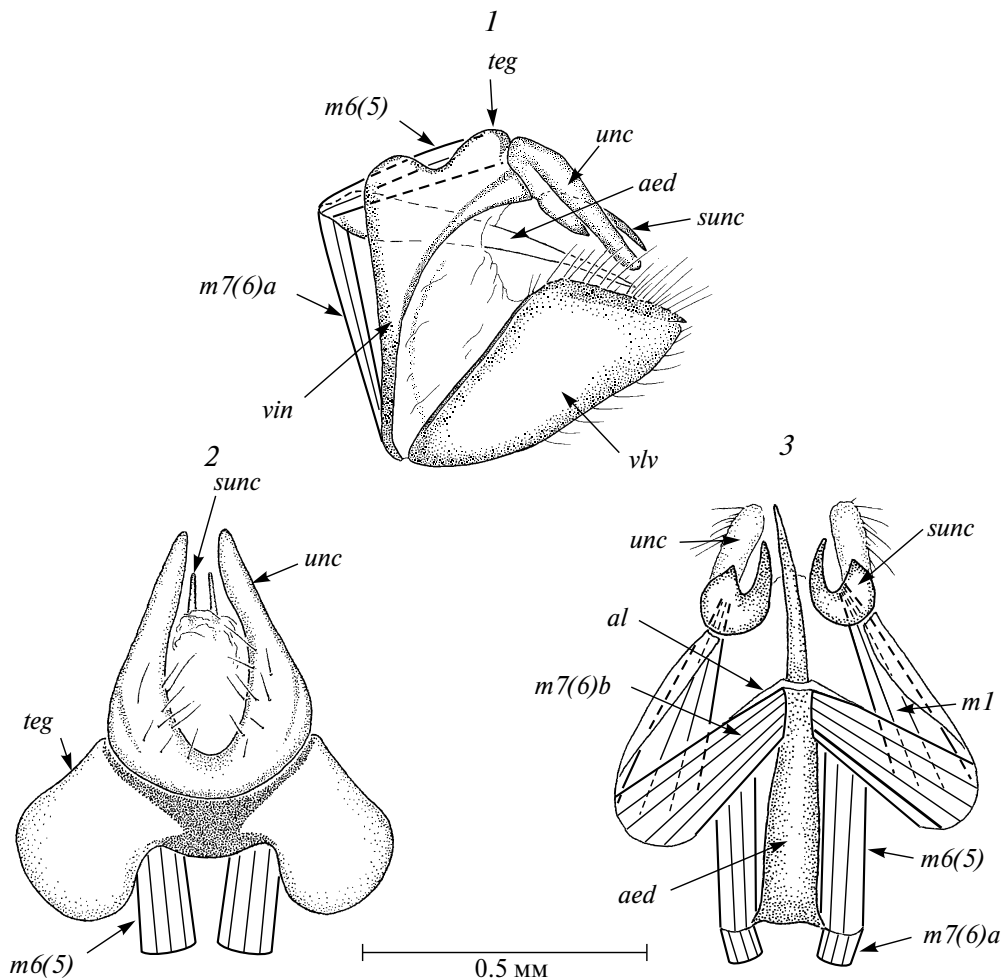


Рис. 5. *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — тегумент и ункус, вид сверху; 3 — эдеагус и ункус, вид снизу.
Обозначения см. в подписи к рис. 1.

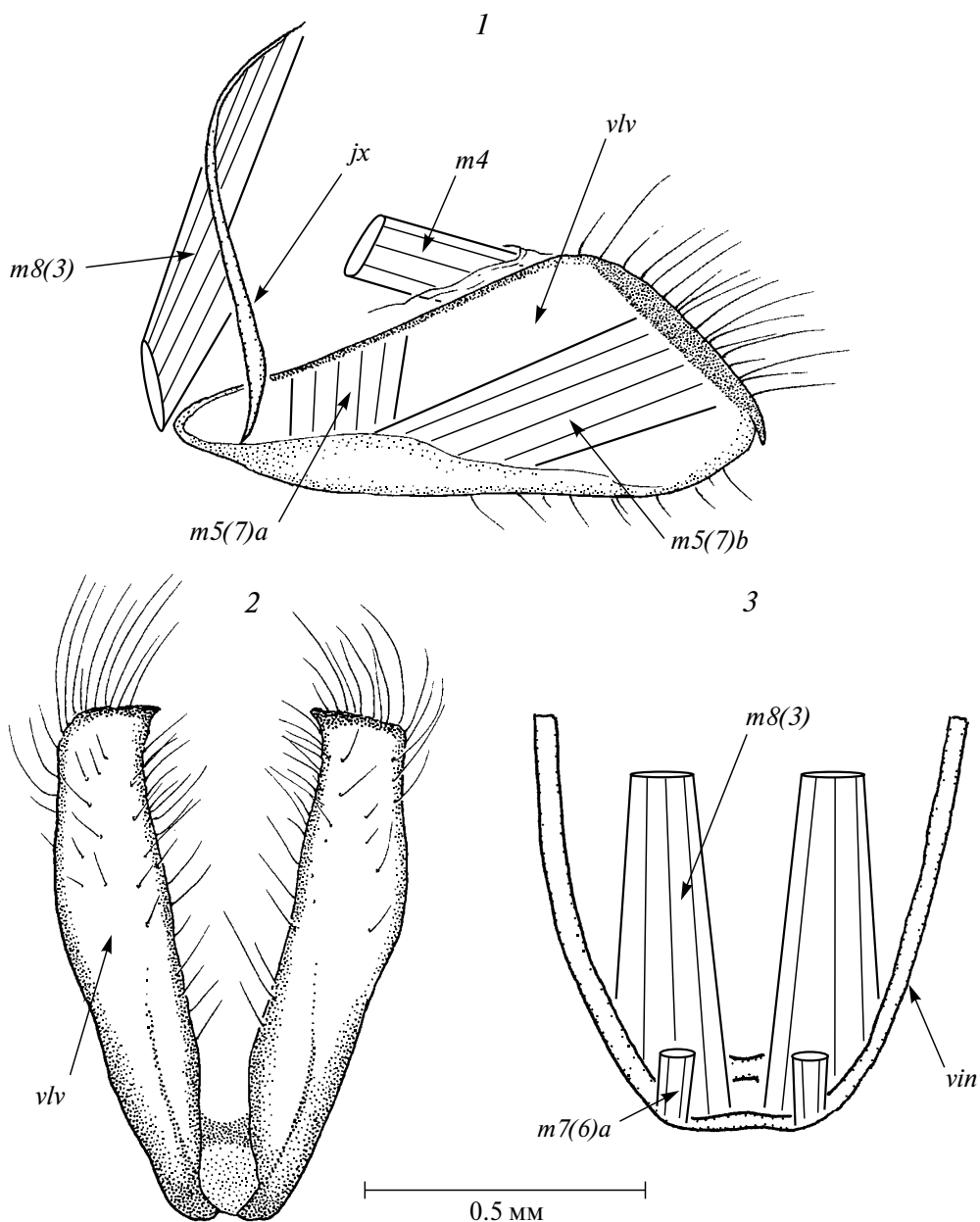


Рис. 6. *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995), фрагменты гениталий самцов, скелет и мускулатура.

1 — левая вальва и юкста, вид на медиальную поверхность; 2 — вальвы, вентральная сторона;

3 — винкулум, места прикрепления мышц, вид спереди.

Обозначения см. в подписи к рис. 1.

m8(3) связывают ветви юксты с винкулумом под местом прикрепления к нему *m7(6)* (см. рис. 6, 1, 2).

Фаллические мышцы: *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* (см. рис. 5, 1–3; 6, 3).

m6(5) — протракторы эдеагуса (см. рис. 5, 2, 3), крупные длинные мускулы, связывающие боковые аподемальные выступы эдеагуса с передним краем тегумена, прикрепляясь на нем парамедиально.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса (рис. 5, 1, 3), подходят к его основанию снизу от парамедиальной области винкулума.

m7(6)b — крупные мышцы, производные первичных ретракторов эдеагуса (рис. 5, 3). Они идут от переднего угла латеральных долей тегумена к аподемальным крыловидным выступам (*alulae*) околосонозного кольца эдеагуса, частично места их прикрепления расположены на латеральных частях последнего. Функция этих мышц неясна. Возможно, они являются синергистами ретракторов эдеагуса *m7(6)b*.

Itylos pelorias (Weymer, 1890) и ***Itylos pacis*** (Draudt, 1921).

Как установлено ранее (Vila et al., 2011), *Itylos pelorias* и *I. nodo* — сестринские виды. Третий исследованный вид, *Itylos pacis*, в свою очередь находится с ними в близком родстве. Это определило глубокое сходство гениталий самцов этих видов. Исследование вальварных мышц этих видов (*m5(7)a*, *m5(7)b*, *m8(3)* и *m4*) показало принципиальное сходство их расположения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки общего плана строения гениталий самцов в подтрибе Polyommatina

Все перечисленные признаки скелета и мускулатуры гениталий самцов, за исключением сагума, присущи как палеарктическим, так и неотропическим родам подтрибы Polyommatina. В наибольшей степени исходному плану строения подтрибы отвечают роды Старого Света, *Freyeria* Sibatani et Ito, *Chilades* Moore и *Luthrodes* Druce (Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013).

Исходный план строения Polyommatina включает следующие структуры и их особенности:

- 1) тегумен расположен в дорсомедиальной области в виде узкого перешейка с гипертрофированными латеральными лопастями;
- 2) двулопастной ункус;
- 3) серповидно изогнутые субункусы;
- 4) узкий, не сочлененный с тегуменом винкулум, лишенный саккуса;
- 5) трапезиевидные вальвы с дорсокаудальным дистальным отростком;
- 6) вильчатая юкста;
- 7) эдеагус располагается в дорсальной области гениталий под тегуменом и имеет крыловидные отростки в зональной области;
- 8) исходный план гениталий включает 8 пар мускулов: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)*. Почти все эти мышцы, кроме *m8(3)* и *m5(7)*, сохраняют стабильное положение в обеих филогенетических ветвях подтрибы.

Эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов неотропической линии Polyommata

Дивергенция между Polyommata Старого и Нового Света произошла ориентировочно около 13.5 млн лет назад (Talavera et al., 2013). За это время в эволюции обеих биогеографических линий произошли существенные преобразования в генитальном аппарате самцов по сравнению с архаичными и наиболее близкими к исходному плану строения подтрибы Polyommata палеарктическими родами *Chilades*, *Luthrodes* и *Freyeria*.

Фаллические мышцы и сагум

Все 3 пары мышц эдеагуса, *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b*, входят в исходный план строения гениталий Polyommata, однако одна из этих пар мышц (вторичный ретрактор эдеагуса, *m7(6)b*) в некоторых родах неотропической ветви меняет место своего прикрепления. Если место прикрепления *m7(6)b* у *Nabokovia cuzquenha* и *Itylos nodo* находится на крыловидных отростках эдеагуса (*al*), соответствуя исходному плану строения подтрибы, то у *Hemiargus hanno* и *H. ramon* место прикрепления этих мышц переместилось на сагум (*sagum*). Эта структура у *Hemiargus* представляет собой мембранозное вздутие анеллуса и несет по бокам склеротизированные участки. Сагум найден только у неотропических Polyommata и развит в сестринских кладах — [(*Hemiargus* + *Echinargus* Nabokov) + *Cyclargus* Nabokov] и [*Pseudolucia* Nabokov + (*Nabokovia* Hemming + *Eldoradina* Balletto)], причем во второй кладе он описан только у *Pseudolucia* (Nabokov, 1945). По литературным данным, в перечисленных родах склеротизированные участки сагума развиты гораздо сильнее, чем у *Hemiargus*, и часто зазубрены. Такое усиление склеротизации сагума позволяет *a priori* распространить обнаруженный у *Hemiargus* феномен необычного прикрепления *m7(6)b* на другие роды, у представителей которых развита эта структура.

Скелетное вооружение вальв

У Polyommata Старого Света в вальвах значительно модифицируется костальный край из-за развития особого, вальварно-укусного компрессорного типа сцепления придатков (Кузнецов, Стекольников, 2001; с. 44). Подобные изменения у неотропических голубянок отсутствуют, но развиваются жесткие зубцы в дистальной части вальв, способствующие более эффективной фиксации брюшка самки (Nabokov, 1945; plate 3, 6). Подобные зубцы широко распространены и в палеарктической линии Polyommata (Корзеев, Стекольников, 2016). Они возникают в неродственных кладах обеих филогенетических линий, представляя собой тривиальный пример гомоплазии.

Мускулатура вальв — мышцы *m5(7)*

В исходном состоянии у Lycaenidae интравальварные мышцы *m5(7)* расположены продольно (Stekolnikov, Korzeev, 2017; Корзеев, Стекольников, 2022). На следующем этапе эволюции вальв в подсем. Polyommatinae наблюдается переход от продольного расположения мышц к поперечному или веерному, как, например, у анцестральных Leptotina (*Leptotes* Scudder) и Polyommata (*Luthrodes* Druce) (Стекольников и др., 2013). В дальнейшем внутри палеарктических Polyommata эволюция гениталий шла в направлении расщепления интравальварных мышц на 2 антагонистичных мускула, которые образуют хиазму, обеспечивая сгибание вальв как в поперечной, так и в продольной плоскости (Стекольников, 2010).

Мускулатура вальв в неотропической линии исследована на примере 6 видов 3 родов, расположенных в родственных кладах. Возраст старшей трибы [(*Hemiargus* + *Echinargus*) + *Cyclargus*] составляет примерно 10 млн лет (Talavera et al., 2013). Интравальварные мышцы *m5(7)* у *Hemiargus hanno* и *H. ramon* представлены поперечными мышечными волокнами. Их положение такое же, как и у ранее исследованных видов из Старого Света, *Freyeria trochylus* (Freyer, 1845) или *Luthrodes contracta* (Butler, 1880) (Стекольников, 2010: рис. 6–9), возраст которых соответствует возрасту трибы, включающей *Hemiargus*. Таким образом, у Polyommatina даже какое-то время после их дивергенции на неотропическую и голарктическую биогеографические линии интравальварные мышцы занимали поперечное положение. Несколько позднее от клады, включающей *Hemiargus*, отделились 2 сестринские клады. В одну из них вошел род *Nabokovia*, в другую — *Itylos* Draudt. У представителей этих более молодых родов наблюдается расщепление вальварной мышцы на две. Волокна этих мышц образуют хиазму, как у голарктических *Polyommatus* Latreille и близких к нему родов.

Таким образом, дифференциация мышц *m5(7)* в обеих биогеографических линиях возникла независимо, демонстрируя пример гомоплазии.

Мускулатура вальв — мышцы *m8(3)*

Мышцы *m8(3)* в пределах дитризных чешуекрылых в большинстве случаев занимают исходное для них юксто-винкулярное положение. Однако у части высших дитризных чешуекрылых, например у Noctuiiformes, одно из мест прикрепления *m8(3)* перешло с винкулула на саккулулы вальв (Тихомиров, 1979а, 1979б, 1981). Такой же процесс спорадически протекал и в других группах, включая Nymphalidae и Lycaenidae (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001). В пределах Lycaenidae отмечается неординарная топография *m8(3)*. Так, в наиболее древних группах, у Aphnaeinae (Корзеев, Стекольников, 2022), Lipteninae (Stekolnikov, Korzeev, 2020) и Miletinae (Корзеев, Стекольников, 2021) наблюдаются либо продвинутое юксто-вальварное положение мышц *m8(3)*, либо их полная редукция. Юксто-вальварное положение этих мышц установлено также у большинства Polyommatinae, в том числе и в архаичных ориентальных родах этого подсемейства (*Anthene* Boie, *Pithecops* Horsfield и *Una* de Nicéville) (Стекольников, Корзеев, 2019). Наоборот, у части Polyommatinae, в подтрибе Cupidina с резко модифицированным генитальным аппаратом отмечается аналогичное анцестральному состоянию юксто-винкулярное положение мышц *m8(3)* (Кузнецов, Стекольников, 2001). В другой морфологически продвинутой подтрибе Scolitantidina отмечено расщепление этих мышц на два пучка, один из которых идет от юксты к винкулулу, а второй — к саккулулам (Стекольников, Кузнецов, 2005).

