

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

НАСЕКОМЫЕ - РАЗРУШИТЕЛИ ДРЕВЕСИНЫ И ИХ ЭНТОМОФАГИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1979

В сборнике рассматриваются вопросы классификации, филогении и эволюции важнейших семейств насекомых, связанных в своем развитии с древесиной. Приводятся новые данные по морфологии и сравнительной анатомии личинок ксилофагов, разбираются экологические особенности ксилофагов и их энтомофагов (наездников, двукрылых и жесткокрылых).

Представляет интерес для энтомологов различного профиля (систематиков, морфологов, экологов, специалистов по защите растений).

Ответственный редактор

Ф. Н. П Р А В Д И Н

ВВЕДЕНИЕ

Леса составляют одно из существенных богатств нашей страны. Их сохранение, правильная эксплуатация в условиях усиливающегося антропогенного воздействия на природу, изучение разнообразных сторон жизни леса, роли различных его составных элементов, а также исследование направленности процессов, происходящих при антропогенном воздействии, - важнейшая задача биологов. Рассматриваемая работа является составной частью энтомологических исследований, проводимых Лабораторией экологии сообществ наземных беспозвоночных ИЭМЭЖ АН СССР в лесах европейской части СССР, Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии. Коллектив лаборатории в течение более чем 10 лет проводит изучение сообществ насекомых - обитателей древесно-кустарниковой растительности. Итоги этих исследований по сообществам насекомых-разрушителей древесины и их энтомофагам частично опубликованы в монографиях и сборниках. Среди них можно назвать следующие: Насекомые - разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья (М.: Наука, 1974), Энтомологические исследования на Дальнем Востоке (Владивосток, 1975), Эволюционная морфология личинок насекомых (М.: Наука, 1976), Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса (М.: Наука, 1975), Определитель личинок хищных насекомых - энтомофагов стволовых вредителей (М.: Наука, 1977) и др.

Предлагаемый тематический сборник посвящен насекомым-ксилофагам и различным группам их энтомофагов. Сборник начинается статьей, в которой на обширном материале по ксилобионтным двукрылым рассматриваются направления эволюционного развития отряда. Обсуждаются этапы освоения различных субстратов и пути морфологических преобразований личинок и имаго. Специально рассматривается значение древесины как среды обитания в эволюции двукрылых.

Цикл работ по стволовым вредителям включает в первую очередь исследования по наиболее важным для практики разрушителям древесины - усачам и златкам. Рассмотрена экологическая классификация дровосеков на основе их пищевой специализации. Впервые детально исследована анатомия пищеварительной системы личинок златок. Изучены морфологические адаптации личинок дровосеков к обитанию в древесине. Выделены и охарактеризованы основные морфо-экологические типы этой группы жуков. Приведены новые данные о жуках-дровосеках о-ва Кунашир, выявлены кормовые породы для 32 видов, впервые детально исследованы личинки 12 видов и установлены 3 новых для фауны СССР вида дрово-

секов. Проведено морфологическое изучение личинок-ксилофагов ложнослоников, играющих существенную роль в разрушении древесины.

Цикл работ по энтомофагам включает исследования по представителям различных отрядов насекомых (жесткокрылых перепончатокрылых и двукрылых).

Приводятся интересные сведения о наиболее перспективных энтомофагах ксилофильных насекомых - муравьелелках. Выявлен круг их жертв в природных условиях, определены наиболее перспективные насекомые-хозяева при разведении в лабораторных условиях, рассмотрены и обобщены сведения об особенностях развития личинок. Обобщены сведения о паразитах-наездниках, развивающихся на ксилофильных насекомых в условиях Московской области.

Исследованы отдельные группы энтомофагов из отрядов жесткокрылых и двукрылых. Заслуживает внимания детальное исследование личинок жуков-ризофагид, уничтожающих короедов. Обширные новые материалы включают работы по жукам-щелкунам и пыльцедам. Описаны неизвестные ранее личинки, для пыльцеедов составлены определительные таблицы, включающие сведения о 30 видах и всех представленных в фауне нашей страны родах.

Впервые приводятся обширные сведения об образе жизни и морфологии личинок двукрылых-одиноид, являющихся паразитами и хищниками ксилофильных насекомых, например сверлильщиков, короедов и др. Изучены отдельные группы двукрылых и жесткокрылых (львинки, ризодиды), роль которых в ксилофильных сообществах недостаточно ясна, но в определенных условиях наблюдается способность к факультативному хищничеству.

Тематический сборник завершается краткой теоретической статьей, основу которой составляет дискуссионная концепция о раннем выходе амфибиотических предков насекомых на растительность девонского периода, которая уже в среднем девоне, как известно, была представлена древовидными растениями, формировавшими своеобразное редколесье.

В публикуемых работах использованы оригинальные материалы, собранные в 1958-1977 гг. в различных районах нашей страны - от Закарпатья на западе до Курильских островов на востоке. При проведении работ в Забайкалье и Тувинской АССР постоянную помощь оказывал Институт леса и древесины СО АН СССР, при изучении ксилофильных насекомых Приморья и Приамурья - Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР. Проведение сложных экспедиционных работ в тугайных лесах Амударьи и в саксаульниках пустыни Каракум осуществлялось в комплексе с Институтом зоологии АН Туркменской ССР. От имени авторского коллектива приносим глубокую благодарность организациям и отдельным энтомологам, оказавшим помощь в подготовке данного тематического сборника.

Б.М. Мамаев

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАННЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Н. П. Кривошеина

Проблемы эволюции различных групп организмов решаются представителями самых различных специальностей. При значительной фрагментарности палеонтологических материалов большое значение приобретают сравнительно-морфологические методы исследований рецентных форм.

Отряд двукрылых насекомых в этом плане представляет очень богатый материал. Двукрылые по обилию и разнообразию форм занимают в классе насекомых одно из доминирующих мест. К настоящему времени в отряде насчитывается около 120-130 семейств, включающих более 80 тыс. видов. Наличие в отряде как сравнительно молодых, процветающих, так и разнообразных реликтовых семейств, сохранивших древнейшие черты, позволяет исследовать исторические взаимосвязи отдельных групп, что важно для обоснования филогенетических построений.

Исследованию путей исторического развития двукрылых посвящены работы ряда диптерологов как в нашей стране, так и за рубежом [Edwards, 1926; Hendel, 1937; Hennig, 1950; Родендорф, 1964; Кривошеина, 1969 и др.]. Следует отметить, что наиболее детально и всесторонне, с учетом имагинальных признаков как ископаемых, так и рецентных форм, этот вопрос рассмотрен Б.Б. Родендорфом [1946, 1949, 1964 и др.].

Целью настоящей работы является анализ причин и факторов становления двукрылых как отряда и причин существования видов с плезиоморфными чертами в рецентной фауне; обсуждены возможные наиболее примитивные черты организации и дана оценка роли различных сред в становлении отряда двукрылых. В работе не ставится задача рассмотрения и оценки различных точек зрения на структуру отряда в целом, хотя существенные коррективы к имеющимся системам могут быть внесены на основании проведенных автором статьи исследований [Кривошеина, 1969, 1971а,б; Кривошеина, Мамаев, 1970, 1972 и др.].

О ЗНАЧЕНИИ ПРИЗНАКОВ РАЗЛИЧНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ В РЕШЕНИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ВОПРОСОВ

В настоящем исследовании, как и во всех других, автор исходит из принципа равноценности личиночных и имагинальных признаков как признаков одного организма. Но равноценность признаков различных фаз развития не означает их филогенетической равнозначности. Как у имаго, так и у

личинок может быть целый ряд более молодых, апоморфных признаков и более древних, плезиоморфных. Понятие апоморфности и плезиоморфности, выдвинутое Геннигом [Hennig, 1950 и др.], широко используется в настоящее время в отечественной литературе.

Характерная для насекомых особенность - наличие свободно живущих не только взрослых, но и личиночных фаз является причиной возникновения функциональных взаимоотношений самого широкого диапазона между личиночной и имагинальной фазами. Практически для всех групп двукрылых характерна активно питающаяся личинка. У имаго наблюдаются все переходы от ведущих активный образ жизни и выполняющих функции питания, расселения и размножения до сохранивших лишь функцию размножения. Крайней формой выражения этого процесса является возникновение педогенеза - размножения в определенных условиях личиночной фазы.

В эволюционном плане заслуживают наибольшего внимания низшие длинноусые двукрылые. Как правило, у длинноусых двукрылых наиболее активны личинки, отличающиеся большой продолжительностью жизни, в период которой осуществляется накопление питательных веществ. Функции имаго часто сводятся лишь к размножению и пассивному расселению.

При ограниченности функций имаго (пассивное расселение, афагия или питание растительными соками, не требующие совершенствования органов движения) естественна известная консервативность признаков в течение длительного исторического развития, ведущая к сохранению у ряда современных форм очень древних (плезиоморфных) черт. При этих явлениях наличие древних черт приводит к кажущемуся внешнему сходству далеко не родственных групп. Можно назвать, например, представителей современных семейств *Xylorhagidae* и *Xylomyidae*, *Pachyneuridae* и *Achymyidae* и других, которые несомненно на основании этого явления рассматривались в течение длительного времени как близкородственные группы.

Ведущие активный образ жизни личиночные фазы дивергируют значительно интенсивнее имаго. Вследствие этого многие, даже близкородственные группы двукрылых, более четко различаются по личиночным признакам, чем по имагинальным. Именно в силу этих причин наличие материалов по личиночным фазам развития помогает решать многие сложные таксономические и эволюционные вопросы, возникающие при сравнительно-морфологическом изучении лишь имагинальных форм.