Если полный переход мест прикрепления *m8(3)* с винкулула на саккулулы вальв произошел у предков трибы Polyommatinae, то их прикрепление к винкулулу предположительно представляется вторичным явлением. Точно так же одновременное прикрепление этих мышц к винкулулу и вальвам логично рассматривать как вторичный переход мест прикрепления части волокон с вальв на винкулул. Такой переход без изменения функционирования мышц может быть обеспечен узостью сочленовой мембраны между саккулулами и медиальной областью винкулула.

В неотропической ветви подтрибы Polyommatina у *Nabokovia* и *Hemiargus* *m8(3)* также сохраняется вторичное юксто-вальварное положение, соответствующее исходному состоянию у Lycaenidae. Однако в роде *Itylos*, расположенном на кладограмме между *Nabokovia* и *Hemiargus*, мышцы *m8(3)* занимают юксто-винкулярную позицию.

Таким образом, подобно палеарктической ветви *Polyommata*, юксто-винкулярное положение мышцы в роде *Itylos* является результатом параллельного вторичного возврата топографии мышцы к ее исходному состоянию у предков *Polyommata*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хорошо поддержанная и хронологически откалиброванная филогения процветающей ныне подтрибы *Polyommata* (Talavera et al., 2013) обеспечила возможность проведения сравнения эволюции скелета и мускулатуры гениталий самцов двух клад, одна из которых представляет фауну Южной Америки и противопоставлена голубянкам Старого Света. Время дивергенции этих клад составляет ориентировочно 13.5 млн лет. Сопоставив признаки строения гениталий голарктической и неотропической клад *Polyommata*, мы установили ожидаемую идентичность их исходного плана строения. Однако на протяжении 13.5 млн лет в обеих кладах возникли уникальные признаки вместе с небольшим набором параллельных изменений.

Наиболее заметной аутапоморфией внутри неотропической филогенетической ветви является описанная и изображенная Набоковым (Nabokov, 1945) уникальная структура — *sagum*, расположенная между вершинами юксты и крыловидными выростами эдеагуса. Сагум развит в роде *Pseudolucia* и в монофилетической группе родов *Cyclargus*, *Echinargus* и *Hemiargus*. У исследованных видов, *Hemiargus hanno* и *H. ramon*, нами было обнаружено уникальное изменение мест прикрепления вторичных ретракторов эдеагуса *m7(6)b* с крыловидных отростков эдеагуса на *sagum*. Предполагается, что перемещение *m7(6)b* на *sagum* произошло и у других видов, имеющих эту структуру, о чем свидетельствует значительное усиление его склеротизации.

Распределение *sagum* по ветвям кладограммы неотропической линии *Polyommata* демонстрирует независимое и параллельное развитие этой структуры одновременно с предполагаемым нами переходом на нее мест прикрепления *m7(6)b*.

Различия в эволюции мускулатуры между неотропическими *Polyommata* и остальными родами обнаружены также в случаях преобразования вальварных мышц *m5(7)* и *m8(3)*.

1. У палеарктических *Polyommata* почти во всем наборе родов происходит расщепление интравальварных мышц *m5(7)* на 2 антагонистических мышечных пучка. В неотропической ветви также обнаружено расщепление внутренних мышц вальв (роды *Itylos* и *Nabokovia*), в то время как у более древнего по сравнению с ними рода *Hemiargus* сохраняется анцестральное для подтрибы поперечное расположение единого мышечного пласта. Это свидетельствует о независимом расщеплении интравальварных мышц у *Itylos* и *Nabokovia*.

2. Вторичное для трибы *Polyommata* юксто-вальварное положение *m8(3)* сохранилось у двух из трех исследованных родов неотропической ветви, *Nabokovia* и *Hemiargus*. В роде *Itylos* базальные места прикрепления этих мышц вновь сдвинулись с вальв на винкулум, вторично заняв винкуло-юкстальное положение, соответствующее исходному состоянию гениталий высших дитризных чешуекрылых (Кузнецов, Стекольников, 2001). Внутри палеарктической ветви подтрибы *Polyommata* также наблюдается возврат к первичному винкуло-вальварному положению мышц *m8(3)*. Таким образом,

эволюция мышц *m8(3)* в неотропической и палеарктической филогенетических линиях протекала параллельно.

Прикрепление остальных мышц в обеих филогенетических ветвях идентично.

В качестве примера параллельных изменений скелетных структур можно привести независимое возникновение зубцов различных размеров, формы и количества на дорсальных отростках вальв у голарктических (Корзеев, Стекольников, 2016) и у неотропических видов *Polyommata* (Nabokov, 1945).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны сотрудникам кафедры энтомологии Санкт-Петербургского университета Н. Ю. Клюге и В. А. Лухтанову, собравшим по нашей просьбе в 2013 г. бабочек для анатомических исследований во время энтомологической экспедиции, проведенной при поддержке университета. Мы признательны также В. А. Лухтанову за предоставление в наше распоряжение серий пойманных и зафиксированных в 2004 г. голубянок из Эквадора и анонимному рецензенту за полезные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено благодаря помощи Санкт-Петербургского университета в организации и финансовом обеспечении энтомологической экспедиции в Южную Америку (Перу, 2013 г.) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 18-04-00312-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2016. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: заключительный этап эволюции скелетных признаков гениталий самцов в подтрибе *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae). Часть 1. Вальвы, эдеагус и юкта. Энтомологическое обозрение **95** (3): 473–503. [Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2016. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 1. Valvae (distal part), aedeagus, and juxta. *Entomological Review* **96** (6): 647–671. <https://doi.org/10.1134/S0013873816060014>
- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2021. Мускулатура гениталий самцов голубянок трибы *Miletini* (Lepidoptera, Lycaenidae: *Miletinae*). Энтомологическое обозрение **100** (1): 59–78. <https://doi.org/10.31857/S0367144521010056>
- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2022. Мускулатура гениталий самцов голубянок подсем. *Aphnaeinae* (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **101** (1): 111–126. <https://doi.org/10.31857/S0367144522010075>
- [Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2022. Muscles of the male genitalia in the butterfly subfamily *Aphnaeinae* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **102** (1): 82–94. <https://doi.org/10.1134/S0013873822010079>
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1998. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействах *Riodinidae* и *Lycaenidae* (Lepidoptera). Энтомологическое обозрение. **77** (2): 443–461. [Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Evolution of male genital skeleton and muscles in the families *Riodinidae* and *Lycaenidae* (Lepidoptera). *Entomological Review* **78** (6): 691–705.]
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 2001. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). СПб.: Наука, 462 с.
- Стекольников А. А. 2010. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе *Lycaenidae* (Lepidoptera). II. Инфратриба *Polyommata* Swainson, 1827. Энтомологическое обозрение **89** (3): 561–587.

- [Stekolnikov A. A. 2011. Evolution of the skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): II. Infratribe Polyommata Swainson, 1827. *Entomological Review* **91** (1): 37–57. <https://doi.org/10.1134/S0013873811010040>].
- Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2019. Мускулатура гениталий самцов ориентальных видов сем. Lycaenidae (Lepidoptera). Трибы Lycaenisthinae и Polyommatinae. Энтомологическое обозрение **98** (2): 339–357. [Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Morphology of the male genitalia in the Oriental species of the family Lycaenidae (Lepidoptera). Tribes Lycaenisthinae and Polyommatinae. *Entomological Review* **99** (3): 1–16. <https://doi.org/10.1134/S001387381903001X>]
- Стекольников А. А., Кузнецов В. И. 2005. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). I. Секции *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. Энтомологическое обозрение **84** (4): 738–760. [Stekolnikov A. A., Kuznetsov V. I. 2005. Evolution of skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): I. The *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, and *Itylos* sections. *Entomological Review* **85** (9): 1055–1073]
- Стекольников А. А., Лухтанов В. А., Корзеев А. И. 2013. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов в подтрибе Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **92** (3): 517–536. [Stekolnikov A. A., Lukhtanov V. A., Korzeev A. I. 2014. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: Evolution of the male genital skeletal/muscular system in the subtribe Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **94** (2): 166–180. <https://doi.org/10.1134/S0013873814020031>]
- Тихомиров А. М. 1979а. Филогенетические связи и классификация медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Энтомологическое обозрение **58** (1): 116–127.
- Тихомиров А. М. 1979б. Филогенетические связи в семействе Noctuidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Труды Зоологического института АН СССР, т. 82, с. 75–99.
- Тихомиров А. М. 1981. Таксономическая структура семейства Notodontidae и его положение в системе чешуекрылых (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии гениталий дальневосточных видов. Труды Зоологического института АН СССР, т. 103, с. 62–72.
- Forbes W. T. M. 1939. The muscles of the lepidopterous male genitalia. *Annals of the Entomological Society of America* **1**: 1–10.
- Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2017. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 2. Uncus and subunci. *Entomological Review* **97** (8): 1031–1047. <https://doi.org/10.1134/S0013873817080024>
- Kuznetsov V. I., Naumann C. M., Speidel W., Stekolnikov A. A. 2004. The skeleton and musculature of male and female terminalia in *Oenosandra boisduvalii* Newman, 1856 and the phylogenetic position of the family Oenosandridae (Insecta: Lepidoptera). *SHILAP Revista de Lepidopterologia* **32** (128): 297–313.
- Lukhtanov V. A., Kandul N. P., Plotkin J. B., Dantchenko A. V., Haig D., Pierce N. E. 2005. Reinforcement of prezygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies. *Nature* **436** (21): 385–389. <https://doi.org/10.1038/nature03704>
- Nabokov V. 1945. Notes on Neotropical Plebejinae (Lycaenidae, Lepidoptera). *Psyche* **52** (1–2): 1–61.
- Pierce N. E., Braby M. F., Heath A., Lohman D. J., Mathew J., Rand D. B., Travassos M. A. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology* **47**: 733–771.
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2017. The musculoskeletal system of male genitalia in *Curetis bulis* Westwood, 1851 (Lepidoptera, Lycaenidae: Curetinae) and *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Lepidoptera, Riodinidae: Nemeobiinae). *Entomological Review* **97** (1): 1–9. <https://doi.org/10.1134/S001387381701001X>
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2020. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **99** (9) (for 2019): 1239–1266.
- Talavera G., Lukhtanov V. A., Pierce N. E., Vila R. 2013. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: The systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Cladistics* **29**: 166–192. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00421.x>
- Vila R., Bell C. D., Macniven R., Goldman-Huertas B., Ree R. H., Marshall R. C., Bálint Z., Johnson K., Benyamini D., Pierce N. E. 2011. Phylogeny and palaeoecology of *Polyommatus* blue butterflies show Beringia was a climate-regulated gateway to the New World. *Proceedings of the Royal Society. Series B: Biological Sciences* **278** (1719): 2737–2744.

Vila R., Lukhtanov V. A., Talavera G., Gil-T. F., Pierce N. E. 2010. How common are dot-like distributions? Taxonomical oversplitting in western European *Agrodiaetus* (Lepidoptera: Lycaenidae) revealed by chromosomal and molecular markers. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 130–154. 10.1111/j.1095-8312.2010.01481.x

COMPARISON OF THE EVOLUTION OF THE MALE SKELETO-MUSCULAR GENITALIA SYSTEM OF THE SUBTRIBE POLYOMMATINA (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) IN THE FAUNAS OF THE OLD WORLD AND NEW WORLD

A. A. Stekolnikov, A. I. Korzeev

Key words: Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommata, male genitalia, musculature, phylogeny.

SUMMARY

Comparison of the morphological evolution of the two biogeographic groups of the subtribe Polyommata, the Old World and the New World ones, is carried out for the first time. Muscles of the male genitalia of the South American species *Nabokovia cuzquenha* Bálint et Lamas, 1997; *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]); *Hemiargus ramon* (Dognin, 1887); *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995); *I. pelorias* (Weymer, 1890) and *I. pacis* (Draudt 1921) are described in detail. On the background of the profound similarity of the male genitalia muscles of the subtribe Polyommata between the faunas of the Old World and New World, a clear autapomorphy of the species of the genus *Hemiargus* is found—shift of the attachment of the secondary retractors of aedeagus, *m7(6)b*, from the *alulae* on the *sagum*, a unique skeletal structure near the aedeagus in South American Polyommata. A parallel appearance of this character within the South American clade is speculated. An independent and simultaneous splitting of the intravalvar muscles *m5(7)* in the Neotropical and Holarctic lineages of the subtribe Polyommata after their divergence is described.

УДК 595.771 (571.651)

ТИПУЛОИДНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA, TIPULOIDEA: TIPULIDAE, LIMONIIDAE) ГОРНО-ТУНДРОВЫХ ЛАНДШАФТОВ ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ (РОССИЯ)

© 2024 г. Н. М. Парамонов,^{1*} О. А. Хрулёва^{2**}

¹Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания
и техники им. С. И. Вавилова РАН

Университетская наб., 5, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: param@zin.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

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

Поступила в редакцию 22.07.2024 г.

После доработки 09.08.2024 г.

Принята к публикации 09.08.2024 г.

На основе исследований, проведенных в 2011 и 2021 гг., а также коллекционных материалов Зоологического института РАН (С.-Петербург) составлен аннотированный список типулоидных двукрылых, собранных в окрестностях г. Певек (Чукотский автономный округ, северо-восточное побережье Чаунской губы). Он содержит 10 видов сем. Tipulidae (120 экз.) и три вида сем. Limoniidae (7 экз.), из которых *Tipula* (*Odonatisca*) *subarctica* Alexander, 1919 и *Symplecta* (*Symplecta*) *scotica* (Edwards, 1938) впервые указаны для Чукотского АО. Основу фауны составляют виды с арктическими и аркто-монтанными ареалами, часть из которых ограничена крайним северо-востоком Азии; треть видов имеют гипоаркто-монтанные ареалы. Особенность экологического состава фауны — бедность гигрофильными таксонами (в сем. Tipulidae всего один вид). В районе исследования наиболее обычен гипоаркто-монтанный *Tipula* (*Vestiplex*) *montana excisoides* Alexander, 1934. Большинство остальных видов имеют низкую численность; часть из них собраны в единичных экземплярах, что особенно характерно для лимониид.

Ключевые слова: Tipulidae, Limoniidae, Чукотский АО, Арктика, тундровая зона, новые находки, биотопическое распределение, численность.

DOI: 10.31857/S0367144524030037, EDN: MTEUAW

Типулоидные двукрылые (надсем. Tipuloidea), в первую очередь виды сем. Tipulidae, в различных регионах тундровой зоны относятся к числу массовых и экологически значимых компонентов энтомофауны (MacLean, Pitelka, 1971; MacLean, 1975; Чернов, 1978, 1980, 1995; Ланцов, Чернов, 1987). В Чукотском АО достаточно подробно были изучены типулоидные двукрылые о. Врангеля, сведения по ним опубликованы в ряде статей (Хрулёва, 1987; Хрулёва, Девятков, 2019; Brodo et al., 2022; Khruleva et al., 2024, в печати). Сведения о типулоидных двукрылых материковых территорий Чукотского АО, относя-

щихся к арктическому региону (CAVM Team, 2003), содержатся в значительном числе работ (Савченко, 1964, 1977, 1978, 1979, 1980, 1983; Савченко, Пархоменко, 1980; Brodo, 1987, 1990, 2009, 2012, 2017; Starý, 2004; Starý, Brodo, 2009; Pilipenko, 2011; Starkevich, Ponomarev, 2016). Общий объем опубликованного материала составил около 150 экз., причем основная его часть собрана в период 1930—1970 гг. Всего в этих работах указано 17 видов Tipulidae, 20 Limoniidae и 7 видов Pediciidae, представители сем. Cyndrotomiidae не найдены.

В основу настоящей статьи положены сборы Tipuloidea, проводившиеся О. А. Хрулёвой в 2011 и 2021 гг. в окрестностях г. Певек (Чаунский р-н Чукотского АО). По материалам сезона 2011 г. был описан новый вид лимониид *Rhipidia (Rhipidia) chukotica* Devyatkov, 2024 (Девятков, 2024). В той же работе В. И. Девятков, определивший материал сезона 2011 г., отметил, что в этом районе были собраны следующие виды типулид (без приведения данных этикеток): *Tipula (Lunatipula) trispinosa* Lundström, 1907, *T. (Pterelachisus) carinifrons carinifrons* Holmgren, 1883, *T. (P.) tristriata* Lundström, 1915, *T. (Savtshenkia) anadyrensis* Pilipenko, 2011 и *T. (Vestiplex) montana excisoides* Alexander, 1934. В настоящей статье обобщены материалы обоих сезонов и использованы ранее не публиковавшиеся материалы К. Б. Городкова из этого района. Представлен полный аннотированный список типулоидных двукрылых, собранных в окрестностях Певека, и рассмотрены особенности состава фауны и биотопического распределения видов.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы типулоидных двукрылых проводились в ходе изучения группировок наземных членистоногих в северо-восточной части побережья Чаунской губы (Россия, Чукотский АО, Чаунский р-н, окр. г. Певек; рис. 1). Район расположен в западной части Чукотского АО. Климат этого региона континентальный; годовая сумма осадков составляет около 220 мм, из них примерно 100 мм приходится на безморозный период. Средняя температура самого холодного месяца (февраль) составляет -27.5°C . Положительные температуры воздуха приходятся на период с июня по сентябрь; среднемесячные температуры в эти месяцы составляют соответственно 5.4, 8.4, 7.3 и 3°C . Район расположен в подзоне средних гипоарктических (типичных) тундр (Юрцев и др., 2010). В растительном покрове содоминируют гипоарктические (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*) и арктоальпийские кустарнички (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix phlebophylla*, *S. polaris*). Кустарниковые ивняки вне поймы практически отсутствуют, а высота зарослей *Betula exilis* не превышает 20–30 см. По международной классификации (CAVM Team, 2003) биоклиматических подзон Арктики, район исследований расположен в низкой Арктике (подзона D).

Сборы проводились О. А. Хрулёвой в пяти точках (см. рис. 1), одна из которых находится в равнинной части, а остальные четыре — в окрестностях изолированного горного массива, образующего полуостров протяженностью около 15 км. Более подробное описание района приводится в ранее опубликованных статьях (Хрулёва, Коротяев, 2012; Хрулёва, Винокуров, 2021). Основная часть материала была собрана с помощью почвенных ловушек (пластиковые стаканы объемом 200 мл, на треть заполненные водой с добавлением поваренной соли) и энтомологических укусов (несколько серий по 25 взмахов). Кошение несколько раз в сезон проводилось в биотопах, где были выставлены почвенные ловушки (суммарно 100–300 взмахов в каждом укусе), отдельные

укосы были выполнены в ряде других местообитаний. Помимо этого, во всех обследованных точках в 2011 г. проводились ручные сборы и просеивание подстилки, а в 2021 г. — также сбор в желтые тарелки. Ниже приведен перечень обследованных точек с указанием объема учетов, выполненных количественными методами (почвенные ловушки, укосы).

1. Нижнее течение р. Апапельгын, 20 км СВ Певека, долина реки ($69^{\circ}48' \text{ N}$, $170^{\circ}39' \text{ E}$, ~40 м над ур. м.), 14.VI–25.VII.2011; укосы (2750 взмахов), почвенные ловушки (4 биотопа, всего 874 ловушко-суток (далее «л.-с.»)).

2. Сопка Янрапаакэнай (рис. 2, 1–6), 1 км С Певека ($69^{\circ}42' \text{ N}$, $170^{\circ}21' \text{ E}$, 41–237 м над ур. м.), предгорный шлейф и склоны южной и западной экспозиции. 2011 г. (1.VI–1.VIII): укосы (4275 взмахов), почвенные ловушки (12 биотопов, всего 3341 л.-с.). 2021 г. (16.VI–11.VII): укосы (5500 взмахов), почвенные ловушки (8 биотопов, всего 1130 л.-с.).

3. Северная часть сопки Пээкиней, около Певека (рис. 3, 1–6). В 2011 г. (24.V–29.VII) был обследован ряд местообитаний на склонах южной и северо-западной экспозиции ($69^{\circ}40' \text{ N}$, $170^{\circ}16' \text{ E}$, 96–201 м над ур. м.): укосы (1800 взмахов), почвенные ловушки (5 биотопов, всего 1507 л.-с.). В 2021 г. (14.VI–8.VII) сборы проводились в нижней части распадка и окружающих его склонов северной и южной экспозиции ($69^{\circ}41.5' \text{ N}$,



Рис. 1. Места проведения работ в окрестностях г. Певек.

1 — нижнее течение р. Апапельгын, 2 — окр. сопки Янрапаакэнай, 3 — северная часть сопки Пээкиней, 4 — южная часть сопки Пээкиней, 5 — окр. пос. Валькумей.

170°18' E, 110–131 м над ур. м.): укосы (2850 взмахов), почвенные ловушки (6 биотопов, всего 800 л.-с.).

4. Сопка Пээкиней, 7 км Ю Певека, долина ручья и окружающие ее склоны (69°38' N, 17°15' E, 150–251 м над ур. м.), 6.VI–13.VII.2011; укосы (900 взмахов), почвенные ловушки (1 биотоп, всего 90 л.-с.).

5. Окр. пос. Валькумей, 18 км Ю Певека, пологие склоны сопки (69°36' N, 170°13' E), 8.VI–29.VII.2011, укосы (1250 взмахов).

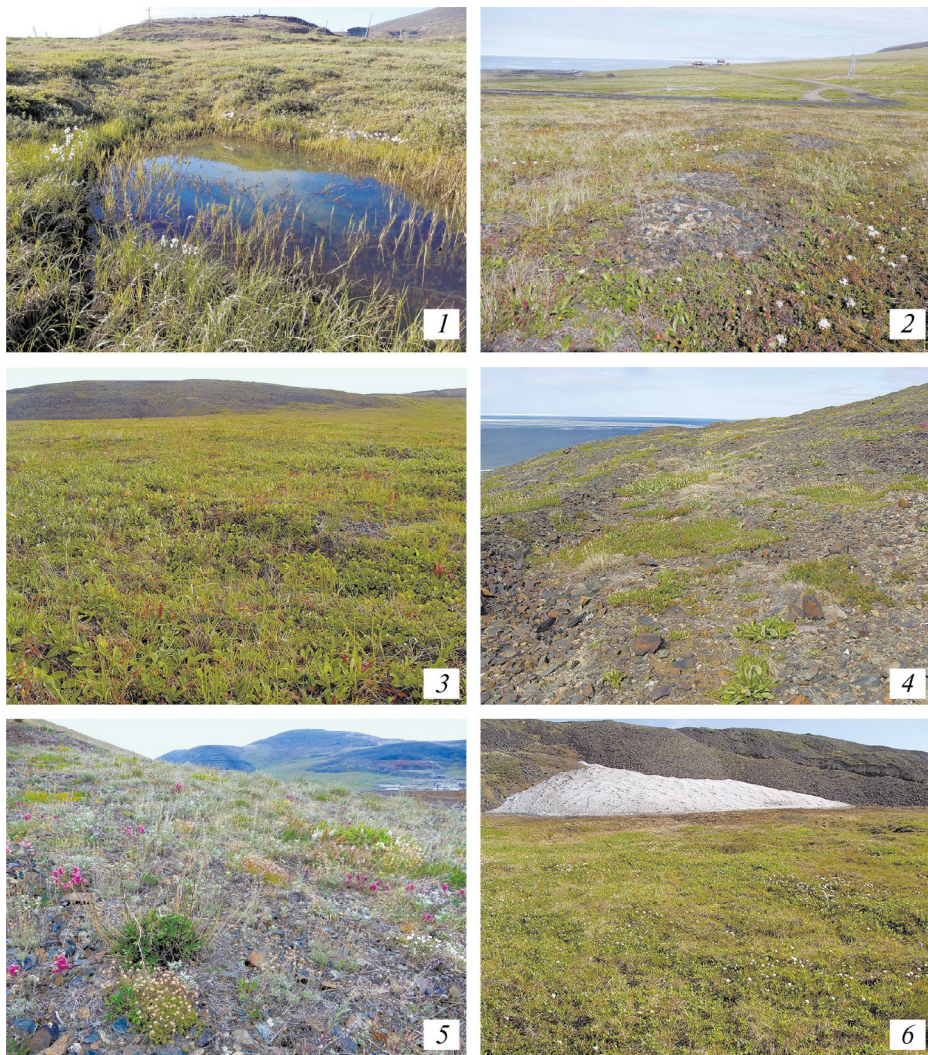


Рис. 2. Фотографии местообитаний в окрестностях сопки Янрапаакэнай.

1 — глубокая лужа на предгорном шлейфе, 2 — предгорный шлейф с пятнистым травяно-кустарничковым покровом, 3 — полидоминантная кустарничковая тундра на предгорном шлейфе, 4 — щебнистый склон южной экспозиции с пятнистым разнотравно-дриадовым покровом, 5 — сухая разнотравно-злаковая луговина на крутом склоне южной экспозиции, 6 — кустарничково-травяно-моховая сырая тундра на нагорной террасе под снежником.

Наиболее подробно были обследованы ближайшие окрестности Певека (точки 2, 3), где сборы проводились в оба сезона. На отдельно стоящей невысокой сопке Янрапакэнай (абсолютная высота 292 м над ур. м.) постоянные водотоки отсутствуют, а сырые местообитания занимают незначительные площади. На более высокой сопке Пээкиней (абсолютная высота 518 м над ур. м.) подобные местообитания распространены шире. В 2021 г. был обследован один из наиболее обводненных участков (межгорный распадок с небольшим ручьем).

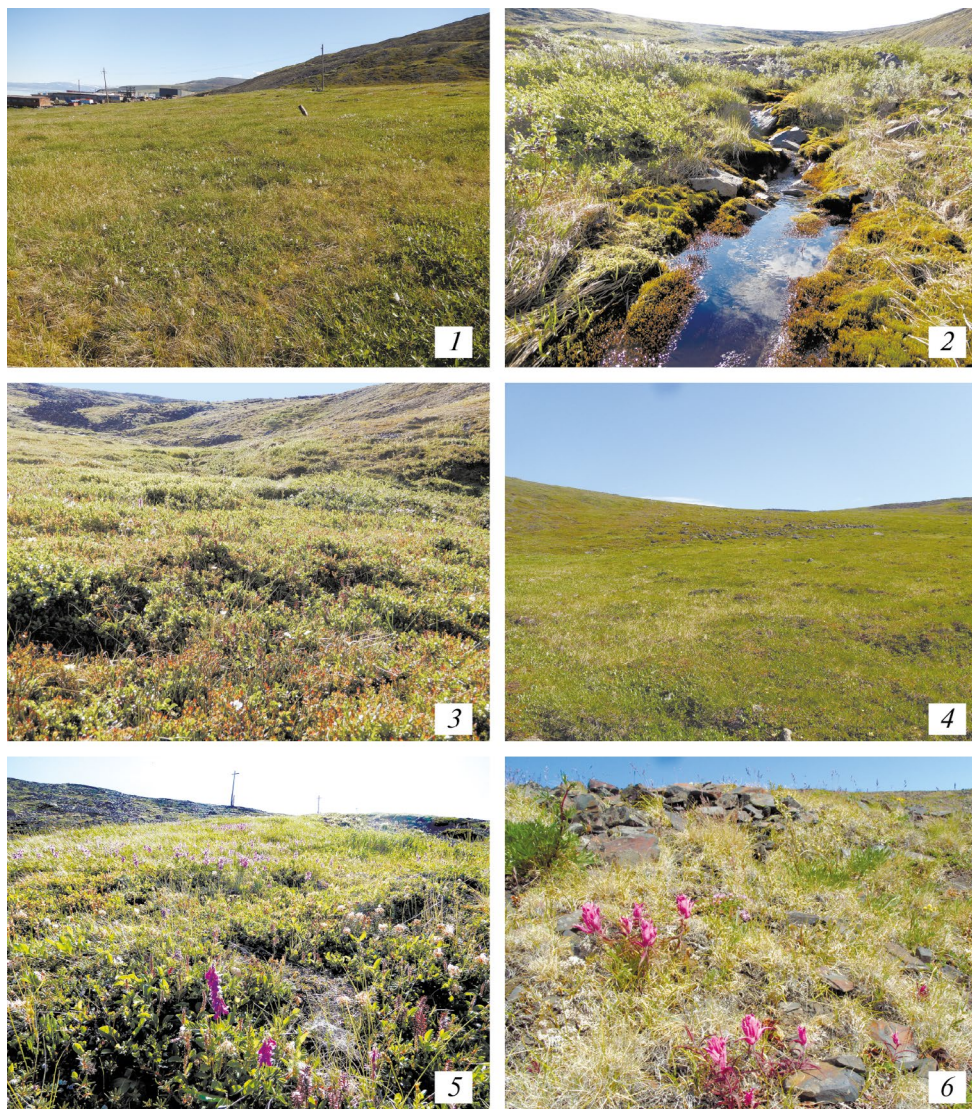


Рис. 3. Фотографии местообитаний северной оконечности сопки Пээкинэй.

1 — сырая депрессия на предгорном шлейфе, 2 — ручей в основании склона северной экспозиции, 3 — кустарничковая тундра в основании склона северной экспозиции, 4 — ложбина стока на склоне северо-западной экспозиции, 5 — нижняя часть склона юго-западной экспозиции со сплошным мохово-разнотравно-кустарничковым покровом, 6 — разнотравно-осочковая группировка на крутом склоне южной экспозиции.

Всего за два сезона вторым автором было собрано около 100 экз. Tipuloidea (для них в аннотированном списке сборщик не указан). Материал 2011 г., определенный В. И. Де-вятковым (Усть-Каменогорск, Казахстан), находится в коллекции Сибирского зоологического музея института экологии и систематики животных СО РАН (Новосибирск), а также в его личной коллекции. Сборы 2021 г. определены Н. М. Парамоновым и хранятся в коллекции Зоологического института РАН (ЗИН; С.-Петербург). Им также был обработан хранящийся в коллекции ЗИН материал по типулидам (30 экз.), собранный К. Б. Городковым в 1963 г. (г. Певек, пос. Валькумей) и 1972 г. (нижнее течение р. Апапельгын, 26 км ВСВ Певека). Судя по опубликованным этикеточным данным по мухам сем. Empididae (Shamshev et al., 2020), в 1963 г. сборы К. Б. Городкова в этом районе продолжались как минимум с 28 июня по 18 июля. Общее распространение видов приводится по каталогу П. Остербрука (Oosterbroek, 2024), а места находок видов на Чукотке — по работам, в которых опубликован конкретный материал.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Аннотированный список видов

Сем. TIPULIDAE Latreille, 1802

Nephrotoma lundbecki lundbecki (Nielsen, 1907).