Факты большей изменчивости личиночных признаков по сравнению с имагинальными приводят к выводам об апоморфности признаков личинок в целом и отрицанию их значимости при выяснении филогенетических связей ряда групп двукрылых, как, например, *Anisopodidae* и *Mycetobiidae* [Hennig, 1954], *Scatopsidae* и *Perissommatidae* [Родендорф, 1964].

Действительно, обитание личинок двукрылых в разнообразных по структуре субстратах приводит к формированию самых

различных типов строения тела. Часто личинки родственных групп, относящихся к одному семейству, внешне совершенно непохожи друг на друга. Так, среди личинок мух-журчалок имеются группы с короткой дыхательной трубкой и уплощенным телом, несущим разнообразные перистые выросты (*Hammerschmidtia* Schumm., *Brachyopa* Meig.). Другие обладают сильно удлинённой, значительно превышающей длину тела дыхательной трубкой и бочонкообразным с гладкими покровами телом; наконец, личинки *Temnostoma* St. Farg. et Serv. имеют сильно уплощенное короткое тело без дыхательной трубки, задние дыхальца расположены на очень коротком выступе. Не менее разнообразны личинки *Ceratopogonidae*, *Psychodidae*, *Platypezidae* и многих других семейств. Именно такое разнообразие форм личинок в пределах родственных групп давало основание говорить о большой лабильности их признаков и, как следствие, малой значимости при решении эволюционных вопросов. В то же время сравнительно-морфологическое изучение различных групп личинок показало, что для близкородственных форм, обитающих в резко различных по своей структуре субстратах (вода, толща древесины, почвы и т.д.), характерно лишь чисто внешнее разнообразие, не затрагивающее существа их организации. Строение головы, частей ротового аппарата, план строения трахейной системы и расположение дыхалец на теле стабильны.

К сходным выводам приходим при анализе явлений конвергенции, широко распространенных среди личинок двукрылых.

Так, у обитающих в сходных субстратах личинок длинноусых двукрылых - *Hyperoscelididae* и короткоусых - *Clusiidae* прослеживается сходство во всех деталях строения тела, головного сегмента (редукция головы у одних и ротоглоточного аппарата у других), но типы строения трахейной системы резко различны. Обитающие в сильно увлажненных средах личинки *Axymyiidae* и некоторых видов *Syrphidae*, относящихся к разным подотрядам, обладают сходной формой тела, снабженного длинной дыхательной трубкой. В то же время строение головы, элементов ротового аппарата, общая схема положения дыхалец на теле различны.

В известной степени недооценкой признаков личинок объясняются имеющиеся до сих пор факты рассмотрения в рамках одного семейства групп, обладающих резко различными по строению личиночными фазами. В настоящее время еще многим диптерологам в широком объеме представляются сем. *Psychodidae* (с родом *Trichomyia* Hal.) и сем. *Rhagionidae* (с родом *Atherix* Meig.). Между тем своеобразие личинок двух указанных родов, их резкое отличие от личинок остальных родов этих семейств свидетельствует об их длительном самостоятельном развитии. Основным доказательством рассмотрения семейств в таком широком объеме является якобы общность признаков имаго. Сравнительно недавно [Stuckenberg, 1973] был проведен тщательный анализ признаков имаго рода *Atherix* Meig., в первую очередь стернальных пластинок груди. На основании этого исследования была доказана необходимость выделения самостоятель-

ного семейства Athericidae, как ранее на основании аналогичного исследования имагинальных признаков доказана самостоятельность сем. Glutopidae [Кривошеина, 1971б]. В последнее время высказываются также мысли о возможности рассмотрения Trichomyiinae в качестве самостоятельного семейства [Duckhouse, 1973].

История изучения двукрылых насекомых в последние десятилетия показала не только всю важность изучения личиночных форм. Стало очевидным, как это ни парадоксально звучит, что в целом ряде случаев сравнительно-морфологические исследования имагинальных форм отстают от исследования личиночных. Так, исследование личинок целого ряда реликтовых групп двукрылых показало необходимость пересмотра имагинальных признаков, их переоценки при решении многих не только таксономических, но и эволюционных вопросов.

На основании нового подхода к оценке признаков имаго, изучения не рассматриваемых ранее структур стало возможным обоснование самостоятельности и обособленности семейств Axymyiidae [Мамаев, Кривошеина, 1966] и Glutopidae [Кривошеина, 1971б]. Проведение сравнительного исследования стернальных пластинок груди, а также анализ целого ряда других признаков показали удаленность Glutopidae как от Coenomyiidae, так и от Rhagionidae, в состав которых различными исследователями включался род Glutops Burg.

Опыт изучения разнообразных групп двукрылых показал, что у личинок с меньшим основанием, чем у имаго, может быть выделен целый ряд черт плезиоморфного порядка. Кроме того, в результате сравнительно-морфологического исследования различных групп могут быть выделены формы, обладающие наибольшим количеством древнейших черт организации [Кривошеина, 1969]. В то же время признаки личинок способствуют выявлению хода эволюционных преобразований в процессе становления группы, указывают на пути ее приспособлений в значительно большей степени, чем признаки имаго.

Вопросы значения признаков личинок в выяснении родственных связей различных групп насекомых в последнее время широко освещаются в литературе [Hennig, 1948, Emden, 1957; Кривошеина, 1962, 1969, 1970, 1971а; Ghilarov, 1969].

Обсуждение относительной значимости личиночных и имагинальных признаков при решении филогенетических вопросов тесно связано с рассмотрением явлений педоморфоза или дезимагинизации. Определение педоморфоза как определенного типа эволюционного развития введено Б.Б. Родендорфом [1960].

При филогенетических построениях большое значение придается имагинальным признакам педоморфных насекомых. "Особенности взрослой формы, изменявшейся медленно и регрессивно, оказываются самыми древними" [Родендорф, 1960, с. 59]. Действительно, многие группы двукрылых (многие Tipuloidea, Bibionoidea) сохранили ряд древней-

ших черт вследствие замедленных процессов преобразования в силу многих причин, связанных как с функциями имаго, так и образом жизни личинок. Но простота их организации не связана с наличием редуccionных процессов, характеризующих дезимагинизацию. Для многих из них характерно относительно примитивное крыло и, как следствие, слабый полет. Большинство питаются соками различных растений. При этом кажется более правильным рассматривать питание нектаром не как отражение явлений редуccion, ведущей к афагии, а как исторически сложившийся процесс, связанный с исходными формами питания древнейших насекомых.

Различные бегашки древнейшие группы насекомых скорее всего были хищниками [Шаров, 1968]. Но трудно предположить, что хищниками были древнейшие группы летающих насекомых с их достаточно несовершенными органами полета. Кажется, что именно питание различными растительными соками, а может быть, и спорами растений было исходным для таких форм. Эта точка зрения в известной степени подтверждается тем, что среди длинноусых двукрылых преобладают группы, питающиеся растительными соками, нектаром. Только незначительный процент составляют двукрылые насекомые, питающиеся гемолимфой или кровью различных животных; некоторые являются хищниками. Такая специализация ведет к формированию лучших летных качеств, т.е. значительному преобразованию крыла, увеличению продолжительности жизни, увеличению гонотрофических циклов и т.д.

Большинство групп длинноусых двукрылых, обладающих плезиоморфными чертами, развивается в субстратах, имеющих в достаточных количествах вблизи мест выплода и не требующих длительных перелетов (наносы ила, разлагающаяся древесина и подстилка и т.д.). Такой образ жизни (в сочетании с возможностью нахождения пищи — сок растений и деревьев — вблизи мест развития) способствует известной консервации многих имагинальных признаков. Применение термина дезимагинизация к процессам замедленного преобразования имаго, характерного для многих представителей инфраотрядов *Vibionomorpha* и *Tipulomorpha*, сохранивших ряд древнейших черт, кажется не совсем удачным.

Явления, отражающие процесс дезимагинизации, наблюдаются среди двукрылых насекомых. Крайним выражением этого может служить возникновение педогенеза или появление бескрылых самок (*Sciaridae*, *Hesperinidae* и др.), способных выполнять лишь функцию размножения. Накопление питательных веществ, размножение (в случае педогенеза), а часто и расселение осуществляются личиночной фазой. Но при выраженных явлениях дегенерации взрослой фазы понятие примитивности признаков не всегда и даже чаще всего не будет однозначным с понятием их древности.

Несомненно, факт большей филогенетической значимости имагинальных признаков имеет место у некоторых групп двукрылых, но он характерен не для педоморфных форм, а в первую очередь для групп, обитавших в течение длительного исторического развития в достаточно изолированных экологических нишах, в стабильных средах, что послужило ос-

нованием для относительно большей консервативности признаков имаго. При этом, как правило, плезиоморфными чертами обладают те группы двукрылых, для которых характерна определенная ограниченность полета, так как интенсивное развитие этой функции ведет к значительным перестройкам в организации имаго, в том числе крыла.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ

Проблемы происхождения насекомых, их эволюционного развития как в целом, так и отдельных ветвей, значение различных сред в эволюции насекомых постоянно привлекают широкое внимание. Палеонтологические материалы в настоящее время пока не могут ответить на вопрос, когда конкретно возникли насекомые.