Материал. Сопка Пээкиней, около Певека, каменистая россыпь по склону горы, 100–300 м над ур. м., 29.VI.1963 (К. Б. Городков), 1 ♂.

Распространение. Голарктический аркто-монтанный вид. В Евразии известен из южных тундр и различных горных районов Центральной Азии, в Северной Америке вид широко распространен по всей тундровой зоне, включая острова Канадского Арктического архипелага и Гренландию. Для Чукотского АО вид указывался с о. Врангеля (Хрулёва, Девятков, 2019), для материковой Чукотки приводится впервые.

Tipula (Lunatipula) trispinosa Lundström, 1907.

Материал. Нижнее течение р. Апапельгын, 20 км СВ Певека, кошение по разнотравью вдоль дороги, 22.VII.2011, 1 ♂. Сопка Пээкиней, около Певека, крутой склон южной экспозиции с пятнистым разнотравно-осочково-дриадовым покровом (см. рис. 3, 6), 160 м над ур. м., кошение, 11.VII.2011, 2 ♂, 1 ♀; там же, кошение по разнотравью вдоль дороги, 20.VII.2011, 1 ♀. Окр. пос. Валькумей, долина ручья с зарослями ивы и спиреи, ручной сбор, 29.VII.2011, 1 ♂; злаковый луг в пересохшем русле ручья, кошение, 29.VII.2011, 1 ♂.

Распространение. Евразиатский вид с преимущественно гипоаркто-монтанным распространением. Для Чукотки приводится в монографии Савченко (1964) без указания места сбора («самка, 26.07.1900, Акинфиев»); согласно заметкам К. И. Богдановича (1901), в этот день экспедиция находилась в Колючинской губе.

Tipula (Odonatisca) subarctica Alexander, 1919.

Материал. Нижнее течение р. Апапельгын, 26 км ВСВ Певека, 1.VII.1972 (К. Б. Городков), 3 ♂, 1 ♀.

Распространение. Гипоаркто-монтанный вид, известный из Восточной Палеарктики (Магаданская обл., Камчатка, Курильские острова, Монголия) и с Аляски. Для Чукотского АО приводится впервые.

***Tipula (Pterelachisus) carinifrons carinifrons* Holmgren, 1883.**

Материал. Нижнее течение р. Апапельгын: 26 км ВСВ Певека, 1.VII.1972 (К. Б. Гордков), 1 ♂; 20 км СВ Певека, край сырой озерной депрессии с парковым ивняком и травяно-ерниково-моховым покровом в нижнем ярусе, почвенные ловушки, 14.VI–5.VII.2011, 3 ♀. Сопка Пээкиней, около Певека, сырая ложбина стока в нижней части склона северо-западной экспозиции с кустарничково-осоково-моховым покровом (см. рис. 3, 4), почвенные ловушки, 29.VI–29.VII.2011, 4 ♀; там же, сырой берег ручья в основании склона северной экспозиции с травяно-ивово-моховым покровом (см. рис. 3, 2), почвенные ловушки, 18.VI–8.VII.2021, 1 ♂, 10 ♀; там же, полидоминантная ивово-мохово-кустарничковая тундра в основании склона северной экспозиции (см. рис. 3, 3), почвенные ловушки, 18–23.VI.2021, 3 ♀.

Распространение. Подвид распространен в тундровой зоне от Новой Земли до мыса Барроу на Аляске (Ланцов, Чернов, 1987). На материковой Чукотке он известен из прибрежных районов Чукотского полуострова, а также с островов Колучин и Врангеля (Савченко, 1964). Для западной Чукотки приводится впервые.

***Tipula (Pterelachisus) cinereoabdominalis* Savchenko, 1964.**

Материал. Сопка Пээкиней, около Певека, каменистая россыпь по склону горы, 100–300 м над ур. м., 29.VI.1963 (К. Б. Гордков), 2 ♂.

Распространение. Вид указан из горных районов северной Якутии (низовья Лены), Чукотки (бассейн р. Амгуэма, верховья р. Большой) и Магаданской обл. (пос. Дебин, г. Магадан) как *Tipula (Pterelachisus) stackelbergiana cinereoabdominalis* Savchenko, 1964 (Савченко, 1964, 1966).

***Tipula (Pterelachisus) middendorffi middendorffi* Lackschewitz, 1936.**

Материал. Окр. сопки Янрапаакэнай, полидоминантная кустарничковая тундра на предгорном шлейфе (см. рис. 2, 3), почвенные ловушки, 1–7.VII.2011, 1 ♂, 1 ♀; там же, склон сопки, ручной сбор, 20.VI.2021, 1 ♂. Сопка Пээкиней, около Певека, сырой берег ручья в основании склона северной экспозиции с травяно-ивово-моховым покровом (см. рис. 3, 2), кошение, 21.VI.2021, 1 ♀; там же, сыроватое основание склона сопки северной экспозиции со сплошным моховым покровом, почвенные ловушки, 18–23.VI.2021, 1 ♀; полидоминантная ивово-мохово-кустарничковая тундра в основании склона северной экспозиции (см. рис. 3, 3), 18–23.VI.2021, почвенные ловушки, ручной сбор, 2 ♂, 2 ♀; там же, сыроватая депрессия в нижней части крутого склона северной экспозиции с ивово-осоково-моховым покровом, кошение, ручной сбор, 21 и 26.VI.2021, 2 ♂, 2 ♀ (1 ♂, 1 ♀ in copula).

Распространение. Евразийский вид с аркто-монтанным распространением. Для Чукотского АО вид указывался с о. Врангеля (Хрулёва, 1987; Хрулёва, Девятков, 2019), для материковой Чукотки приводится впервые (ранее указывался без этикеточных данных, см.: Ланцов, Чернов (1987)).

***Tipula (Pterelachisus) tristriata* Lundström, 1915.**

Материал. Окр. сопки Янрапаакэнай, сыроватый участок ниже снежника на нагорной террасе западной экспозиции со сплошным травяно-кустарничково-моховым покровом, 250 м над ур. м. (см. рис. 2, 6), почвенные ловушки, 20–28.VI.2021, 5 ♀; там же, пологий склон юго-западной экспозиции с пятнистым травяно-кустарничково-

моховым покровом, почвенные ловушки, 24.VI–3.VII.2021, 1 ♀; там же, нагорная терраса на щебнистом склоне сопки юго-западной экспозиции с пятнистым разнотравно-кустарничково-дриадовым покровом, 170 м над ур. м. (см. рис. 2, 4), почвенные ловушки, 24–28.VI.2021, 1 ♀; там же, склон сопки, ручной сбор, 20.VI.2021, 1 ♂. Сопка Пээкиной, около Певека, дриадовая тундра у подножья горы, 10–50 м над ур. м., 29.VI.1963 (К. Б. Городков), 7 ♂, 1 ♀; там же, сырая полоса стока с кустарничково-моховым покровом на склоне северо-западной экспозиции, 200 м над ур. м., почвенные ловушки, кошение, 19–29.VI.2011, 2 ♂; там же, сырой берег ручья в основании склона северной экспозиции с травяно-ивово-моховым покровом (см. рис. 3, 2), кошение, 14.VI.2021, 1 ♂.

Распространение. Арктический сибирский вид, встречающийся от Новой Земли до Корякского округа Камчатского края (Ланцов, Чернов, 1987). На Чукотке известен из окрестностей Чаунской губы (р. Ичунь) (Савченко, 1964).

***Tipula (Savtshenkia) anadyrensis* Pilipenko, 2011.**

Материал. Окр. сопки Янрапаакэнай, сыроватый участок ниже снежника на нагорной террасе западной экспозиции со сплошным травяно-кустарничково-моховым покровом, 250 м над ур. м. (см. рис. 2, 6): почвенные ловушки, кошение, 17–27.VI.2011, 2 ♂; ручной сбор, 20.VI.2021, 1 ♂; почвенные ловушки, 28.VI–6.VII.2021, 1 ♂; там же, ручной сбор на склоне сопки, 20.VI.2021, 2 ♂. Сопка Пээкиной, около Певека, сырая ложбина стока в нижней части склона северо-западной экспозиции с кустарничково-осоково-моховым покровом (см. рис. 3, 4), почвенные ловушки, 19–29.VII.2011, 2 ♀.

Распространение. Вид известен из двух точек Чукотского АО: с. Нешкан (северо-восток Чукотского полуострова) и с. Мейныпильгыно (юг Анадырского р-на) (Pilipenko, 2011). Для западной Чукотки приводится впервые.

***Tipula (Vestiplex) arctica* Curtis, 1835.**

Материал. Окр. сопки Янрапаакэнай, нагорная терраса на щебнистом склоне сопки юго-западной экспозиции с пятнистым разнотравно-кустарничково-дриадовым покровом, 170 м над ур. м. (см. рис. 2, 4), ручной сбор, 4.VII.2011, 1 ♀. Сопка Пээкиной: около Певека, каменистая россыпь по склону горы, 100–300 м над ур. м., 29.VI.1963 (К. Б. Городков), 1 ♂; 7 км Ю Певека, склон южной экспозиции, ручной сбор, 21.VI.2011, 2 ♀.

Распространение. Циркумпольярный вид с преимущественно арктическим распространением, известен также из отдельных горных регионов Палеарктики (Алтай) и Неарктики (Колорадо). На материковой Чукотке собран на западе Чаунской губы (мыс Турарыв) и в среднем течении р. Анадырь (Савченко, 1964).

***Tipula (Vestiplex) montana excisoides* Alexander, 1934.**

Материал. Нижнее течение р. Апапельгын, 20 км СВ Певека, край сырой депрессии с парковым ивняком и травяно-ерниково-моховым покровом в нижнем ярусе, почвенные ловушки, 24.VI–5.VII.2011, 1 ♀. Окр. сопки Янрапаакэнай, пятнистая травяно-кустарничковая тундра на щебнистом предгорном шлейфе (см. рис. 2, 2), почвенные ловушки, 17–27.VI.2011, 2 ♀; 16–24.VI.2021, 2 ♀; там же, полидоминантная кустарничковая тундра на предгорном шлейфе южной экспозиции (см. рис. 2, 3), почвенные ловушки, 1–7.VII.2011, 2 ♀; там же, пологий склон юго-западной экспозиции с пятнистым травяно-кустарничково-моховым покровом, кошение, желтые тарелки, 16–24.VI.2021,

1 ♂, 2 ♀; там же, сухая щебнисто-суглинистая нагорная терраса с разреженным разнотравно-лишайниково-дриадовым покровом, 140 м над ур. м., почвенные ловушки, 17–27.VI.2011, 1 ♀; там же, верхняя часть крутого щебнистого склона южной экспозиции с разреженным разнотравно-бобово-злаковым покровом, 230 м над ур. м. (см. рис. 2, 5), почвенные ловушки, 17–27.VI.2011, 1 ♀. Сопка Пээкиней, около Певека, каменистая россыпь по склону горы, 100–300 м над ур. м., 29.VI.1963 (К. Б. Городков), 1 ♀; там же, сырая полоса стока с кустарничково-моховым покровом на склоне северо-западной экспозиции, 200 м над ур. м., почвенные ловушки, кошение, 13–19.VI.2011, 3 ♀; там же, склон северо-западной экспозиции с пятнистым кустарничково-моховым покровом, 200 м над ур. м., ручной сбор, 19.VI.2011, 1 ♀; там же, крутой склон южной экспозиции с пятнистым разнотравно-осочково-дриадовым покровом, 160 м над ур. м. (см. рис. 3, 6), кошение, 19.VI.2011, 3 ♀; там же, сырой предгорный шлейф со сплошным травяно-кустарничково-моховым покровом (см. рис. 3, 1), кошение, 21.VI.2021, 1 ♀; там же, полидоминантная ивово-мохово-кустарничковая тундра в основании склона северной экспозиции (см. рис. 3, 3), ручной сбор, 21.VI.2021, 2 ♀; там же, нижняя часть щебнистого склона юго-западной экспозиции со сплошным мохово-разнотравно-кустарничковым покровом (см. рис. 3, 5), кошение, 21.VI. 4.VII.2021, 3 ♀. Сопка Пээкиней, 7 км Ю Певека, склон южной экспозиции, ручной сбор, 21.VI.2011, 1 ♀. Окр. пос. Валькумей, южный склон берега моря, кустарничковая тундра, 12.VII.1963 (К. Б. Городков), 8 ♂, 4 ♀; там же, пологий склон сопки северо-западной экспозиции с разнотравно-кустарничково-дриадовым покровом, кошение, 23.VI.2011, 1 ♀.

Распространение. Евразийский вид с гипоаркто-монтанным распространением. Подвид *Tipula (Vestiplex) montana excisoides* встречается на севере Дальнего Востока и в горах Восточного Казахстана, Алтая и Тувы. На Чукотке подвид известен с о. Колочин, Анадырского хребта и из верховьев р. Белая (Савченко, 1964).

Сем. LIMONIIDAE Speiser, 1909

Arctoconopa obscuripes (Zetterstedt, 1851).

Материал. Окр. сопки Янрапаакэнай, предгорный шлейф с несколькими глубокими лужами антропогенного происхождения, окруженными зарослями пушицы и осоки (см. рис. 2, 1), кошение, 3.VII.2021, 1 ♂.

Распространение. Вид с голарктическим аркто-гипоаркто-монтанным ареалом. На севере ареала известен из Фенноскандии, с Таймыра, западной Чукотки (побережье Чаунской губы), Аляски и из северной Канады, а в южной части ареала — из Тувы и Монголии (Ланцов, Чернов, 1987; Oosterbroek, 2024).

Symplecta (Symplecta) scotica (Edwards, 1938).

Материал. Сопка Пээкиней, около Певека, сырой предгорный шлейф со сплошным травяно-кустарничково-моховым покровом (см. рис. 3, 1), кошение, 21.VI.2021, 1 ♀.

Распространение. Вид с голарктическим аркто-гипоаркто-монтанным ареалом. Известен из горных районов Казахстана, Монголии и Индии, в северной части ареала — преимущественно из субарктических районов Западной Европы, а также из субарктических и арктических районов Северной Америки. Из тундровых районов Азии вид указывался только с северо-западного Таймыра (Starý, Brodo, 2009); для Чукотского АО приводится впервые.

***Rhipidia (Rhipidia) chukotica* Devyatkov, 2024.**

Материал. Нижнее течение р. Апапельгын, 20 км СВ Певека, сухой бугор с норами сусликов в долине реки с куртинным осочково-разнотравно-полынным покровом, кошение, 5.VII.2011, 1 ♀. Сопка Пээкиней, около Певека, склон южной экспозиции, сусликовина с разнотравно-злаковым покровом, окруженная низкими кустами ив, кошение, 29.VI.2011, 2 ♂, 1 ♀. Фотографии биотопов см.: Десятков, 2024.

Распространение. Вид описан по материалу, собранному в окр. Певека, наиболее близок к восточнопалеарктическому *Rhipidia (Rhipidia) reductispina* Savchenko, 1983 (Десятков, 2024).

Особенности видового состава и биотопического распределения

Около двух третей от всех собранных в окрестностях Певека видов имеют преимущественно арктическое/метаарктическое (*Tipula carinifrons carinifrons*, *T. tristriata*, *T. cinereoabdominalis*, *T. anadyrensis*, *Rhipidia chukotica*) или аркто-альпийское/монтанное (*Nephrotoma lundbecki lundbecki*, *Tipula middendorffi middendorffi*, *T. arctica*) распространение. Остальные виды имеют аркто-гипоаркто-монтанные (*Symplecta scotica*) и гипоаркто-монтанные (*Tipula montana excisoides*, *T. subarctica*, *T. trispinosa*, *Arctoconopa obscuripes*) ареалы. Среди видов, ограниченных Арктикой и Субарктикой, заметную роль играют узкоареальные элементы, неизвестные за пределами крайнего северо-востока Азии (*Tipula cinereoabdominalis*) или Чукотки (*Tipula anadyrensis*, *Rhipidia chukotica*), еще у двух видов (*Tipula tristriata* и *T. carinifrons carinifrons*) ареал преимущественно ограничен Сибирью (у второго вида заходит на Аляску). Большинство прочих видов имеют ареалы с более обширным долготным простираанием — европейско-сибирские и голарктические.

За достаточно длительный период сборов в 1963 г. (около 20 дней) К. Б. Городков собрал в этом районе 25 комаров сем. Tipulidae. Сравнимый с этим объемом материала был собран с помощью различных методов в 2011 и 2021 гг. (45 и 52 экз. соответственно). В эти сезоны лимониды и около четверти типулид были собраны кошением; уловистость Tipuloidea в укосах была низкой и в среднем составила 0.01 экз. на 10 взмахов. Около 58% комаров сем. Tipulidae были собраны в почвенные ловушки, их среднее обилие в 2011 и 2021 гг. составляло соответственно 0.7 и 1.1 экз./100 л.-с. Наиболее стабильно типулиды попадали в ловушки в сыроватых местообитаниях горной части (в среднем около 2.6 экз./100 л.-с., максимальные значения достигали 4.7–6.7 экз./100 л.-с.). В умеренно увлажненных местообитаниях (предгорные шлейфы и пологие склоны сопок) среднее обилие составляло 0.5, а на сухих склонах сопек — всего 0.2 экз./100 л.-с. Все эти данные свидетельствуют о низкой численности типулоидных двукрылых в исследованном районе.

Только гипоаркто-монтанный *Tipula montana excisoides* в районе исследования был собран во всех обследованных точках и в широком спектре местообитаний; в сборах К. Б. Городкова он также был наиболее многочислен (табл. 1). В трех точках из пяти в 2011 г. был отмечен и другой гипоаркто-монтанный вид, *Tipula trispinosa*, собранный преимущественно в сухих биотопах в период с 11 по 29 июля. Отсутствие этого вида в сборах 2021 г. может быть связано со сроками проведения работ, которые закончились ранее, чем начался его лет. Эти два вида составили основную часть типулид, собранных в умеренно увлажненных и сухих местообитаниях наиболее полно изученной горной части (рис. 4). В сырой части ландшафтного спектра, напротив, численно преобладали арктические виды. Три вида с брахиптерными самками, *Tipula anadyrensis*, *T. carinifrons*

carinifrons и *T. tristriata*, большей частью встречались на склонах северной и западной экспозиции, имеющих дополнительное увлажнение (но не очень сырых): ложбинах стока, понижениях рельефа, местах позднего схода снега в основании склонов. Единичные комары *Tipula tristriata* встречались и в других биотопах на склоне, а К. Б. Городковым этот вид был собран в дриадовых тундрах в основании склона. Еще один арктический вид, *Tipula middendorffi middendorffi*, также был собран на сыроватых участках, но чаще встречался в полидоминантной кустарничковой тундре на предгорных шлейфах. Совместно все четыре вида были найдены только в северной части сопки Пээкиней. На более сухой сопке Янрапаакэнай отсутствовал *Tipula carinifrons carinifrons*. Прочие виды типулид с арктическим и аркто-монтанным распространением (*Nephrotoma lundbecki lundbecki*, *Tipula cinereoabdominalis* и *T. arctica*) встречались крайне редко и исключительно на сухих щебнистых склонах.

Два вида лимониид были собраны в сырых местообитаниях: *Symplecta scotica* — на заболоченном участке предгорного шлейфа, а *Arctoconopa obscuripes* — среди осоково-пушицевой растительности около глубоких луж антропогенного происхождения. Третий вид, *Rhipidia chukotica*, напротив, был собран на сухих участках с норами сусликов, причем на сопке Пээкиней — на значительном удалении от сырых местообитаний. Указание В. И. Девяткова (2024), что в 2011 г. в этих же биотопах собраны *Tipula trispinosa*, *T. carinifrons carinifrons*, *T. tristriata*, *T. anadyrensis* и *T. montana excisoides*, ошибочно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее из Чаунского р-на западной Чукотки были опубликованы сведения о семи видах надсем. Tipuloidea (всего 11 экз.): двух типулидах (Савченко, 1964), *Tipula tristriata* и *T. arctica*, и пяти лимониидах (Савченко, Пархоменко, 1980): *Arctoconopa taimyrensis*

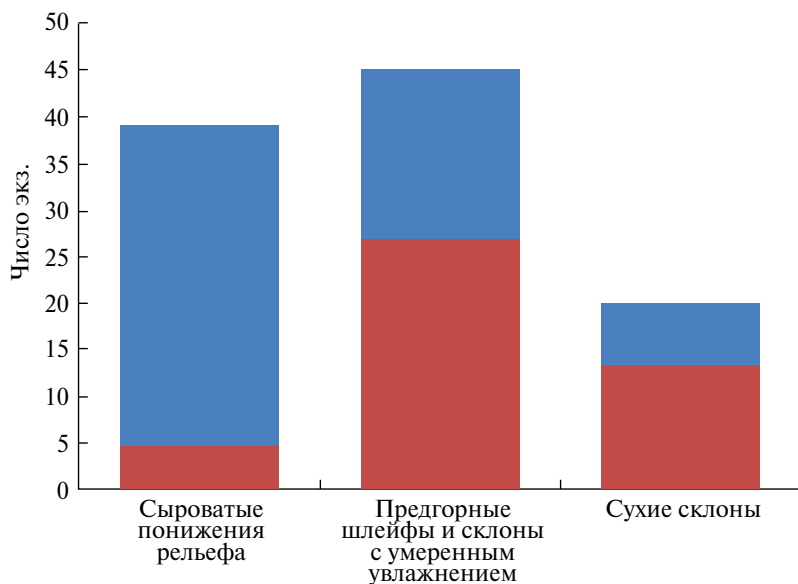


Рис. 4. Численность типулид с разными типами широтного простираания ареалов в местообитаниях горной части в окр. Певека.

Красным цветом обозначены виды с гипоаркто-монтанными ареалами, синим — с арктическими/аркто-монтанными ареалами.

Таблица 1. Распределение видов надсем. Tipuloidea в окрестностях Певека по местообитаниям с различным увлажнением

Вид	Равнинная часть, Ап	Горная часть				Всего экз. в XX/XXI вв.*
		Сыроватые понижения рельефа	Склоны и предгорные шлейфы с близким к умеренному увлажнением	Сухие склоны сопок	Точки сбора	
<i>Nephrotoma lundbecki lundbecki</i>	—	—	—	1	Пс	1/—
<i>Tipula (Lunatipula) trispinosa</i>	1	1	2	3	Пс, В	—/7
<i>T. (Odonatisca) subarctica</i>	4	—	—	—	—	4/—
<i>T. (Pterelachisus) carinifrons carinifrons</i>	4	15	3	—	Пс	1/22
<i>Tipula (P.) cinereoabdominalis</i>	—	—	—	2	Пс	2/—
<i>T. (P.) middendorffi middendorffi</i>	—	6	6	—	Я, Пс	—/13
<i>T. (P.) tristriata</i>	—	8	9	1	Я, Пс	8/11
<i>T. (Savtshenkia) anadyrensis</i>	—	6	—	—	Я, Пс	—/8
<i>T. (Vestiplex) arctica</i>	—	—	—	4	Я, Пс, Пю	1/3
<i>T. (V.) montana excisoides</i>	1	4	25	10	Я, Пс, Пю, В	13/27
<i>Arctoconopa obscuripes</i>	—	1	—	—	Я	—/1
<i>Symplecta scotica</i>	—	1	—	—	Пс	—/1
<i>Rhipidia chukotica</i>	1	—	—	3	Пс	—/4

Примечание. Ап — нижнее течение р. Апапельгын, В — окрестности пос. Валькумей, Пс — северная часть сопки Пээкиной (около Певека), Пю — южная часть сопки Пээкиной, Я — окр. сопки Янрапаакэнай. *XX в. — сборы 1963 и 1972 гг., XXI в. — сборы 2011 и 2021 гг.

(Lackschewitz, 1964), *Symplecta sheldoni* (Alexander, 1955), *Phylidorea melanura* (Lackschewitz, 1964), *Dicranomyia zernyi* Lackschewitz, 1928 и *Idioptera* sp. Таким образом, из 13 видов, собранных в окрестностях Певека, только 2 ранее были указаны для западной Чукотки. Из них *Tipula subarctica* и *Symplecta scotica* впервые приводятся для Чукотского АО, а *Nephrotoma lundbecki lundbecki* и *Tipula middendorffi middendorffi* — для материковой Чукотки (ранее они указывались только с о. Врангеля).

Фауна типулид окрестностей Певека включает более половины от всех видов этого семейства, известных из тундровых ландшафтов Чукотки, и, по-видимому, выявлена достаточно полно. Напротив, из примерно двух десятков известных из этого региона видов лимониид в окрестностях Певека собраны лишь единичные. Возможно, это связано с относительно небольшим числом обследованных заболоченных и околотовдных местообитаний ввиду их редкости в районе исследования. Отметим, что большинство известных с Чукотки видов этого семейства были собраны в расположенных южнее и хорошо обводненных ландшафтах: около термальных источников на юге Чукотского полуострова, в южной части Анадырской низменности, а на западной Чукотке — на Чаунской низменности (Савченко, 1977, 1979, 1980; Савченко, Пархоменко, 1980).

Широтный облик изученной фауны, включающей как арктические виды, так и виды с более обширными гипоаркто-монтанными ареалами, вполне типичен для района, расположенного в низкой Арктике. Особенность долготного состава фауны — наличие узкоареальных видов, а экологического состава — крайне бедный набор гигрофильных видов типулид. Из 10 видов только *Tipula anadyrensis* относится к гигрофильному подроду *Savtshenkia* Alexander, у остальных видов (*Nephrotoma lundbecki lundbecki* и виды рода *Tipula* L. из подродов *Pterelachisus* Rondani, *Vestiplex* Bezzi, *Lunatipula* Edwards и *Odonatisca* Savchenko) личинки мезо- и ксерофильные (Савченко, 1983). Это резко отличает фауну окрестностей Певека от других хорошо изученных тундровых фаун, где гигрофилы обычно представлены несколькими видами из подродов *Arctotipula* Alexander, *Savtshenkia* и *Yamatotipula* Matsumura рода *Tipula* L., а также видами рода *Prionocera* Loew (MacLean, 1975; Danks, 1981; Ланцов, Чернов, 1987; Brodo, 1990, 2000; Ланцов, 2011; Khruleva et al., 2024, в печати). По-видимому, бедность гигрофильными видами характерна для фауны типулид северной Чукотки в целом. В настоящее время из этого региона известны всего пять таких видов: помимо *Tipula anadyrensis* это *Angarotipula tumidicornis* (Lundström, 1907), *Prionocera mannheimsi* Savchenko, 1983, *Tipula* (*Savtshenkia*) *glauco cinerea* Lundström, 1915 и *T. (Yamatotipula) aleutica* Alexander, 1923 (Ланцов, Чернов, 1987; Brodo, 2009, 2012, 2017).

В окрестностях Певека не был собран ни один широко распространенный в тундрах Сибири гигрофильный вид типулид, тогда как на о. Врангеля, самом близком из хорошо изученных районов Арктики, насчитывается шесть таких видов (Khruleva et al., 2024, в печати). Общие для обеих фаун лишь четыре мезоксерофильных арктических вида (*Nephrotoma lundbecki lundbecki*, *Tipula carinifrons carinifrons*, *T. middendorffi middendorffi* и *T. arctica*). Из них *T. c. carinifrons* на о. Врангеля относится к числу самых массовых видов и заселяет широкий диапазон биотопов (особенно на равнинах), имея наибольшее обилие в умеренно увлажненных местообитаниях. Резкое сокращение численности, а также сужение (и смещение в сырую часть ландшафтного спектра) топического диапазона в окрестностях Певека предполагает, что условия существования для этого арктического вида здесь менее благоприятны, чем на о. Врангеля. Низкая численность в изученном районе отмечена и у остальных арктических видов типулид, что также позволяет предположить их обитание здесь за границами своего экологического оптимума.

ма. Напротив, *Tipula montana excisoides* и *T. trispinosa*, известные из различных горных районов более южных природных зон (Савченко, Виолович, 1967; Савченко и др., 1972; Заика, Саая, 2003; Саая, 2010; Баркалов, Саая, 2014; Yadamsuren et al., 2015; Девятков, 2022), по-видимому, имеют более высокую активность в изученном районе. Об этом свидетельствуют их более регулярное, чем у арктических видов, попадание в укусы, а также находки не только в ближайших окрестностях Певека, но и в точках, которые были обследованы менее подробно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны директору А. Р. Груздеву и другим сотрудникам заповедника «Остров Врангеля» за помощь в проведении полевых исследований в окрестностях Певека в 2011 и 2021 гг., а также В. И. Девяткову (Усть-Каменогорск, Казахстан) за определение материала, собранного в 2011 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов А. В., Саая А. Д. 2014. Фауна комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Горного Алтая. Евразийский энтомологический журнал **13** (1): 59–68.
- Богданович К. И. 1901. Очерки Чукотского полуострова. С.-Петербург: Типография А. С. Суворина, 184 с.
- Девятков В. И. 2022. Материалы по фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Восточного Казахстана. *Selevinia* **30**: 22–29.
- Девятков В. И. 2024. Новый вид рода *Rhipidia* Meigen, 1818 (Diptera: Limoniidae) с северо-запада Чукотки. Кавказский энтомологический бюллетень **20** (1): 107–111.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.10926932>
- Заика В. В., Саая А. Д. 2003. Типулоидные двукрылые (Insecta, Diptera, Tipulidae) в геоэкосистемах Тувы. В кн.: В. И. Лебедев (ред.). Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества. Кызыл: Институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, с. 121–126. (Научные труды Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН).
- Ланцов В. И. 2011. Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) и комары-болотницы (Limoniidae) о. Долгий (Баренцево море). В кн.: Материалы конференции «Современные проблемы энтомологии» (Воронеж, 18–21 ноября 2011 г.). Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, с. 83–88.
- Ланцов В. И., Чернов Ю. И. 1987. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 176 с.
- Саая А. Д. 2010. Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) Тувы: фауна, экология и распространение. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных СО РАН, 18 с.
- Савченко Е. Н. 1964. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). Подсемейство Tipulinae: род *Tipula* L. (часть 2). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 2, вып. 4. М.; Л.: Наука, 503 с.
- Савченко Е. Н. 1966. Материалы к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) юга Магаданской области. В кн.: Р. Г. Соболева, Л. А. Ивлиев (ред.). Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатки, Магаданской области. М.; Л.: Наука, с. 90–96.
- Савченко Е. Н. 1977. К фауне комаров-лимониид (Diptera, Limoniidae) Чукотки и сопредельных районов Восточной Сибири. В кн.: П. А. Лер (ред.). Энтомофауна Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ, с. 75–92. (Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. Т. 46 (149)).
- Савченко Е. Н. 1978. Новые и малоизвестные виды комаров семейства Limoniidae (Diptera) фауны СССР. Зоологический журнал **57** (8): 1175–1188.
- Савченко Е. Н. 1979. К фауне комаров-лимониид (Diptera, Limoniidae) Чукотского полуострова. Доклады Академии наук Украинской ССР (серия «Б») **12**: 1054–1057.
- Савченко Е. Н. 1980. К диагностике и распространению комара-лимонииды *Arctoconopa forcipata* (Lundstr.) (Diptera, Limoniidae). В кн.: В. Я. Леванидов (ред.). Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 110–112.