Достоверные сведения о палеонтологических находках крылатых насекомых датируются карбоном. В этот период до половины общего состава энтомофауны принадлежало различным своеобразным группам насекомых, объединенных под названием древнекрылых - Palaeoptera [Мартынов, 1938], к которым в современной фауне относятся только стрекозы и поденки. В каменноугольный период был широко распространен также отряд Palaeoductioptera [Handlirsch, 1908; Мартынов, 1938]. Это была уже достаточно специализированная группа, которую, с точки зрения А.В. Мартынова, нельзя рассматривать предковой формой крылатых насекомых в целом. Возникновение крылатых насекомых этот автор относит к верхнему девону.

Палеонтологические материалы свидетельствуют о том, что в каменноугольном периоде уже существовали разнообразные и достаточно обособленные группы ортоптероидных насекомых [Шаров, 1968]. Так, например, разнообразие тараканов в верхнем карбоне дает основание предполагать их существование уже в нижнем карбоне [Мартынов, 1938; Шаров, 1968].

Представители жесткокрылых, скорпионниц и двукрылых, очевидно, возникли несколько позже. Во всяком случае остатки древних жесткокрылых найдены в отложениях раннепермского периода [Пономаренко, 1969], а двукрылых - только в составе верхнетриасовой фауны [Родердорф, 1964]¹. Сообщение о находках предковых форм двукрылых в верхней перми [Tillyard, 1929, 1937] основано на ошибочном определении остатков представителей близкого к двукрылым подотряда скорпионниц - Paratrichoptera [Мартынова, 1948]. В то же время высказываются предположения, что двукрылые возникли в каменноугольном периоде [Smith, 1974].

Несмотря на большие трудности в определении возраста древнейших групп насекомых, в том числе двукрылых, и относительно поздние находки двукрылых (верхний триас или юра), создается впечатление, что они имеют более древнее

¹ Материалы по двукрылым, по устному сообщению Б.Б. Родендорфа, следует отнести к юрскому периоду.

происхождение, чем можно предположить на основании существующих к настоящему времени сведений. Это отчасти можно объяснить следующими фактами.

Фауна верхнетриасовых (юрских) двукрылых довольно разнообразна и включает представителей 13 надсемейств, относящихся к четырем инфраотрядам [Родендорф, 1964]. Она представлена как архаичными формами, так и вымершими семействами современных инфраотрядов *Vibionomorpha* и *Tirulomorpha*. Таким образом, состав двукрылых уже того времени не только разнообразен, но и включает представителей двух резко различающихся инфраотрядов.

Следует обратить внимание на тот факт, что отдельные группы триасовых скорпионниц, входящие в надотряд *Mesopteroidea* вместе с двукрылыми, обладали более специализированным по сравнению с рядом групп двукрылых крылом. Это свидетельствует о длительном в историческом плане параллельном развитии этих групп, разошедшихся в значительно более ранний период. При этом представители скорпионниц сем. *Metropatridae* известны уже с начала среднего карбона [Родендорф, 1964].

Все эти факты дают основание относить возникновение древнейших групп двукрылых к самому началу перми, а возможно даже к концу карбона, на что в одной из ранних работ указывает также Б.Б. Родендорф [1946]. В схеме А.В. Мартынова [1938] возникновение жесткокрылых датируется нижним карбоном, а двукрылых — границей карбона и перми, что кажется вполне вероятным. Такой вывод подтверждается условиями жизни на земле в этот период.

Для каменноугольного периода характерен пышный расцвет наземной растительности, преобладает влаго- и теплолюбивая флора. С этим периодом совпадает расцвет многих групп насекомых, в том числе крылатых. Серединой карбона датируется появление первых наземных позвоночных [Татаринов, 1972].

Связи насекомых с древесной растительностью уходят к самым истокам их возникновения. В литературе освещена роль растительности в формировании насекомых в целом и в связи с выдвинутой гравитационной гипотезой происхождения насекомых [Мамаев, 1975]. По предположению А.Г. Шарова [1966, 1968], постоянными обитателями древесной растительности были примитивные *Pterygota*, существовавшие, очевидно, на границе девона и карбона и питавшиеся различными богатыми белковыми веществами генеративными органами растений.

Факт связи древнейших насекомых с растительностью можно отчасти объяснить экологическими условиями существования в тот период. В условиях отсутствия развитого лесного покрова на позднедевонских материках водный режим континентальных бассейнов был крайне неустойчивым [Толмачев, 1964]. В этих условиях жизнь полуводных организмов могла быть сосредоточена только на выступающей из воды растительности, а не в прибрежной полосе, границы которой были очень неустойчивы.

Толчком для возникновения разнообразных форм насекомых, в том числе и двукрылых, могли послужить изменения в

климате и соответственно растительности в конце карбона и начале перми. В верхнем карбоне климат стал менее влажным, а в нижней перми засушливым и частью пустынным. Резкое изменение климатических условий на границе карбона и перми вызвало крупные изменения в составе растительности. В перми появляются первые голосеменные, т.е. настоящая древесная растительность, способная расти и развиваться вне прибрежных участков.

Распространение лесов в пермский период должно было привести к стабильности стоков, возникновению постоянных водоемов с устойчивой береговой зоной, что могло создавать благоприятные условия для развития разнообразных групп насекомых в прибрежной полосе. Богатство различных сильно увлажненных остатков животного и растительного происхождения, рыхлость первичных растительных остатков вследствие простоты строения первичной растительности создавали условия для обитания слабо специализированных форм древнейших двукрылых как на поверхности, так и в толще прибрежных субстратов. Несомненно, древнейшие группы двукрылых были связаны с подобными средами [Родендорф, 1964; Кривошеина, 1969].

Мощным толчком к возникновению разнообразных форм насекомых, в том числе двукрылых, должно было стать появление древесной растительности, в дальнейшем широко завоевавшей сушу. Именно этот этап должен был стать существенным в возникновении разнообразных двукрылых. Таким образом, уже на границе карбона и перми и в начале перми создались условия для развития двукрылых в двух направлениях: широкое освоение различных увлажненных рыхлых субстратов прибрежной зоны и заселение древесных остатков. Это несомненно послужило основанием для обособления двух ветвей двукрылых, давших впоследствии уже достаточно специализированных представителей *Tipulomorpha* и *Vibionomorpha*.

Первые группы двукрылых, осваивающих древесину, должны были заселять сильно увлажненные субстраты, например, скопления сильно увлажненной древесины вдоль береговой зоны водоемов. Заслуживает внимания тот факт, что именно в таких условиях развиваются, например, многие группы *Psychodidae*, личинки своеобразных реликтовых двукрылых из семейства *Achutuiidae*. Переход от обитания во влажной древесине береговой зоны к обитанию в толще древесины на суше не был качественно иным, так как большое количество сильно увлажненной древесины скапливается также вне береговой зоны водоемов, под пологом леса. Такую картину можно наблюдать неоднократно в настоящее время, когда даже на совершенно сухих и достаточно крутых склонах, где в почве не скапливается влага, древесина полуразложившихся стволов сильно увлажнена. В значительной степени в пользу древности подобных субстратов свидетельствует своеобразие современных групп насекомых, развивающихся в древесине, что будет подробно разобрано в специальном разделе.

На первых этапах личинки двукрылых могли заселять только сильно разложившуюся рыхлую древесину или ее поверх-

ностные слои, обитание в которых не сопровождалось резкими изменениями в организации и не было связано с необходимостью резкого изменения пищевого режима. Это могли быть личинки, питающиеся различными микроорганизмами, водорослями, различными остатками растительного и животного происхождения, т.е. детритофаги в широком смысле слова, использующие древесину лишь в качестве среды обитания. Питание непосредственно древесиной, требующее специфических приспособлений, на первых этапах исключалось. Ближе всего к таким группам по образу жизни из современных представителей - личинки Anisopodidae, Mucetobiidae, Psychodidae, Perissommatidae, Scatopsidae, питающиеся различными микроорганизмами и обитающие в разнообразных рыхлых увлажненных субстратах (разлагающиеся древесина и грибы). Кроме того, личинки Mucetobiidae и Anisopodidae способны уничтожать остатки погибших насекомых.

Мало вероятно, чтобы решающую роль в становлении двукрылых в целом могли играть такие микростации, как натеки смолы, различные микроводоемы в дуплах в силу их специфичности и ограниченности. Подобные субстраты могли иметь определенное значение при расселении отдельных групп двукрылых (обитателей прибрежных субстратов) лишь в качестве вторичных.

Качественно новым этапом должен был быть переход к обитанию в толще древесины. Одной из причин такого перехода мог быть тот факт, что обитание на поверхности древесных стволов даже в условиях сильного увлажнения не давало никаких преимуществ, так как это были условия, доступные для большинства существующих групп. Заселение толщи древесины было очень многообразным. Одни группы пошли по пути использования древесины только в качестве среды обитания, другие перешли к ее использованию в качестве пищевого субстрата, т.е. к ксилофагии. Способность самостоятельно продельвать ходы в достаточно плотной древесине еще не означала возможности ее утилизации. Разнообразные формы подобных приспособлений можно наблюдать среди живущих в настоящее время реликтовых групп двукрылых. Так, личинки Axymyiidae живут в ходах в толще сильно увлажненной, часто погруженной в воду древесины. Личинки самостоятельно продельвают ходы, что возможно вследствие наличия у них сильно склеротизованных мандибул, но питаются не древесиной, а развивающимися на стенках ходов амброзийными грибами и продуктами их выделения. Пищеварительная система личинок этого семейства устроена достаточно просто [Мамаев, Кривошеина, 1966].