- Савченко Е. Н. 1983. Комары-долгоножки семейства Tipulidae: Общая часть и начало систематической части. Подсем. Dolichopezinae, подсем. Tipulinae (начало). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 2, вып. 1–2. М.; Л.: Наука, 585 с.
- Савченко Е. Н., Виолович Н. А. 1967. Обзор комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Тувы. *Annales Zoologici* **25** (4): 317–365.
- Савченко Е. Н., Виолович А. Н., Нарчук Э. П. 1972. Обзор комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Алтая. *Энтомологическое обозрение* **51** (1): 74–95.
- Савченко Е. Н., Пархоменко С. И. 1980. Дополнительные данные к фауне комаров-лимониид (Diptera, Limoniidae). В кн.: В. Я. Леванидов (ред.). Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 95–109.
- Хрулёва О. А. 1987. Беспозвоночные животные. В кн.: В. Е. Соколов, Т. М. Корнеева (ред.). Фауна заповедника «Остров Врангеля» (Аннотированные списки видов). М.: ИЭМЭЖ, с. 6–36.
- Хрулёва О. А., Винокуров Н. Н. 2021. Состав фауны и особенности биотопического распределения полужесткокрылых (Heteroptera) в окрестностях Певека (Чукотский АО). *Энтомологическое обозрение* **100** (2): 298–326.
<https://doi.org/10.31857/S0367144521020040>
- [Khruleva O. A., Vinokurov N. N. 2021. Composition of the fauna and pattern of biotopic distribution of bugs (Heteroptera) in the vicinity of Pevek (Chukotka Autonomous Okrug). *Entomological Review* **101** (3): 321–352.
<https://doi.org/10.1134/S0013873821030052>]
- Хрулёва О. А., Девятков В. И. 2019. Новые данные по типулоидным двукрылым (Diptera, Tipuloidea: Trichoceridae, Tipulidae, Limoniidae) острова Врангеля. *Летопись Природы Заповедника «Остров Врангеля»*, 2018 год. Певек, с. 54–68.
- Хрулёва О. А., Коротяев Б. А. 2012. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) тундровых ландшафтов Западной Чукотки. *Евразийский энтомологический журнал* **11** (Приложение 1): 98–112.
- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 167 с.
- Чернов Ю. И. 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль, 236 с.
- Чернов Ю. И. 1995. Отряд двукрылых (Diptera) в арктической фауне. *Зоологический журнал* **74** (5): 68–83.
- Юрцев Б. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Полозова Т. Г., Жукова П. Г., Катенин Ф. Е. 2010. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб.: BBM, 628 с.
- Brodo F. 1987. A revision of the genus *Prionocera* (Diptera: Tipulidae). *Evolutionary Monograph* **8**: 1–93.
- Brodo F. 1990. Crane flies (Diptera: Tipulidae) of the Arctic islands. In: C. R. Harrington (ed.). *Canada's Missing Dimension : Science and History in the Canadian Arctic Islands*. Vol. 2. Ottawa: Canadian Museum of Nature, p. 471–484.
- Brodo F. 2000. The insects, mites, and spiders of Hot Weather Creek, Ellesmere Island, Nunavut. *GSC Bulletin* **529**: 145–173.
- Brodo F. 2009. *Tipula* (*Yamatotipula*) *aleutica* Alexander (Diptera: Tipulidae), a reclassification. *Zoosymposia* **3**: 65–72.
- Brodo F. 2012. *Prionocera* revisited (Diptera: Tipulidae). *The Canadian Entomologist* **144**: 182–185.
<https://doi.org/10.4039/tce.2012.15>
- Brodo F. 2017. Taxonomic review of *Angarotipula* Savchenko, 1961 (Diptera: Tipulidae) in North America. *The Canadian Entomologist* **150** (1): 12–34.
<https://doi.org/10.4039/tce.2017.43>
- Brodo F., Lantsov V. I., Khruleva O. A. 2022. The subgenus *Arctotipula* Alexander in the genus *Tipula* Linnaeus (Diptera: Tipulidae) on Wrangel Island, Russia (Chukotka Autonomous Okrug). *The Canadian Entomologist* **154** (e45): 1–15 (online version). <https://doi.org/10.4039/tce.2022.35>
- CAVM Team. 2003. Circumpolar Arctic Vegetation Map (Scale 1: 7 500 000). Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF), Map No.1, Anchorage, Alaska: U.S. Fish and Wildlife Service.
- Danks H. V. 1981. *Arctic Arthropods*. Ottawa: Tyrell Press Ltd., 605 p.
- Khruleva O. A., Lantsov V. I., Devyatkov V. I., Paramonov N. M. 2024. Crane flies (Diptera: Tipulidae, Limoniidae) of Wrangel Island (Chukotka AO, Russia). 1. An annotated check-list of species. *Евразийский энтомологический журнал* **23** (6), в печати.
- MacLean S. F. 1975. Ecology of tundra invertebrates at Prudhoe Bay, Alaska. In: J. Brown (ed.). *Ecological Investigations of the Tundra Biome in the Prudhoe Bay Region, Alaska*. Special Report Number 2, Biological Papers of the University of Alaska, Fairbanks, Alaska, USA, p. 115–123.
- MacLean S. F., Pitelka F. A. 1971. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow. *Arctic* **24** (1): 19–40.
- Oosterbroek P. 2024. Catalogue of the Crane Flies of the World (CCW). [Электронный ресурс]. URL: <https://ccw.naturalis.nl/> (Дата обращения: 15.07.2024).

- Pilipenko V. E. 2011. A new species of *Tipula* (*Savtshenkia*) (Diptera: Tipulidae) from Chukotka. *Zoosystematica Rossica* **20** (2): 334–337.
- Shamshev I. V., Sinclair B. J., Khruleva O. A. 2020. The empidooid 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>
- Starkevich P., Paramonov N. M. 2016. New records of *Tipula* (*Vestiplex*) crane flies from the Palaearctic (Diptera: Tipulidae) with a new synonym. *Journal of the Kansas Entomological Society* **89**: 80–84.
- Stary J. 2004. Revision of European species of the genus *Rhabdomastix* (Diptera: Limoniidae). Part 2: Subgenus *Rhabdomastix* s. str. *European Journal of Entomology* **101** (4): 657–687.
<https://doi.org/10.14411/eje.2004.089>
- Stary J., Brodo F. 2009. Arctic species of the subgenus *Symplecta* sensu stricto (Diptera: Limoniidae). *The Canadian Entomologist* **141**: 1–30. <https://doi.org/10.4039/n08-03>
- Yadamsuren O., Hayford B., Gelhaus J., Ariuntsetseg L., Goulden C., Podénas S., Podėnienė V. 2015. Declines in diversity of crane flies (Diptera: Tipuloidea) indicate impact from grazing by livestock in the Hóvsgöl region of Mongolia. *Journal of Insect Conservation* **19** (3): 465–477.
<https://doi.org/10.1007/s10841-015-9767-4>

CRANE FLIES (DIPTERA, TIPULOIDEA: TIPULIDAE, LIMONIIDAE) OF THE MOUNTAIN-TUNDRA LANDSCAPES OF WESTERN CHUKOTKA (RUSSIA)

N. M. Paramonov, O. A. Khruleva

Key words: Tipulidae, Limoniidae, Chukotka AO, Arctic, tundra zone, new records, habitat preferences, abundance.

SUMMARY

An annotated list of crane flies (Tipuloidea) collected in the vicinity of Pevek City (Chukotka Autonomous Okrug, northwest of Chaun Bay) was compiled based on the surveys carried out in 2011 and 2021, as well as on the collection material of the Zoological Institute RAS (St. Petersburg). The list contains 10 species of Tipulidae (120 specimens in total) and three species of Limoniidae (7 specimens), of which *Tipula* (*Odonatisca*) *subarctica* Alexander, 1919 and *Symplecta* (*Symplecta*) *scotica* (Edwards, 1938) are recorded for the first time for the Chukotka AO. The bulk of the fauna consists of the species with the Arctic/Arcto-montane ranges, some of which are restricted to the extreme northeast of Asia; one third of the species have Hypoarcto-montane ranges. The peculiar feature of the ecological composition of the fauna is the small number of hygrophilous taxa (only one species in the family Tipulidae). The Hypoarcto-montane *Tipula* (*Vestiplex*) *montana excisoides* Alexander, 1934 is the commonest species in the studied area. Most of the other species found around Pevek are rare there, and some are found in very small numbers, which is particularly characteristic of limoniids.

УДК 595.753

НОВЫЕ НАХОДКИ ФУЛГОРОИДНЫХ ЦИКАДОВЫХ (HEMIPTERA, FULGOROMORPHA) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. А. В. Гуцол

Воронежский государственный университет
Университетская пл., стр. 1, Воронеж, 394019 Россия
e-mail: gutsolar@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.04.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Впервые для фауны России указан род *Anatolodus* Dlabola, 1982 (Issidae). Приведены новые данные о распространении *Cixidia polias* Emeljanov, 2005 (Achilidae), *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Flatidae) и *Trypetymorpha occidentalis* Huang et Bourgoïn, 1993 (Tropiduchidae).

Ключевые слова: Воронежская область, Северная Осетия, фауна, Achilidae, Flatidae, Issidae, Tropiduchidae.

DOI: 10.31857/S0367144524030044, **EDN:** MTCIYS

Материалом для работы послужили сборы Ю. Е. Комарова из Республики Северная Осетия — Алания, а также собственные сборы автора из Воронежской обл. В результате их изучения приводятся сведения о первых находках в европейской части России четырех видов цикадовых из семейств Achilidae, Issidae, Flatidae и Tropiduchidae, включая один род и вид — *Anatolodus pictifrons* (Melichar, 1906), — впервые указанный для фауны России в целом.

Сем. **ACHILIDAE** Stål, 1866

Подсем. **ACHILINAE** Stål, 1866

Триба **ACHILINI** Stål, 1866

Подтриба **CIXIDIINA** Fieber, 1866

Cixidia polias Emeljanov, 2005 (рис. 1).

Материал. **Россия.** Северная Осетия — Алания, Садно-Унальская котловина: 500 м С с. Ксюрт, h = 1618 м над ур. м., сосновый лес (горельник), оконная ловушка, 03.VIII.2023, 2 ♀; 28.IX.2023, 1 ♀; 3 км С с. Ксюрт, h = 1616 м над ур. м., ловушка Барбера, сосновый лес (горельник), 17.VIII.2023, 2 ♀ (Ю. Е. Комаров).

Примечания. Вид до настоящего времени вид был известен только по голотипу из Краснодарского края (Емельянов, 2005).

Сем. TROPIDUCHIDAE Stål, 1866

Подсем. TROPIDUCHINAE Stål, 1866

Триба TRYPETIMORPHINI Fieber, 1872

Trypetimorpha occidentalis Huang et Bourgoïn, 1993.

Материал. **Россия.** Воронежская обл.: Новоусманский р-н, окр. пос. Веневитиново, горельник, 15.VII.2021 (А. В. Гуцол), 1 ♂; Семилукский р-н, окр. с. Богоявленка, 15.VII.2022 (А. В. Гуцол), 1 ♂, 4 ♀; Рамонский р-н, окр. с. Сенное, 10.VIII.2023 (А. В. Гуцол), 2 ♂, 3 ♀.

Примечания. Долгое время для европейской части России указывался *Trypetimorpha fenestrata* Costa, 1862 (Емельянов, 1960). Позднее (Huang, Bourgoïn, 1993) было установлено, что *T. fenestrata* — средиземноморский вид, тогда как в Восточной Европе встречается только *T. occidentalis* Huang et Bourgoïn, 1993. Ранее в фауне России *T. occidentalis* отмечался в Краснодарском крае (Gnezdilov, 1999; Гнездилов, 2000).

Сем. ISSIDAE Spinola, 1839

Подсем. HYSTEROPTERINAE Melichar, 1906

Триба HYSTEROPTERINI Melichar, 1906

Anatolodus pictifrons (Melichar, 1906).

Материал. **Россия.** Северная Осетия — Алания: горная степь Садно-Унальской котловины, вдоль дороги, h = 1800 м над ур. м., 17.VIII.2022 (Ю. Е. Комаров), 1 ♂, 1 ♀, 2 личинки.

Примечания. Род *Anatolodus* Dlabola, 1982 ранее не отмечался на территории России (Gnezdilov et al., 2014). *Anatolodus pictifrons* распространен также в Грузии, Армении и Турции (Gnezdilov, 2002; Gnezdilov et al., 2014).

Сем. FLATIDAE Spinola, 1839

Подсем. FLATINAE Spinola, 1839

Триба NERPHESINI Distant, 1906

Подтриба CRYPTOFLATINA Melichar, 1923

Metcalfa pruinosa (Say, 1830).

Материал. **Россия.** Воронежская обл.: Воронеж, 16.VIII.2022 (А. В. Гуцол), 6 ♂, 8 ♀, 1 личинка.



Рис. 1. *Cixidia polias* Emeljanov, 2005, самка (Северная Осетия).

1 — общий вид сверху, 2 — лицо.