Дальнейшая специализация при обитании в толще древесины связана с развитием приспособлений для ее использования в качестве пищевого субстрата. Но следует отметить, что чистое питание древесиной, особенно на заключительных этапах ее разложения, встречается очень редко. Большинство ксилофагов по существу являются ксиломицетофагами.

Различные этапы заселения древесины типичными ксиломицетофагами можно представить на примере образа жизни не-

которых также реликтовых форм двукрылых. Так, личинки одной из древнейших групп двукрылых среди *Vibionomorpha* - *Rachyneuridae* развиваются в сильно увлажненной разложившейся, но еще плотной древесине лежащих на земле обрубок, разлагающихся в своеобразных условиях высокого увлажнения [Кривошеина, Мамаев, 1967, 1972]. Личинки близких, но несколько более специализированных групп - *Pleciidae*, *Vibionidae* (крыло четко дифференцировано, развито крылышко, отсутствующее у представителей первого семейства) - заселяют также сильно разложившуюся древесину, но меньшей степени увлажнения.

Пути проникновения в древесину могли быть различными. Это или непосредственное проникновение в толщу достаточно рыхлой древесины, как это наблюдается у *Rachyneuridae* и *Pleciidae*, или заселение поверхностных, наиболее размягченных участков плотной древесины, что характерно, например, для личинок *Cramptonomyidae*. В любом случае переход к обитанию в толще древесины не мог произойти без существенной перестройки организации тела личинок. Развился мощный ротовой аппарат грызущего типа, с сильно склеротизованными не только мандибулами, но и максиллами. Переход к ксилофагии сопровождался усложнением строения пищеварительной системы, развитием характерных слепых выростов [Кривошеина, 1969].

На основании всего вышесказанного можно выделить два особенно важных этапа в формировании древнейших групп двукрылых. Первый - это освоение прибрежных субстратов, богатых рыхлыми древесными остатками, а также поверхностных слоев плотной древесины. Второй - переход к обитанию в толще древесины, что имело особенно большое значение для становления многих групп двукрылых при широком распространении древесной растительности и выходе ее на сушу. Появление в дальнейшем покрытосеменных растений не внесло серьезных изменений в образ жизни и строение заселивших древесину насекомых, в том числе двукрылых, но в значительной мере способствовало расширению многообразия форм и более интенсивной радиации двукрылых на суше.

Так, только с листовыми породами связан целый комплекс круглошовных двукрылых, таких, как *Otitidae*, некоторые группы *Ulidiidae* и *Tephritidae*. При этом расцвет отдельных семейств, например пестрокрылок (*Tephritidae*), хотя и имеющих первичные связи с древесной растительностью, обусловлен появлением травянистой растительности. С развитием травянистой растительности связано также становление таких групп, как злаковые и минирующие мухи (*Chloropidae*, *Agromyzidae*).

Дальнейшее развитие двукрылых шло в направлении освоения самых разнообразных сред, возникновение которых обусловлено развитием жизни на земле. Появились различные группы специализированных копрофагов и паразитов, связанных с различными группами животных (*Oestridae* и близкие группы семейств, некоторые *Calliphoridae* и т.д.).

Значение древесины как среды обитания в становлении различных групп двукрылых. Большинство групп длинноусых дву-

крылых связано в своем развитии полностью или частично с разлагающейся древесиной и ее производными.

Среди длинноусых двукрылых имеются целые семейства, развитие всех видов которых происходит только в древесине. Это представители большой группы двукрылых бибионидного комплекса: семейства *Pachyneuridae*, *Pleciidae*, *Hesperinidae*, *Hyperoscelididae*, *Ахутомиidae*, *Cramptonomyiidae*. Преимущественно в древесине, с выходом отдельных групп в ризосферу травянистых растений, развиваются комары-толстоножки *Vibionidae*. В древесине развиваются наиболее древние представители короткоусых двукрылых - *Xylorhagidae*, *Xylomyiidae*, отдельные группы *Stratiomyidae* и др.

Среди двукрылых, характеризующихся широкими экологическими связями личинок, истинно ксилобионтными группами являются наименее специализированные представители семенных представителей этих семейств четко прослеживаются пути становления и развития этих групп. Так, из комаров-долгоножек только с древесиной связаны представители подсемейства гребенчатоусых: *Stenophora* Meig., *Tanyptera* Latr., *Phorostenia* Coq., *Dictenidia* Brullé. Все другие группы этого достаточно многочисленного семейства развиваются в различных субстратах, богатых гниющими остатками растительного и животного происхождения: в подушках мха, в трухе под корой, в почве по берегам временных водоемов и т.д.

Из *Scatopsidae* в древесине развиваются виды родов *Ectaetia* End., *Arthria* Kirby. Наиболее многочисленные представители рода *Scatopse* Geoffr. пошли по пути освоения самых разнообразных сред, богатых различными гниющими растительными остатками (от скоплений детрита под корой разлагающихся стволов до различных сапробиотических сред, связанных с жизнедеятельностью животных и человека: помет, различные отбросы и т.д.). Своеобразные представители длинноусых двукрылых - бабочницы *Psychodidae* предпочитают самые разнообразные сильно увлажненные среды (наносы ила по берегам водоемов, разжиженные грибы, натек сока на стволах деревьев). Но виды рода *Trixomyia* Hal., обладающие гомономными удлинненными усиками, равномерно удлинненными жилками крыла, развиваются в сильно разложившейся древесине лиственных деревьев.

С древесиной связаны наименее специализированные группы галлиц, например многие *Lestremiinae*. В толще древесины хвойных на заключительных этапах ее разложения обнаружены своеобразные представители древнейших групп, таких, как *Catotricha* Edw. Дальнейшее становление семейства определялось освоением новых сред обитания - живых тканей древесной и травянистой растительности и переходом от микцетофагии к фитофагии. Пути становления таких групп подробно рассмотрены в монографии Б.М. Мамаева [1968].

В основном с древесиной связана большая группа комариков-детритниц (*Sciaridae*), лишь отдельные виды которых перешли к обитанию в подстилке и в различных богатых ор-

ганическими веществами субстратах. Среди звонцов (*Chironomidae*), широко известных в качестве обитателей прибрежных и придонных участков водоемов, имеется небольшая наименее специализированная группа типичных ксилобионтов, развивающихся в переувлажненной сильно разложившейся древесине.

Большая группа двукрылых мицетофилоидного комплекса связана с сильно разрушенной древесиной, многие из них перешли к обитанию в плодовых телах грибов. При этом представители семейства *Ditomyiidae*, наименее специализированные среди всего комплекса, развиваются непосредственно в толще древесины (виды *Symmerus* Walk.) или в толще грибов-трутовиков (виды *Ditomyia* Winn.).

В последнее время накапливаются сведения о значении древесины как среды обитания в развитии целого ряда семейств высших короткоусых двукрылых. Так, оказалось, что развитие наименее специализированных представителей пестрокрылок из рода *Acanthoneura* Macq. (*Tephritidae*) на Дальнем Востоке происходит в своеобразной реликтовой породе - маакии амурской. Личинки интенсивно перерабатывают лубяные волокна упавших стволов и пней. В то же время в своей основной массе личинки этого семейства широко известны как типичные фитофаги - вредители плодов деревьев, генеративных органов растений, в первую очередь плотных соцветий сложноцветных. Таким образом, группа, расцвет которой в целом обусловлен появлением покрытосеменных, в значительной степени травянистых растений, и приспособлением к обитанию в их генеративных органах, своими истоками связана с разлагающейся древесиной.

Наличие в пределах ряда семейств двукрылых, таких, как *Otitidae*, *Tanypezidae*, типичных обитателей древесины указывает на возможные пути возникновения и становления этих групп в целом.

Отмершая древесина рассматривается в качестве исходной среды обитания ряда широко распространенных в настоящее время представителей семейства *Chloropidae*. Многочисленные и широко распространенные в настоящее время виды злаковых мух - *Chloropidae* известны в качестве специализированных фитофагов травянистых растений. Развитие фитофагии у злаковых мух шло по пути заселения тканей в конусах нарастания стеблей растений и формирующихся плодов, где сосредоточены легкоусвояемые формы белков и углеводов. Но отдельные представители, обладающие целым рядом плезиоморфных черт, например виды рода *Gaurax* Loew, развиваются в отмирающей древесине [Нарчук, 1972]. Их личинки - детритофаги в широком понимании.

Исключительно своеобразной по составу обитающих в ней насекомых оказывается древесина на заключительных этапах ее разложения. Комплекс обитателей такого субстрата почти исключительно сформирован из представителей реликтовых групп насекомых [Мамаев, 1974]. Так, для бурой древесины хвойных пород характерны своеобразные личинки *Hypogoscclidae* и наиболее примитивные группы *Sciaridae*. В рыхлой сильно увлажненной древесине лиственницы развиваются

очень своеобразные реликтовые галлицы из рода *Catotricha* Edw. Не менее своеобразны обитатели темных гнилей на заключительных этапах разложения листовых пород, включающие целые комплексы реликтовых длинноусых двукрылых [Кривошеина, 1974а, б] и многие группы жуков [Мамаев, 1974]. Причин такого явления может быть несколько.

Толща древесины, пораженная бурьми или светлыми гнилями, — в целом малопитательный субстрат. Такая среда оказалась, очевидно, малопривлекательной для большинства прогрессирующих групп высших двукрылых. Последние предпочитают среды, богатые органическими веществами животного происхождения, легко утилизирующиеся и обеспечивающие быстрое развитие личинок, например в течение двух-трех недель. Поэтому толща древесины оказалась своеобразной экологической нишей для древнейших групп.

Нельзя не учитывать факта изолированности, обособленности древесины как среды, что является существенным условием сохранения филогенетических реликтов [Родендорф, 1959].

Необходимо указать на относительно слабую изменчивость самой среды в процессе длительного исторического развития. Дело в том, что древесина на заключительных этапах своего разрушения теряет большинство специфических свойств, присущих разным породам. Поэтому можно с уверенностью говорить, что в течение длительного исторического развития, когда могла происходить смена состава древесной растительности, данная среда оставалась относительно мало изменяемой.

Все эти особенности, в первую очередь слабая усвояемость, бедность питательными веществами, известный консерватизм среды, объясняют не только возможность существования в ней различных групп реликтовых двукрылых, обладающих плезиоморфными чертами, но и факт освоения прогрессирующими группами иных сред.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ

В разделе будут рассмотрены группы, для которых наиболее характерны древнейшие черты организации предковых форм двукрылых.

Среди современных групп двукрылых наиболее примитивными признаками обладают имаго многих представителей большого инфраотряда *Tipulomorpha*. В пользу этого свидетельствует слабая олигомеризация тела (длинное брюшко, состоящее из многих гомономных сегментов), относительно просто устроенное многожилковое крыло без явно выраженных элементов костализации переднего края крыла, расположение радиальных жилок параллельно переднему краю крыла, простое строение заднего края крыла, без развитых крылышка и чешуек [Родендорф, 1964]. Среди наиболее примитивных представителей этого инфраотряда можно назвать современных *Tipuloidea* (*Trichoceridae*, *Ptychopteridae*, *Tipulidae*, *Limoniidae*, *Cylindrotomidae*). Но, несмотря на наличие

определенных общих черт в строении крыла *Tipulomorpha* в целом, в пределах инфраотряда выявляются два четких направления развития жилкования наиболее примитивных крыльев, определенных Б.Б. Родендорфом [1949] как крыло примитивного подъемного типа и крыло примитивного тягового типа. Для первого характерны расположенные по всей пластинке крыла параллельные переднему краю и друг другу жилки. Крыло типично для пермских *Mesoptera* и в наиболее полной форме сохраняется у современных *Psychodidae* [Родендорф, 1946]. Для крыла примитивного тягового типа характерно удлинение крыловой пластинки и смещение жилок к вершине крыла. Крыло сходного строения типично для более поздних, триасовых скорпионниц; в наиболее примитивной форме оно сохранилось у современных *Trichoceridae* [Родендорф, 1949].

В пределах инфраотряда имеются также группы с элементами значительной специализации (костализация переднего края крыла, олигомеризация тела и т.д.), характерные для таких семейств, как *Ceratorogonidae*, *Simuliidae* и др.

Рассмотрим признаки личинок тех групп, для имаго которых характерны древнейшие черты.

Личинки *Psychodidae* и *Trichoceridae* обитают в разнообразных полужидких рыхлых субстратах или на поверхности сильно увлажненных твердых субстратов (полупогруженные в воду стволы деревьев, опавшие листья и т.д.). Отдельные представители *Trichoceridae* перешли к обитанию в таких специфических средах, как скопление бродящего сока на стволах лиственных деревьев, но тип питания их при этом в принципе не изменился. Среди *Psychodidae* представители одного семейства (*Phlebotomidae*) перешли к жизни в норах грызунов. Для личинок и имаго этого семейства характерна определенная морфологическая и экологическая специализация, связанная с развитием кровососания и обитанием в более сухих условиях.

У личинок *Psychodidae* и *Trichoceridae* тип строения головной капсулы определен как трихоцеридно-анизоподидный. Для него характерен наиболее полный набор элементов ротового аппарата, их слабая склеротизация, своеобразные 2-члениковые мандибулы. Именно такой тип головной капсулы и ротового аппарата наиболее близок к исходной для двукрылых [Кривошеина, 1969].

Голопнейстический тип трахейной системы личинок *Psychodidae* по сравнению с амфипнейстическим у *Trichoceridae* свидетельствует о наличии у первой группы большего количества наиболее примитивных черт, что совпадает с большей степенью плезиоморфности имаго этого семейства.

Таким образом, у обладающих наибольшим числом плезиоморфных черт имаго оказались и соответствующие наиболее близкие к исходному типу личинки.

Представители *Tipulidae*, *Limonidae*, *Cylindrotomidae* обладают рядом черт, указывающих на определенную более выраженную специализацию имаго, проявляющуюся в дальнейшем удлинении крыла, смещении жилок к вершине крыла, их укорочении и уменьшении числа и т.д. Для личинок этих

групп также характерен определенный четко выраженный этап специализации, проявившийся в формировании ротового аппарата грызущего типа и трахейной системы метапнейстического типа. Исследование образа жизни личинок многих групп длинноусых двукрылых показывает, что ротовой аппарат подобного типа формируется в первую очередь при переходе к обитанию в плотных субстратах. Наличие трахейной системы метапнейстического типа указывает на формирование исходных форм в сильно увлажненной среде.

Своеобразно положение среди примитивных групп представителей реликтовых двукрылых семейства *Pachyneuridae*.

Для имаго пахинеурид характерно примитивное крыло, близкое по строению к крылу *Tipulidae*. Это послужило основанием для рассмотрения их в пределах *Tipulomorpha* [Родендорф, 1964]. Но, несмотря на отсутствие обособленной анальной лопасти крыла - признака, характерного для *Tipulomorpha*, общая схема расположения жилок крыла свидетельствует о том, что пахинеуриды близки представителям *Vibionomorpha* [Кривошеина, 1969], обладающим в целом более специализованным, олигомеризованным крылом с сильно костализованным передним краем и развитой анальной лопастью (*Pleciidae*, *Hesperinidae*, *Vibionidae*).

Образ жизни личинок современных видов (все они ксилобионты), наличие у личинок мощного ротового аппарата грызущего типа свидетельствуют о том, что *Pachyneuridae*, как и многие другие представители инфраотряда *Vibionomorpha*, специализировались как обитатели плотных сред, в первую очередь древесины. Сохранение у личинок трахейной системы голопнейстического типа указывает на формирование их признаков в отличие от типичных *Tipulomorpha* в относительно сухих наземных субстратах. По сравнению с близкими семействами (*Pleciidae*, *Vibionidae*, *Hesperinidae*) ротовой аппарат личинок *Pachyneuridae* наименее специализирован (менее склеротизован). Таким образом, *Pachyneuridae* среди *Vibionomorpha* обладают целым рядом черт плезиоморфного порядка, характерных как для имаго (строение крыла), так и для личинок (строение трахейной системы).

Среди многообразных форм длинноусых двукрылых четкие связи в строении личинок и имаго с представителями короткоусых двукрылых наблюдаются только среди представителей трихоцеридно-анизоподидного комплекса [Кривошеина, 1969].

Наиболее архаичное жилкование среди короткоусых двукрылых характерно для *Rhagionidae* и близких групп семейств. По существу у современных семейств *Rhagionidae*, *Therevidae*, *Asilidae* оно не изменилось чуть ли не с юрского времени [Родендорф, 1949]. Эти группы двукрылых как по имагинальным [Родендорф, 1964], так и по личиночным признакам наиболее близки к современному *Anisopodidae*, своеобразной реликтовой группе двукрылых.

Anisopodidae как по строению личинок, так и по строению имаго непосредственно связаны с древнейшими представителями этого отряда. Личинки по существенным признакам

организации наиболее близки к Trichoceridae. По признакам имаго, обладая целым рядом плезиоморфных черт, они сближаются как с представителями Vibionomorpha, так и Tipulomorpha (хорошо развитый шейный отдел, обособленный стернит переднегруди, многожилковые, но относительно короткие и широкие крылья и т.д.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, общую схему эволюции на ранних этапах развития двукрылых можно представить следующим образом.

Исходные формы двукрылых, личинки которых обитали в полужидких субстратах, богатых органическими остатками, развивались в нескольких направлениях. Одни продолжали обитать в исходных субстратах, были детритофагами в широком смысле слова и дали формы, послужившие началом таких групп, как Psychodidae, Trichoceridae.

Уменьшение размеров Psychodidae дало возможность обитать в самых различных влажных микробиотопах, включающих как различные гниющие растительные остатки, так и вторично возникающие субстраты, такие, как натеки сока на стволах деревьев, разжиженный мицелий грибов и т.д. Одна из групп (Trichomyiidae) пошла по пути освоения древесины, что привело к развитию очень своеобразной личинки с массивным ротовым аппаратом грызущего типа [Кривошеина, Мамаев, 1967].

Предковые формы Trichoceridae пошли по пути освоения различных вторичных сред (натеки сока на пнях, под корой), сохранив целый ряд примитивных черт в строении имаго и личинок. Тип питания личинок в принципе не менялся.

Большинство представителей бибионоидных двукрылых формировалось в процессе освоения различных наземных сред (остатки сильно разложившейся древесины, грибы, подстилка и т.д.). Переход личинок к обитанию в плотных субстратах привел к развитию мощного и сильно склеротизованного ротового аппарата грызущего типа, характерного для личинок Pachyneuridae, Pleciidae, Vibionidae и др.

Различная степень специализации крыла у Tipuloidea и Vibionidea, многие виды которых развиваются в сходных условиях, несомненно, объясняется целым рядом биологических особенностей имаго. Так, для имаго большинства видов Vibionidea характерно роение, отсутствующее у большинства представителей Tipuloidea.