Примечания. *Metcalfa pruinosa* был завезен в Европу из Северной Америки. В России он впервые был отмечен в 2009 г. в Краснодарском крае (Gnezdilov, Sugonyaev, 2009), затем в Ставропольском крае (Doronin, Doronina, 2020) и в Крыму (Стрюкова, Стрюков, 2020). Вид распространен также в Донбассе (Мартынов, 2018). *Metcalfa pruinosa* — полифаг, в южных регионах вредит сельскохозяйственным культурам (Балахнина и др., 2014).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я искренне благодарен Ю. Е. Комарову (Северо-Осетинский государственный природный заповедник) за предоставленный материал, В. М. Гнездилову и А. Ф. Емельянову (Зоологический институт РАН, С.-Петербург; ЗИН) за консультации по определению материала, а также В. В. Неймоврову (ЗИН) за изготовление фотографии цикадки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балахнина И. В., Пастарнак И. Н., Гнездилов В. М. 2014. Мониторинг и меры по контролю численности *Metcalfa pruinosa* (Say) (Hemiptera, Auchenorrhyncha: Flatidae) в Краснодарском крае. Энтомологическое обозрение **93** (3—4): 532—538.
- Гнездилов В. М. 2000. К познанию фаунистических комплексов цикадовых (Homoptera, Cicadina) основных растительных формаций Северо-Западного Кавказа. Энтомологическое обозрение **79** (4): 794—811.
- Емельянов А. Ф. 1964. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyncha) — цикадовые. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. М.; Л.: Наука, с. 337—437.
- Емельянов А. Ф. 2005. Новые роды и виды сем. Achilidae (Homoptera). Энтомологическое обозрение **84** (1): 10—45.
- Мартынов В. В., Никулина Т. В. 2018. Первая находка инвазивного вида *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Flatidae) в фауне Донбасса. Промышленная ботаника **18** (4): 54—62.
- Стрюкова Н. М., Стрюков А. А. 2020. Новый вид для энтомофауны Крыма — цикадка белая, или цитрусовая *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Auchenorrhyncha: Flatidae). В кн.: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию отдела энтомологии, фитопатологии и защиты растений Никитского ботанического сада «Актуальные проблемы и перспективы интегрированной защиты плодовых, декоративных и лесных культур», г. Ялта, Республика Крым, Россия. 12—16 октября 2020 г. Ялта: «Ариал», с. 70—72.
- Doronin I. V., Doronina M. A. 2020. New records of *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera, Crambidae) and *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Hemiptera, Flatidae) from the North Caucasus. Euroasian Entomological Journal **19** (3): 158—159.
- Gnezdilov V. M. 1999. Addenda to the fauna of Cicadina of Ciscaucasia and the West Caucasus (Homoptera). Zoosystematica Rossica **8** (1): 73—76.
- Gnezdilov V. M. 2002. On the identity and systematic position of *Hysteropterum pictifrons* Melichar, 1906 (Homoptera: Cicadina, Issidae). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae **48** (3): 213—217.
- Gnezdilov V. M., Sugonyaev E. S. 2009. First record of *Metcalfa pruinosa* (Homoptera: Fulgoroidea: Flatidae) from Russia. Zoosystematica Rossica **18** (2): 260—261.
- Gnezdilov V. M., Holzinger W. E., Wilson M. R. 2014. The Western Palaearctic Issidae (Hemiptera, Fulgoroidea): An illustrated checklist and key to genera and subgenera. Proceedings of the Zoological Institute RAS **318** (Supplement 1): 1—118.
- Huang J., Bourgoin T. 1993. The planthopper genus *Trypetimorpha*: systematics and phylogenetic relationships (Hemiptera: Fulgoromorpha: Tropiduchidae). Journal of Natural History **27**: 609—629.

NEW RECORDS OF FULGOROID PLANTHOPPERS (HEMIPTERA, FULGOROMORPHA) FROM EUROPEAN PART OF RUSSIA

A. V. Gutsol

Key words: Voronezh region, North Ossetia, fauna, Achilidae, Flatidae, Issidae, Tropiduchidae.

SUMMARY

Genus *Anatolodus* Dlabola, 1982 (Issidae) is recorded for the Russian fauna for the first time. New data on the distribution of *Cixidia polias* Emeljanov, 2005 (Achilidae), *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Flatidae) and *Trypetymorpha occidentalis* Huang et Bourgoin, 1993 (Tropiduchidae) are reported.

УДК 595.768.23 (470.1/.6)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДОЛГОНОСИКА *SITONA ONEROSUS* FAUST, 1890 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. С. В. Дедюхин,^{1*} Б. А. Коротяев^{2**}

¹Удмуртский государственный университет
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034 Россия
*e-mail: ded@udsu.ru, Sergey_Dedyukhin_78@mail.ru

²Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
**e-mail: korotyay@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.07.2024 г.

После доработки 07.08.2024 г.

Принята к публикации 07.08.2024 г.

Приводятся сведения о распространении, ландшафтно-биотопических и трофических связях жука-долгоносика *Sitona onerosus* Faust, 1890 (Curculionidae) на территории европейской части России. Этот центральнопалеарктический степной вид впервые достоверно зарегистрирован на востоке Русской равнины (Самарская и Оренбургская области, Татарстан, Башкирия), а также в центре европейской части страны (Воронежская обл.). Обозначены **лектотип** и паралекто-типы *Sitona uralensis* L. Arn. в коллекции Зоологического института РАН.

Ключевые слова: *Sitona onerosus*, *Sitona uralensis*, лектотип, жуки-долгоносики, Curculionidae, распространение, Европейская Россия, Придонье, Заволжье, новые находки.

DOI: 10.31857/S0367144524030057, **EDN:** MSRYMK

Sitona onerosus Faust, 1890 — центральнопалеарктический степной вид. Он широко распространен в Южной Сибири (от юго-востока Западно-Сибирской равнины до юга Забайкалья: Омская и Новосибирская области, Республика Алтай, Хакасия, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Забайкальский край (Legalov, 2020), Красноярский край (Faust, 1890)), в Западном Казахстане (Байтенов, 1974; Коротяев, 1979), Монголии (Коротяев, 1979), Северном и Западном Китае (Егоров и др., 1996; Alonso-Zarazaga et al., 2023).

В Европе вид был достоверно известен по единственной находке из сборов В. И. Талицкого в окр. Луганска (1 самка в коллекции Зоологического института РАН (ЗИН)) (Yunakov et al., 2018; Дедюхин, Коротяев, 2021). Ранее он указывался и для степной зоны Оренбуржья (Немков, 2011), но изучение первым автором материалов из Оренбургской обл., подписанных как *Sitona onerosus*, показало, что это сообщение было основано на ошибочном определении *Sitona lineellus* (Bonsd.). Указания же этого вида из бассейна среднего течения р. Урал (Арнольди и др., 1965 (как *Sitona uralensis* L. Arn.);

Yunakov et al., 2012) относятся к территории Западного Казахстана. Таким образом, предыдущие сведения об обитании вида на юго-востоке европейской части России были ошибочны либо недостоверны. Не отмечен для европейской части России вид и в каталоге жуков Палеарктики (Alonso-Zarazaga et al., 2023). При этом данные о биотопических и трофических связях вида в пределах его обширного ареала фрагментарны.

В последние годы нами были получены новые данные о распространении и особенностях экологии этого редкого в Восточной Европе вида, которые и легли в основу данного сообщения. Под синонимичным названием *Sitona uralensis* L. Agn. он был описан в определительной таблице (Арнольди в: Арнольди и др., 1965) без приведения материала и обозначения голотипа, поэтому в статье мы перечисляем весь материал типовой серии и обозначаем лектотип *Sitona uralensis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основная часть сборов жуков сделана С. В. Дедюхиным, поэтому коллектор в разделе «Материал» указывается только для экземпляров, собранных другими лицами. Им же сделано и большинство представленных в статье фотографий. Фотография коллекционного экземпляра выполнена И. А. Забалуевым (Москва).

Часть сборов С. В. Дедюхина передана в коллекцию ЗИН, другая часть хранится в его коллекции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сем. CURCULIONIDAE Latreille, 1802

Sitona onerosus Faust, 1890 (рис. 1).

Материал. **Россия.** Воронежская обл. Богучарский р-н, Старо-Толучеевка, 3.V.1936 ([?.] Онисимова), 1 ♂, 1 ♀ (на пластинках на одной булавке) (ЗИН). Татарстан. Альметьевский р-н, 3,5 км 3 пос. Нижняя Мактама, увалы Бугульминской возвышенности, осыпающееся суглинистое обнажение, 54.8608° N, 52.48056° E, 27.V.2024, под куртиной *Hedysarum gmelinii* Ledeb., 2 экз.; там же, под куртиной *Oxytropis pilosa* (L.) DC., 2 экз. Башкирия. Давлекановский р-н: природный парк «Озеро Аслыкуль», памятник природы «Гора Нуртау», 54.3129° N, 54.5346° E, ксеротермный глинисто-песчаниковый склон, под куртиной *Hedysarum razoumowianum* Fisch. et Helm ex DC., 15.VIII.2012, 2 экз.; 2 км СВ дер. Бурангулово, осыпающиеся глинистые склоны на берегу оз. Аслыкуль, 54.3129° N, 54.5346° E, 14.VIII.2012, 1 экз.; там же, разреженная петрофитно-степная растительность, 15.VIII.2012, под куртиной *Hedysarum razoumowianum*, 1 экз.; там же, под куртиной *Oxytropis hippolyti* Boriss. (на листьях были специфические краевые повреждения), 15.VIII.2012, 8 экз.; дер. Янги-Турмуш, обнажения песчаника на юго-западном берегу оз. Аслыкуль, 54.2964° N, 54.5851° E, 5.V.2013, под куртиной *O. hippolyti*, 1 экз.; там же, под куртиной *H. razoumowianum*, 4 экз.; там же, 28.V.2013, под куртиной *Hedysarum grandiflorum* Pall. (со специфическими повреждениями листьев), 3 экз.; там же, под крупной куртиной *H. razoumowianum*, 6 экз. (на соцветиях этого растения были собраны также 6 экз. *Tychius alexii* (Korotyaev, 1992)); там же, песчаниковые обнажения, 15.VI.2024, кошение по обильно цветущим *H. razoumowianum* и *O. hippolyti*, 4 экз.; там же, глинисто-песчаниковый склон на берегу оз. Аслыкуль, 54.2952° N, 54.5894° E, 29.V.2014, 1 экз.; 1 км 3 с. Кирова, памятник природы «Гора Балкантау», 54.2346° N, 54.8711° E, петрофитная степь на вершине, 15.VIII.2012, 3 экз.; 3 км С дер. Уртау, памятник при-

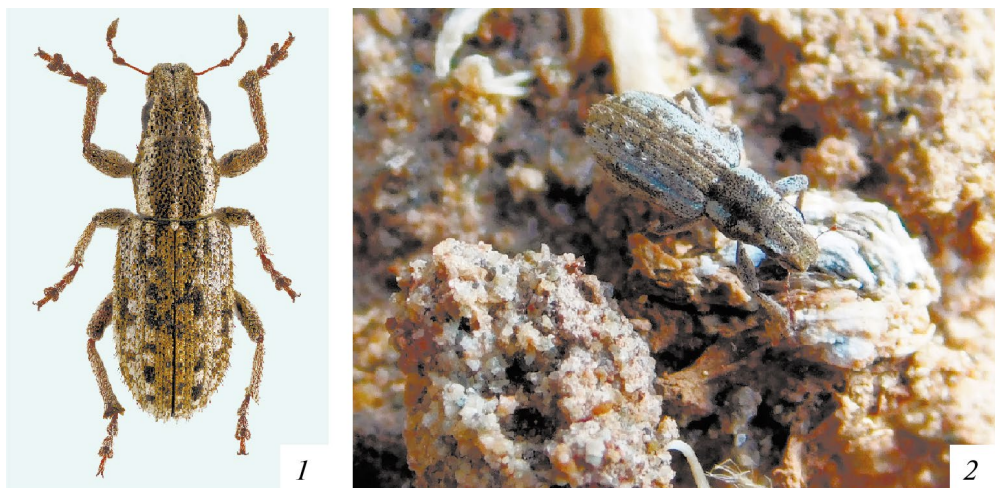


Рис. 1. *Sitona onerosus* Faust, общий вид жука (1) и жук на поверхности почвы (2).

роды «Гора Уртатау», 54.2075° N, 54.8145° E, каменная степь в верхней части глинисто-щебнистого склона, 16.VIII.2012, 3 экз. Альшеевский р-н, 5 км С с. Кипчак-Аскарово, памятник природы «Гора Сусақтау», 53.9864° N, 55.0482° E, глинисто-песчаниковый останец, петрофитная растительность, 19.VI.2013, 2 экз.; там же, 17.VI.2024, на *Oxytropis hippolyti*, 1 экз.; памятник природы «Гора Сатыртау», склоновая разнотравно-ковыльная степь, 19.VI.2013, 1 экз.; там же, петрофитная степь на вершине горы, 17.VI.2024, 1 экз. Самарская обл. Ставропольский р-н, г. Тольятти, микрорайон Федоровка (11 км З пос. Прибрежный), Задельненский бор, ксеротермный песчаный склон к Волге, 53.4753° N, 49.6876° E, на *Astragalus varius* S. G. Gmel., 28.V.2014, 5 экз.; Борский р-н, с. Борское, 53.0295° N, 51.7271° E, песчаный карьер на восточной окраине поселка, на обильно цветущих растениях *Astragalus varius*, 21.V.2014, 5 экз.; 2 км ЮВ с. Борское, 53.023° N, 51.7394° E, песчаная перистоковыльно-разнотравная степь у Бузулукского бора, на *A. varius*, 21.V.2014, 2 экз.; там же, кошение, 5 экз.; там же, обнаженная песчаная дюна на краю сосняка, 10.VIII.2014, на *A. varius*, 6 экз. Оренбургская обл. Пономаревский р-н: с. Ефремово-Зыково, памятник природы «Гора Белая», 53.3813° N, 53.9054° E, глинисто-известняковый склон, 13.VI.2015, 1 экз.; там же, петрофитная степь, 15.V.2016, под куртиной *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., 3 экз.; с. Ратчино, 53.0786° N, 54.5030° E, памятник природы «Ратчинские горы», гипсовые обнажения, 14.V.2014, 1 экз.; там же, склоновая поlynная степь, 2.VI.2015, 2 экз. Казахстан. Западно-Казахстанская обл. Петров на р. Ембулатовка: на розе, 2.V.1949 (К. Г. Ромадина), 1 ♀; 2–3.VI.1949 (К. Г. Ромадина), 1 ♂, 1 ♀; 4.VI.1949 (Л. В. Арнольди), 1 ♀; 19.VII.1949 (В. П. Рудольф), 2 ♂, 2 ♀; 5.IX.1949 (Л. В. Арнольди) (на обороте — «кошение по песчаной растительности»), «*Sitona uralensis* sp. n., опр. Л. Арнольди», 3 ♂, 2 ♀ (одна расправлена на прозрачной пластинке и подписана «*Sitona uralensis* sp. n., опр. Л. Арнольди»). Самец хорошей сохранности, смонтированный на уголок, обозначается здесь как лектотип *Sitona uralensis*; остальные экземпляры из Западного Казахстана в коллекции ЗИН были известны Л. В. Арнольди и обозначаются как паралектотипы. Январцево: песчаная степь, 19.VI.1949 (К. Г. Ромадина), 1 ♂, 1 ♀; правый берег Урала, пойма, кошение по разнотравью, 18.VII.1949 (Л. В. Арнольди), 1 ♀; те же данные (Ярмола), 1 ♀; песчаная степь, кошение, 3.IX.1949 (Л. В. Арнольди), 1 ♀; песчаная степь, 6.IX.1949 (Л. В. Арнольди), 1 ♂, 1 ♀; пески на правом берегу, 1949, 1 ♀; окр. Январцево в районе Ембулатовки, 22.VI.1949 (Ярмола), «*Sitona uralensis* sp. n.,

опр. Л. Арнольди», 1 ♂; те же данные, 2 ♂ (недоокрашены, у одного крылья редуцированы), 1 ♀ (голова утрачена); окр. Кирсанова, берег оз. Самодурова, кошение по траве, 19.VI.1949 (К. Г. Ромадина), 1 ♀; р. Елтышевка близ Чинарева, пойма, дюнные пески, 14.VI.1949 (Л. В. Арнольди), 1 ♂, 2 ♀.