Представители мицетофилоидного комплекса двукрылых пошли по пути специализации к обитанию в защищенных пространствах (дупла, пещеры и т.д.). Личинки освоили в качестве среды обитания древесину (Symmerus Walk.) и различные группы грибов, в первую очередь древесных, что привело к значительной перестройке ротового аппарата (своеобразные пильчатые мандибулы и даже максиллы).

Освоение различных сред могло происходить неоднократно как в пределах отдельных семейств, так и отряда в целом.

Так, несомненно, филогенетически относительно более молодыми ксилобионтами являются некоторые виды рода *Tipula* L. Личинки *T. fortistyla* Alex., обитающие в древесине в сходных с *Stenophorinae* условиях, еще не утратили волосяной покров, характерный для личинок *Tipula* L., но отсутствующий у личинок большинства *Stenophorinae*. Личинки комаров-болотниц обитают в самых разнообразных, как и личинки комаров-долгоножек, средах. Но в этом семействе специализация одних групп шла по пути приспособления к обитанию в различных плотных древесных субстратах, сопровождавшегося развитием типичной ксилофагии, мощного ротового аппарата грызущего типа, усложнением кишечника (например, *Epiphragma* Ost.-Sack.) [Кривошеина, 1969], у других - по пути приспособления к обитанию в самых разнообразных полужидких субстратах, сопровождавшегося развитием хищничества и соответственно сильной редукцией головной капсулы. При этом были возможны, очевидно, явления вторичного заселения влажных древесных сред личинками, например *Elephantomyia* Ost.-Sack., характеризующимися хорошо развитыми кутикулярными структурами на теле (в виде золотистых волосков) и сильно редуцированной головной капсулой.

Литература

- Кривошеина Н.П. Преимагинальные стадии *Leptoconops* (*Holoconops*) *borealis* Gutz. и систематическое положение группы *Leptoconops* (Diptera, Nematocera). - Зоол. журн., 1962, 41, 2, с. 247-251.
- Кривошеина Н.П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969.
- Кривошеина Н.П. Роль личиночных признаков в филогении и систематике реликтовых групп двукрылых: Тез. докл. Всесоюз. съезда ВЭО. Воронеж, 1970, с. 93-94.
- Кривошеина Н.П. Über die Larval- und Imaginalmerkmale bei Nematocera. - Труды XIII Междунар. энтомол. конгресса, Л.: Наука, 1971а. 262 с.
- Кривошеина Н.П. Семейство *Glutopidae* fam. n. и его положение в системе отряда двукрылых (Diptera, Brachycera, Orthorhapha). - Энтомол. обозр., 1971б, 50, 3, с. 681-694.
- Кривошеина Н.П. Двукрылые насекомые - обитатели коры и древесины тополя Максимовича и родственных пород. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1974а, с. 31-40.
- Кривошеина Н.П. Ксилофильные насекомые, развивающиеся в ольхе волосистой в Южном Приморье. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1974б, с. 56-64.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Определитель личинок двукрылых насекомых - обитателей древесины. М.: Наука, 1967.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Новое для фауны СССР семейство двукрылых *Стамптомииды* (Diptera, Nematocera), его морфология, экология и филогенетические связи. - Энтомол. обозр., 1970, 49, 4, с. 923-935.

Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Новые данные о реликтовых двукрылых семейства Pachyneuridae (Diptera). - Биол. науки, 1972, 11, с. 13-18.

Мамаев Б.М. Эволюция галлообразующих насекомых - галлиц. Л.: Наука, 1968.

Мамаев Б.М. Зоогеография ксилофильных сообществ Южного Приморья. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1974, с. 5-30.

Мамаев Б.М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых. - Энтомол. обзор., 1975, 54, 3, с. 499-506.

Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П. Новые данные по систематике и биологии длинноусых двукрылых сем. Axymyiidae. - Энтомол. обзор., 1966, 45, 1, с. 168-180.

Мартынов А.В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Ч. 1. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera. - Труды ПИН АН СССР, 1938, 7, 4, с. 7-148.

Мартынова М. Индивидуальная изменчивость крыльев Mesoptera. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, 2, с. 193-198.

Нарчук Э.П. Фитофагия у злаковых мух (Diptera, Chloropidae) и пути ее развития. - Докл. на 23-м ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского 2 апреля 1970 г. Л.: Наука, 1972, с. 3-49.

Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых - архостемат. - Труды ПИН АН СССР. М.: Наука, 1969. 125 с.

Родендорф Б.Б. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematocera). - Труды ПИН АН СССР, 1946, 13, 2, с. 5-102.

Родендорф Б.Б. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. - Труды ПИН АН СССР, 1949, 16, с. 1-176.

Родендорф Б.Б. Филогенетические реликты. - Труды ИМЖ АН СССР, 1959, 27, с. 41-51.

Родендорф Б.Б. Особенности онтогенеза и их значение в эволюции насекомых. - In: The Ontogeny of Insects: Acta symposii de evolutione insectorum, 1959. Praha, 1960, p. 56-60.

Родендорф Б.Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. М.: Наука, 1964.

Савченко Е.Н. Об отличительных признаках личинок наиболее распространенных видов комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae). - Зоол. журн., 1954, 33, с. 617-636.

Савченко Е.Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). Подсем. Tipulinae: род Tipula L. (часть 1). - В кн.: Фауна СССР: Насекомые двукрылые, т. 2, в. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961.

Савченко Е.Н. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). Подсем. Tipulinae (окончание) и Flabelliferinae. - В кн.: Фауна СССР: Насекомые двукрылые, т. 2, в. 5. Л.: Наука, 1973, с. 171-186.

Татаринов Л.П. Экологические факторы происхождения земноводных. - В кн.: Пробл. эволюции, т. 2. Новосибирск: Наука, 1972, с. 144-153.

Толмачев А.И. История Земли и эволюция органического мира. - В кн.: Вопр. закономерн. и форм развития орган. мира. М., 1964, с. 15-28.

Шаров А.Г. [Sharov A.G.]. Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects. Pergamon Press, 1966, p. 271.

Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых. М.: Наука, 1968.

Dickhouse D.A. Family Psychodidae. - In: A Catalog of the Diptera of the Oriental Region. Suborder Nematocera. Univ. Press Hawaii, 1973, vol. 1, p. 226-244.

Edwards F.M. The phylogeny of Nematoceros Diptera. A critical reviews of some suggestions. - Verh. III. Intern. Kongr. Entomol. Zürich, 1926, S. 111-130.

Emden F.I. van. The taxonomic significance of the characters of immature insects. - Ann. Rev. Entomol., 1957, 2, p. 91-106.

Ghilarov M.S. Die Bedeutung von Larvenmerkmalen für die phylogenetische Systematik der Insekten. - Tagungsber. Dtsch. Acad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 1969, 1, 80, S. 37-54.

Handlirsch A. Die fossilen Insekten. Leipzig, 1908.

Hendel Fr. Ordnung der Pterygogenea: Diptera - Fliegen. - In: W. Kükenenthal. Handbuch der Zoologie. Berlin; Leipzig, 1937, Bd. 4, S. 1729-1998.

Hennig W. Die Larvenformen der Dipteren. Berlin, 1948, Bd. 1.

Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.

Hennig W. Flügelgeäder und System der Dipteren. - Beitr. Entomol., 1954, 4, 3/4, S. 245-388.

Smith K.G.V. Changes in the British Dipterous Fauna. - In: The Changing Flora and Fauna of Britain. London; New York: Acad. Press, 1974, p. 371-391.

Stuckenberg B.R. The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). - Ann. Natal Mus., 1973, 21 (3), p. 649-673.

Tillyard R.J. Permian Diptera from Warner's Bay, N.S.W. - Nature, 1929, 123, p. 778-779.

Tillyard R.J. The ancestors of Diptera. - Nature, 1937, 139, p. 66-67.

МОРФО-АДАПТИВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAЕ) И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ОСНОВНЫХ ГРУПП СЕМЕЙСТВА

М. Л. Данилевский

В настоящее время можно считать общепризнанным, что филогенетические выводы, сделанные на основе изучения как личинок, так и имаго насекомых, равноправны. Однако, как указывал Эмден [Emden, 1957], в каждом конкретном случае одна из стадий развития может иметь большее значение для филогенетических построений, что зависит от специфики эволюционного пути данной группы.

В семействе жуков-дровосеков такой стадией являются личинки. Во-первых, согласно утверждению Линсли [Linsley, 1961], личинки таких скрытноживущих форм, как дровосеки, избавлены от непосредственного влияния непрерывно меняющихся климатических условий внешней среды. Во-вторых, древесина представляет собой очень древнюю, весьма консервативную среду, условия обитания в которой, по-видимому, существенно не менялись в продолжение целых геологических периодов [Мамаев, 1971]. В-третьих, на личиночную стадию дровосеков приходится практически одна единственная роль в жизненном цикле вида - питание. Личинки не участвуют ни в поиске пищевого субстрата, ни в расселении вида. Им не приходится (как правило) активно искать место для окукливания, покидая для этого среду, в которой они развивались. Поэтому мы можем ожидать, что морфология личинок дровосеков не менялась существенно со времени освоения ими толщи древесины. Именно у них мы должны обнаружить отчетливые свидетельства родственных отношений крупных таксонов внутри семейства, не затуманенные новыми частными адаптациями.

Прямым доказательством морфологической консервативности личинок дровосеков является тот факт, что практически во всех группах они обнаруживают значительно большее морфологическое сходство, чем имаго. Личинки целого ряда групп близких видов или даже родов настолько морфологически близки, что пока не удается найти отличий между ними.

Можно заметить, что в других группах часто наблюдаются обратные соотношения. Например, свободноживущие личинки кровососущих комаров сплошь и рядом обнаруживают большее морфологическое своеобразие, чем имаго. Даже насекомые, обитающие в почве, испытывают, по-видимому, меньшее консервирующее действие среды, чем древесные насекомые. Известно, что личинки ряда родов шелкоунов отличаются лучше, чем соответствующие имаго.

Настоящая работа является результатом детального изучения личинок более чем 200 видов дровосеков фауны СССР.

Морфологические описания этих личинок и определительные таблицы, а также краткие данные по экологии отдельных видов были опубликованы нами в монографии [Мамаев, Данилевский, 1975]. Был опубликован также сравнительный анализ анатомии пищеварительной системы личинок [Данилевский, 1976].

ПУТИ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ЛИЧИНОК

Древесина представляет собой чрезвычайно специфическую среду обитания. Ее характерные особенности, и прежде всего относительная твердость, всегда вызывают глубокие морфологические адаптации, так как, с одной стороны, затрудняют передвижение насекомого, а с другой - защищают от внешних воздействий. В первую очередь это относится к личинкам дровосеков, которые и питаются древесиной и самостоятельно прокладывают в ней ходы. Однако их строение определяется не только внешними условиями, но и "принципами использования среды организмом" [Гиляров, 1942], которые играют в морфогенезе немаловажную роль.

Общие черты

У личинок дровосеков таким принципом будет специфический способ передвижения в древесине. Для прокладки хода используются мандибулы, а органами движения являются тергиты и стерниты грудных и брюшных сегментов. Поэтому тело личинок дровосеков прямое, а ротовые органы направлены вперед. Скрытый образ жизни позволяет личинкам иметь мягкое, почти голое тело, полностью лишенное пигментации.

Что касается общих размеров тела, то они обнаруживают тенденцию к уменьшению. Практически любое направление специализации ведет к образованию мелких форм. Наиболее крупные дровосеки относятся к подсемейству Prioninae. В фауне СССР это роды *Callipogon* Serv., *Rhesus* Motsch., *Ergates* Serv. и др. Но даже в этом подсемействе специализация вызывает уменьшение размеров - ряд представителей рода *Prionus* Lmr. *Lepturinae* имеют средние и мелкие размеры. Наиболее крупные представители *Cerambycinae* находятся в примитивной трибе *Cerambycini*, а в специализированных трибах *Clytini*, *Molorchini*, *Obrini* большинство представителей имеют мелкие или мельчайшие размеры. То же самое справедливо и для *Lamiinae* (хотя тропическая фауна имеет ряд замечательных исключений). В основании подсемейства мы находим крупных *Monochamini*, а на вершине - такие роды, как *Phytoecia* Muls., *Tetrops* Steph. и др.

Уменьшение размеров тела, естественно, вызывается у *Lepturinae* приспособлением к подкорному развитию, у *Cerambycinae* и *Lamiinae* - к развитию в тонких ветвях и стеблях травянистых растений.

Степень опушения тела у личинок дровосеков практически постоянна - от *Parandrinae* до высших *Lamiinae* остается

незначительной. Исключения составляют несколько крайне специализированных триб, личинки которых развиваются в стеблях травянистых растений - *Agaranthini*, *Hippopsini*, и некоторые другие, имеющие густо покрытый щетинками задний конец тела и густые пучки щетинок на грудных сегментах. Аналогичные изменения можно обнаружить у личинок рода *Anaesthetis* Muls., но здесь они выражены слабее. Кроме того, более густые щетинки имеют почвенные личинки дровосеков, например представители рода *Evodinus* Lec. Очень длинные щетинки родов *Asmaeops* Lec. и *Gaurotes* Lec. объясняются полусвободным образом жизни этих личинок, отличающихся большой подвижностью. Они могут сравнительно быстро бегать в полостях под отслоившейся корой, а на окукливание, по крайней мере многие виды, мигрируют в почву.

В целом для личинок дровосеков, передвигающихся в плотной среде, ноги не могут быть полезны. Они развиты очень слабо или вообще отсутствуют. Даже в тех группах, где ноги развиты наиболее сильно (*Lepturinae*), их можно считать рудиментарными. Личинки низших *Lepturinae* еще могут пользоваться ногами для передвижения, но даже у них, как и в остальных группах, эта функция переходит к мощным опорным площадкам, развивающимся на большинстве сегментов тела. В прокладке самого хода непосредственное участие принимает голова с мощными, толстыми и короткими мандибулами. Голова более или менее глубоко погружена в переднегрудь, которая в процессе прогрызания хода прочно фиксируется на месте мощной опорной площадкой пронотума, часто несущей то или иное вооружение, хотя нужно отметить, что фиксирующий аппарат переднегруди имеет здесь второстепенную роль в отличие, скажем, от личинок златок.

Выраженный адаптивный характер этого морфологического типа доказывается тем, что такой же облик приобрел конвергентно [Мамаев, 1959] ряд неродственных дровосекам групп, ведущих сходный образ жизни. Это прежде всего личинки таких семейств, как *Oedemeridae* и *Melandryidae*, которых нетрудно неспециалисту и спутать с дровосеками.

Морфологический тип личинок дровосеков имеет значительное количество своеобразных вариантов. Особенно интересным представляется дать адаптивное объяснение морфологическим формам подсемейств, что в первую очередь связано с трактовкой изменения архитектоники головы, ибо, как указывал Эмден [Emden, 1957], строение головной капсулы имеет особое значение для выяснения соотношений высших категорий.

Исходным для всех личинок дровосеков типом головной капсулы мы можем считать прогнатическую голову с разведенными височно-теменными долями, так как настоящий теменной шов отсутствует у всех личинок дровосеков. У дровосеков это положение височно-теменных долей сохраняется только в одной очень примитивной группе - подсемействе *Lepturinae*, особая древность которого подчеркивается еще и тем, что они имеют примитивнейшее разделение так назы-

ваемого лба на собственно лоб, постклипеус и параклипеус. Вместе с тем такая головная капсула должна была иметь развитый тенториум, так как, кроме задних рук тенториума, в некоторых случаях бывают заметны rudiments передних рук.

Если обратиться к примитивным *Cuscujiformia* в поисках такого прототипа, то необходимо обратить внимание на недавно описанную Кроусоном очень примитивную личинку из рода *Protopeltis* Cr. [Crowson, 1966] в семействе *Peltidae*, позже помещенного автором описания в семейство *Rhyntoniidae*. Голова *Protopeltis* Cr., сочетая в себе другие плезиоморфные признаки дровосеков (6 пар глазков, 3-члениковые антенны, 3-члениковый шупик максилл, эндокарина), может служить моделью головной капсулы их предковой формы. К тому же личинки *Protopeltis* Cr. ведут весьма примитивный образ жизни, развиваясь под корой гниющих деревьев и питаясь грибами. Такой образ жизни мог быть исходным и для личинок дровосеков.

Эволюция головной капсулы протопельтидного типа шла у дровосеков тремя различными путями в направлении механического укрепления головы в связи со сменой пищевых субстратов.

С одной стороны, личинки *Lepturinae* остаются обитателями узких подкорковых пространств. Их головная капсула сохраняет протопельтидный облик, только с вентральной стороны образуется единый гипостом, височно-теменные доли расходятся более широко, образуя сзади головы глубокую вырезку, очень характерную для подкорковых личинок и в других семействах жуков с общим дорсовентральным уплощением тела [Стриганова, 1966], а тенториум почти полностью редуцируется. Такое строение головной капсулы весьма несовершенно с механической точки зрения, так как голова здесь распадается на три почти не связанных между собой склерита. Однако очевидно, что передвижение под корой и не требует особой прочности головной капсулы. Мандибулы этих форм слабые, узкие и длинные.

Уже высшие *Lepturinae* переходят к развитию в толще гнилой древесины, представляющей повышенные требования к механическим качествам головы. У них заметно укорачиваются и утолщаются мандибулы, а височно-теменные доли сближаются и сзади лба соединяются сильно склеротизованным участком. Этот процесс продолжается у *Aseminae*, развивающихся уже в свежей, прочной древесине. У них височно-теменные доли соединены почти полностью. Кроме того, усиливающаяся мускулатура мощных мандибул требует большой поверхности для своего прикрепления. Поэтому происходит увеличение теменной части головы с вращением ее в грудные сегменты, а затылочное отверстие смещается вентрально. Полностью этот процесс завершается в подсемействе *Lamiinae*, личинки которых развиваются в живой древесине. Височно-теменные доли соединяются полностью. Затылочное отверстие полностью смещается на вентральную часть головы, а очень длинная теменная часть далеко погружается в грудные сегменты.

С другой стороны, личинки подсемейств Parandrinae и Prioninae пошли по пути приспособления к развитию в толще древесины. У них параллельное срастание височно-теменных долей, образование единого гипостома и удлинение головной капсулы происходят с сохранением задних рук тенториума, которые, принимая участие в общем укреплении головной капсулы, смещаются вентрально и утолщаются, разделяя затылочное отверстие на две части. У Cerambycinae, развивающихся в твердой сухой древесине, исключительного совершенства достигает форма мандибул. Они очень толстые и короткие, с долотовидным режущим краем. Дальнейшее укрепление головной капсулы сопровождается у них частичным зарастанием лобных швов, а тенториальный мостик затылочного отверстия утончается.