Новые материалы показывают, что вид широко, но локально распространен в лесостепной зоне европейской части России (впервые приводится для лесостепи центра и

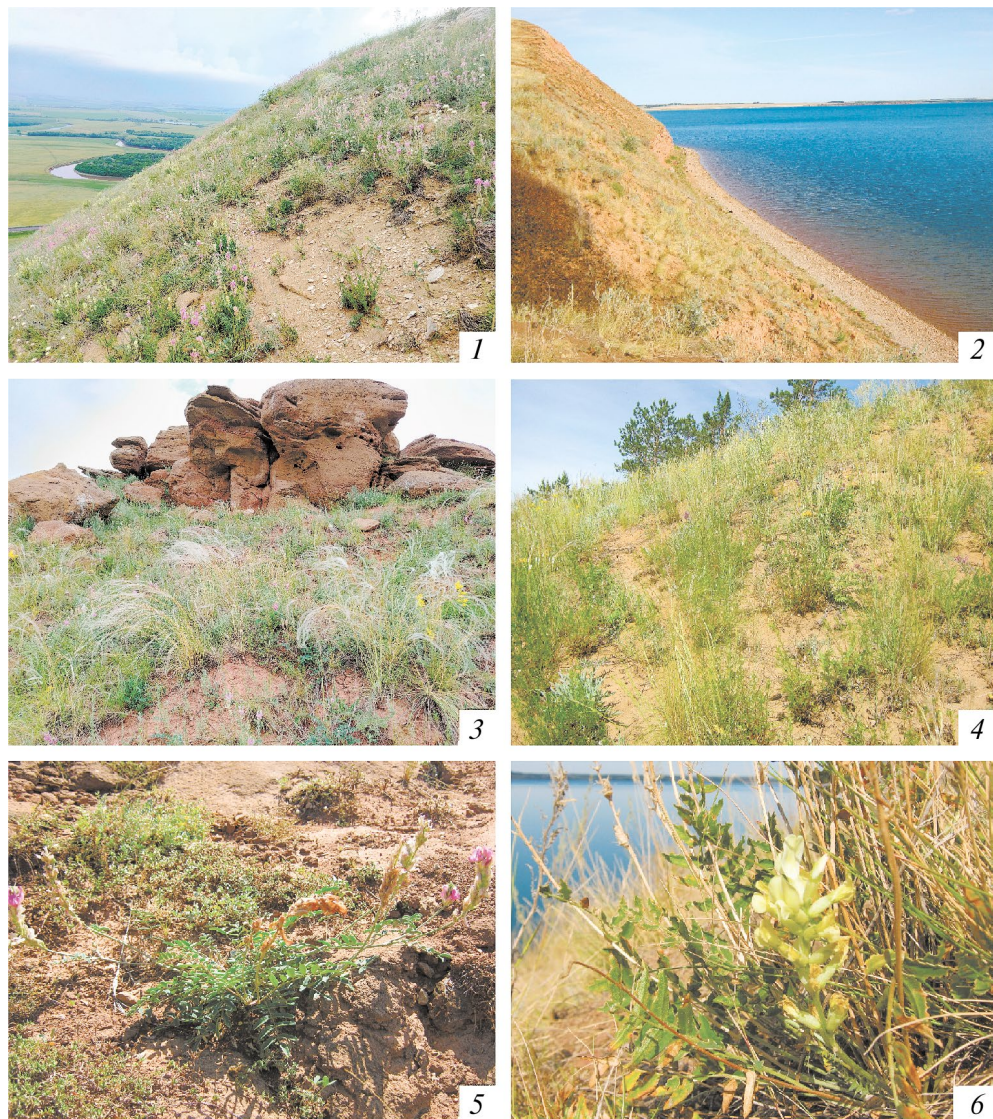


Рис. 2. Местообитания (1–4) и кормовые растения (5, 6) *Sitona onerosus* Faust.

1 — петрофитная склоновая степь на памятнике природы «Гора Сатыртау» (Башкирия); 2 — ксеротермные глинисто-песчаниковые склоны к оз. Аслыкуль (гора Нуртау в природном парке «Озеро Аслыкуль», Башкирия); 3 — песчаниковые обнажения у дер. Янги-Турмуш (природный парк «Озеро Аслыкуль», Башкирия); 4 — песчаная степь на склоне долины р. Волга (с. Федоровка, Самарская обл.); 5 — *Hedysarum razoumowianum* Fisch. et Helm ex DC.; 6 — *Oxytropis hippolyti* Boriss.; на листочках погрызы, оставленные жуками *S. onerosus*.

востока этой части страны). В лесостепи Высокого Заволжья (юго-восток Татарстана, запад Башкирии и северо-запад Оренбургской обл.) *S. onerosus* обитает на степных увалах в пределах Бугульминско-Белебеевской возвышенности (рис. 2, 1–3). В Самарской обл. (западные окраины Бузулукского бора и склоны левобережья Волги) встречается в ксерофитных песчаных местообитаниях по опушкам остепненных сосняков (рис. 2, 4).

Находка вида в центре Европейской России (Воронежская обл.) подтверждает обитание вида и к западу от Волги. Однако в центре и на западе европейской части страны он, вероятно, чрезвычайно редок. Редкость вида на Русской равнине и расположение основной части его ареала в степных областях Центральной Азии позволяют рассматривать его в европейской части России в качестве плейстоценового реликта перигляциальных степей.

Данные о биологии вида очень фрагментарны. Ранее вид был отмечен «на песках по среднему течению р. Урал на астрагалах и люцернах» (Арнольди и др., 1965, как *S. uralensis*) и «в степях на астрагале и карагане» (Коротяев, 1996). В Западной Сибири серия экземпляров собрана на берегу р. Иртыш в Омской обл. (Легалов и др., 2015). На юге Тувы *S. onerosus* был собран вторым автором на *Astragalus adsurgens* Pall. (Дедюхин, Коротяев, 2021) и обычен в степных районах Тувы еще на нескольких видах астрагалов и остролодочников, иногда также на караганах (Б. А. Коротяев, неопубликованные данные). В Баргузинской котловине Бурятии долгоносик найден в очень невысокой численности на изолированном степном склоне кошением по *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC. и *O. peschkovae* Popov (Коротяев и др., 2022). По данным первого автора, на Бугульминско-Белебеевской возвышенности вид обитает в специфических местообитаниях: на ксеротермных склонах с сыпучими суглинистыми и песчаниковыми субстратами и разреженной растительностью. Жуки встречаются на ряде петрофитно-степных видов бобовых (*Hedysarum gmelinii*, *H. razoumowianum* (см. рис. 2, 5), *H. grandiflorum*, *Oxytropis hippolyti* (см. рис. 2, 6), *Oxytropis floribunda*, *O. pilosa*), большинство из которых также рассматриваются как реликты древних степей (Крашенинников, 1937; Горчаковский, 1963). На востоке Самарской обл. (окраины Бузулукского бора) вид встречается в ксерофитных участках древнеаллювиальных и эоловых песчаных массивов плейстоценового возраста на *Astragalus varius*. Таким образом, *S. onerosus* — широкий олигофаг степных бобовых, и локальность его распространения обусловлена не трофической специализацией, а высокой требовательностью к определенным экотопическим условиям (сыпучесть субстрата, разреженность растительного покрова и ксеротермность).

Жуки встречаются на востоке Европейской равнины в мае, июне и в августе (новое поколение) под куртинами кормовых растений (на листьях которых обычно бывают характерные повреждения, наносимые жуками рода *Sitona* Germ.). Изредка они выкашиваются днем с кормовых растений (обычно в пасмурную или дождливую погоду). Вместе с другими видами рода, в том числе и с широкими олигофагами бобовых, этот вид почти не встречается, что характерно для него и в Туве (Б. А. Коротяев, неопубликованные данные).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны И. А. Забалуеву (Москва) за изготовление фотографии жука для этой статьи; коллегам из Удмуртии А. Г. Борисовскому, И. Н. Костину, Е. В. Комиссарову и А. Ю. Кардапольцеву за помощь в проведении экспедиций и сборе материала, а также Н. И. Науменко (Удмуртский государственный университет, г. Ижевск) за помощь в определении кормовых растений долгоносиков.

Работа С. В. Дедюхина выполнена в рамках реализации государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011). Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственного задания № 122031100272-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л. В., Заславский В. А., Тер-Минасян М. Е. 1965. Сем. Curculionidae — Долгоносики. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в 5 томах. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, с. 485–621.
- Горчаковский П. Л. 1963. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. В кн.: В. Л. Комаров (гл. ред.). Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. IV. М.; Л.: Издательство АН СССР, с. 285–375.
- Дедюхин С. В., Коротяев Б. А. 2021. Интересные находки долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) вблизи границы между Европой и Азией. Энтомологическое обозрение **100** (2): 439–358. <https://doi.org/10.31857/S0367144521020118>
- Коротяев Б. А. 1979. К познанию жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Монголии и сопредельных с ней территорий. I. Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.: Наука, с. 135–183.
- Коротяев Б. А. 1996. 165. *Sitona* Germ. В: Егоров А. Б., Жерихин В. В., Коротяев Б. А. Сем. Curculionidae — Долгоносики. В кн.: Г. Ш. Лафер и др. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3, Coleoptera, ч. 3, дополнение. Владивосток: Дальнаука, с. 499–503.
- Коротяев Б. А., Софронова Е. В., Софронов А. П. 2022. Население полужесткокрылых и жуков-долгоносиков (Heteroptera; Coleoptera, Curculionidae) в петрофитной степи в Баргузинской котловине Бурятии. Энтомологическое обозрение **101** (4): 818–840. <https://doi.org/10.31857/S036714452204013X>, EDN: NLBENW
- Крашенинников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры Урала в связи с историей и палеогеографией плейстоцена. Советская ботаника **4**: 16–45.
- Легалов А. А., Дудко Р. Ю., Гурина А. А., Чернышев С. Е., Зиновьев Е. В., Киреев М. С., Никитский Н. Б. 2015. Биоразнообразие жуков Западной Сибири: новые данные о долгоносиках (Coleoptera, Curculionoidea: Rhynchitidae, Brentidae, Curculionidae). Евразийский энтомологический журнал **14** (5): 401–408.
- Немков В. А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Университетская книга, 316 с.
- Присный А. В. 2003. Экстразональные группировки в фауне наземных насекомых юга Среднерусской возвышенности. Белгород: издательство Белгородского государственного университета, 291 с.
- Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2023. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. 2nd Edition. Monografias Electrónicas SEA **14**: 1–780.
- Faust J. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Coleopteren-Fauna Südwest-Sibiriens. Verzeichniss der auf einer Reise in dem Minusinskischen Kreise und dem angrenzenden Theil der Mongolei von den Herren K. Ehnberg und R. Hammarström gesammelten Curculioniden. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar **32** [1889–1890]: 53–106.
- 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.
- Yunakov N. N., Dedyukhin S. V., Filimonov R. V. 2012. Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural Regions. Russian Entomological Journal **21** (1): 57–72.
- Yunakov N., Nazarenko V., Filimonov R., Volovnik S. 2018. A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea). Zootaxa **4404** (1): 1–494. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4404.1.1>

DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL FEATURES
OF THE WEEVIL *SITONA ONEROSUS* FAUST, 1890
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN EUROPEAN PART OF RUSSIA

S. V. Dedyukhin, B. A. Korotyaev

Key words: *Sitona onerosus*, *Sitona uralensis*, lectotype, weevils, Curculionidae, distribution, European Russia, Don River Area, Trans-Volga Area, new records.

S U M M A R Y

Data on the distribution, landscape and biotopical, and also trophic associations of *Sitona onerosus* Faust, 1890 (Curculionidae) in European Russia are reported. This Central Palaearctic steppe species is for the first time reliably recorded in the centre of the European part of the country (Voronezh Prov.) and in the eastern part of the Russian Plain (Samara and Orenburg provinces, Tatarstan and Bashkortostan). **Lectotype** and paralectotypes of *Sitona uralensis* L. Arn. are designated in the collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences.

Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

Автоматика и телемеханика	Лёд и Снег
Агрохимия	Лесоведение
Азия и Африка сегодня	Литология и полезные ископаемые
Акустический журнал	Мембраны и мембранные технологии
Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы	Металлы
Астрономический журнал	Микология и фитопатология
Биологические мембраны	Микробиология
Биология внутренних вод	Микроэлектроника
Биология моря	Молекулярная биология
Биоорганическая химия	Нейрохимия
Биофизика	Неорганические материалы
Биохимия	Нефтехимия
Ботанический журнал	Новая и новейшая история
Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук	Общественные науки и современность
Вестник древней истории	Общество и экономика
Вестник Российской академии наук	Океанология
Вестник российской сельскохозяйственной науки	Онтогенез
Водные ресурсы	Палеонтологический журнал
Вопросы истории естествознания и техники	Паразитология
Вопросы ихтиологии	Петрология
Вопросы языкознания	Письма в Астрономический журнал
Вулканология и сейсмология	Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики
Высокомолекулярные соединения. Серия А	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования
Высокомолекулярные соединения. Серия Б	Почвоведение
Высокомолекулярные соединения. Серия С	Приборы и техника эксперимента
Генетика	Прикладная биохимия и микробиология
Геология рудных месторождений	Прикладная математика и механика
Геомагнетизм и аэрономия	Проблемы Дальнего Востока
Геоморфология и палеогеография	Проблемы машиностроения и надежности машин
Геотектоника	Проблемы передачи информации
Геохимия	Программирование
Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология	Психологический журнал
Государство и право	Радиационная биология. Радиоэкология
Дефектоскопия	Радиотехника и электроника
Дифференциальные уравнения	Радиохимия
Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления	Расплавы
Доклады Российской академии наук. Науки о жизни	Растительные ресурсы
Доклады Российской академии наук. Науки о Земле	Российская археология
Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки	Российская история
Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах	Российская сельскохозяйственная наука
Журнал аналитической химии	Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова
Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова	Русская литература
Журнал вычислительной математики и математической физики	Русская речь
Журнал неорганической химии	Сенсорные системы
Журнал общей биологии	Славяноведение
Журнал общей химии	Современная Европа
Журнал органической химии	Социологические исследования
Журнал прикладной химии	Стратиграфия. Геологическая корреляция
Журнал физической химии	США & Канада: экономика, политика, культура
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	Теоретические основы химической технологии
Журнал экспериментальной и теоретической физики	Теплофизика высоких температур
Записки Российского минералогического общества	Успехи современной биологии
Зоологический журнал	Успехи физиологических наук
Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа	Физика Земли
Известия Российской академии наук. Механика твердого тела	Физика и химия стекла
Известия Российской академии наук. Серия биологическая	Физика металлов и металловедение
Известия Российской академии наук. Серия географическая	Физика плазмы
Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка	Физикохимия поверхности и защита материалов
Известия Российской академии наук. Серия физическая	Физиология растений
Известия Российской академии наук. Теория и системы управления	Физиология человека
Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана	Химическая физика
Известия Российской академии наук. Энергетика	Химия высоких энергий
Известия Русского географического общества	Химия твердого топлива
Исследование Земли из Космоса	Цитология
Кинетика и катализ	Человек
Коллоидный журнал	Экология
Координационная химия	Экономика и математические методы
Космические исследования	Электрохимия
Кристаллография	Энтомологическое обозрение
Латинская Америка	Этнографическое обозрение
	Ядерная физика

Адрес редакции: 199034 Санкт-Петербург,
Университетская набережная, 1
Телефон: (812) 328-12-12 (257)
korotyay@rambler.ru

Свидетельство о регистрации средства массовой информации № 0110267 от 8 февраля 1993 г.,
выдано Министерством печати и информации Российской Федерации

Подписано к печати	.	Дата выхода в свет	.	Формат 70 × 100 1/16.
Усл. печ. л.	.	Уч.-изд. л.	.	Тираж экз. Заказ . Цена свободная.

Учредители: Российская академия наук, Русское энтомологическое общество

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по контракту № 4У-ЕП-037-24 ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1