Кроме того, личинки Prioninae, передвигаясь в весьма рыхлой среде, наряду с прогрызанием хода мандибулами раздвигают головной частицы древесины, что приводит к развитию на ней всевозможного вооружения в виде шипов и гребней на передней части лба, субфоссальных зубцов и посткондиллярных борозд. У Cerambycinae, живущих в твердой древесине, все эти образования отсутствуют (иногда остаются субфоссальные зубцы).

Иначе происходит укрепление головной капсулы у Disteniinae. Здесь в первую очередь укрепляется не дорсальная сторона головы, а вентральная. Причем формирование вентральной поверхности головной капсулы происходит за счет задних рук тенториума, как у личинок листоедов, а развитие ее задней части сопровождается дорсальным смещением затылочного отверстия, в результате чего височно-теменные доли остаются разьединенными. Укрепление дорсальной стороны головы происходит за счет полного зарастания лобных швов.

Редукция глазков

Существование в темных галереях внутри древесины закономерен приводит к уменьшению количества или полной редукции глазков. Для примитивных форм характерно наличие большого и непостоянного числа глазков. У некоторых Prioninae глазков бывает до 6 пар. У примитивных Cerambycinae — 3 пары глазков, для большинства же родов этого подсемейства характерно наличие только одной пары. Слепые формы имеются, но их немного (*Molorchus Muls.*).

Для подсемейства Lepturinae очень характерно наличие только двух глазков, причем даже у примитивных групп (*Xylosteini*, *Rhagiini*). Впрочем, у некоторых личинок *Rhagium F.* под одним корнем заметны 3 пигментных пятна, а у личинок первого возраста все 6 глазков развиты нормально. У взрослых личинок Lepturinae такое число глазков встречается довольно редко. Сохранение этой архаичной черты в ряде родов имело скорее всего случайный характер (*Nivelia Muls.*, *Grammoptera Serv.*, *Eustrangalis Bat.*, *Strangalia imperbis Men.*, *S. hecate Reitt.*).

Особый случай представляет развитие глазков в родах *Астаеорс Lec.* и *Гауротес Lec.*, личинки которых имеют до

6 пар очень крупных, хорошо развитых глазков. Но здесь это находится в прямой связи с очень подвижным полусвободным образом жизни личинок. Слепые *Lepturinae* (*Stenocorus* F.) - лишь редкое исключение.

Наоборот, в подсемействе *Aseminae* слепота - правило. Только представители триб *Saphanini* и *Anisarthronini* имеют глаза, причем иногда по две пары - довольно редкий случай в семействе дровосеков.

У *Lamiinae* практически всегда имеется 1 пара глазков. Слепые формы в наших материалах отсутствуют. В последних возрастах у личинок *Acanthocinus* Guer. и *Morimus* Serv. глазки незаметны из-за сильной склеротизации корнея, но у младших возрастов они отчетливы.

Изменения ротового аппарата

Прогрессивные изменения мандибул заключаются в упрощении их строения и скульптуры. Наиболее сложные мандибулы у *Prioninae* - со множеством борозд различной глубины и направления. У *Lepturinae* и *Aseminae* мандибулы проще, меньше имеется борозд на наружной и внутренней их стороне. Но часто у режущего края имеется характерная исчерченная площадка, и зубцы сохраняют остроту. У *Lamiinae* зубцы закруглены, а скульптурных образований на мандибулах обычно не бывает. Для мандибул всех этих групп характерна значительная длина. Напротив, у *Cerambycinae* они предельно упрощены и весьма коротки. Здесь мандибулы личинок вообще лишены зубцов. Они имеют округлый, долотообразный режущий край. Совершенно гладкие изнутри, такие мандибулы сохраняют несколько борозд снаружи. Эти изменения строения мандибул находятся в связи с большой твердостью субстрата у прогрессивных групп, причем в наиболее твердой древесине обитают именно *Cerambycinae*.

Для личинок дровосеков характерно исчезновение ряда элементов, свойственных ортоптероидной максилле и нижней губе. Более того, сами эти органы сливаются основными частями с образованием лабио-максиллярного комплекса. Далеко идущие процессы слияния в максилле и нижней губе связаны с утратой этими органами специфического разделения функции, наблюдаемого, например, у хищных личинок. Жевательные пластинки как в максиллах, так и в нижней губе слились, образовав соответственно малу и лигулу. У лигулы наблюдается отчетливая тенденция к полной редукции. Довольно подвижные максиллы *Lepturinae* и *Prioninae* постепенно утрачивают это свойство, и у *Lamiinae* мы уже наблюдаем слияние кардо с сочленовной долей и с ментумом, который в свою очередь часто сливается с субментумом.

Упрощение сегментов тела

Прогрессивно-адаптивные изменения сегментов тела заключаются в их упрощении. Если у *Prioninae* и *Lepturinae* тергиты, стерниты и плевральные области устроены очень сложно, то у *Cerambycinae* и *Lamiinae* многие борозды полностью

исчезают и различные части этих областей сливаются друг с другом. Для Parandrinae, Prioninae и Cerambycinae характерно сохранение небольшого поперечного поля в задней части переднеспинки - постнотума, в остальных подсемействах постнотум отсутствует.

У примитивных подсемейств (Parandrinae, Prioninae, Lepturinae) отчетливо выражены плевры переднегруди, в высших подсемействах (начиная уже с Aseminae) плевры сливаются с престернумом.

Можно отметить, что слияние отдельных частей сегментов тела заходит у Cerambycinae значительно дальше, чем у Lamiinae. Так, в большинстве триб Cerambycinae, исключая только самые примитивные, не выражен эустернум переднегруди, а также нет эпиплевр на большинстве сегментов брюшка, редуцируется стерноплевральный шов; наоборот, для большинства Lamiinae эти отделы очень характерны.

Только Prioninae и Lepturinae имеют большие, поперечные соприкасающиеся посередине тазики переднегруди, в остальных группах тазики небольшие, широко расставленные. В высших подсемействах (Cerambycinae, Lamiinae, Aseminae) происходит слияние пре- и посткоксов с образованием гипоплевр, которые у Cerambycinae имеют весьма специфическую, сильно вытянутую форму, а затем - и слияние гипоплевр с тазиками с образованием эпикоксов.

Для тергитов средне- и переднегруди очень характерен X-образный шов, но в высших группах он вырождается в поперечную бороздку, отделяющую прескутум от скутеллума.

Стерниты грудных сегментов разделяются поперечной бороздкой на эустернум и стернеллум. Но так называемый эустернум средне- и заднегруди у большинства личинок дровосеков является продуктом слияния престернума и собственно эустернума. У Parandrinae еще сохранилось то примитивное состояние, когда небольшой эустернум четко отделяется от двулопастного, охватывающего его спереди (как на переднегруди) престернума. У Prioninae и Lepturinae этот эустернум ограничен только с боков, в остальных группах границы между ними вообще исчезли.

Для примитивных двигательных мозолей характерно наличие двух поперечных борозд и двух продольных, не считая глубокой срединной борозды. В линии Lepturinae, Aseminae, Lamiinae практически не происходит редукции этих борозд. У Cerambycinae, наоборот, они сохраняются только у примитивных групп (Cerambycini), а у высших представителей редуцируется сначала задняя поперечная борозда, а потом нередко и передняя.

Ноги у личинок дровосеков, как правило, не играют значительной роли в передвижении, они всегда развиты очень слабо, а у высших групп наблюдается их полная редукция. У Parandrinae, Prioninae, Lepturinae и Aseminae ноги, хотя и развиты в различной степени, но всегда имеют в своем составе отчетливые 4 членика. Процесс редукции члеников ног хорошо прослеживается в подсемействе Cerambycinae. У примитивных представителей этого подсемейства ноги, хотя и очень малы, но имеют 4 членика и коготок

(Hesperophanini, Cerambycini). Только 3 членика имеют ноги у личинок рода *Plagionotus* Muls. Здесь вертлуг слит с тазиком. У личинок *Stenopterus* Ill. с тазиком сливается бедро, таким образом ноги состоят только из двух члеников и коготка. У большинства представителей рода *Xylotrechus* Muls. на месте ног заметен только маленький нечленистый сосок (очевидно, коготок), отделенный от тазиковой доли. У ряда личинок дровосеков ноги в виде нечленистого сосочка могут появляться только у некоторых экземпляров перед окукливанием (некоторые *Molorchus*, *Chlorophorus*, *Xylotrechus*). Наконец, в таких родах, как *Clytus* и *Brahyclytus*, ноги всегда полностью отсутствуют. Лишены ног и все *Lamiinae*, но у них на соответствующих местах наблюдаются характерные пучки щетинок.

Развитие опорных приспособлений

Ряд специальных адаптаций демонстрирует структура поверхности двигательных мозолей. В наиболее примитивном случае (*Prioninae*) поверхность мозолей имеет гладкую кутикулу, прорезанную отдельными бороздками. У *Cerambycinae* этот тип в основном сохраняется, если не считать только редких случаев развития микроскопических гранул (*Phymatodes testaceus* L.) или правильной продольной исчерченности (*Semanotus ruscicus* F.) и некоторого уменьшения количества борозд. Специализированные варианты строения поверхности кутикулы встречаются здесь, как правило, в группах, биология которых в чем-то отклоняется от типичной для подсемейства - развитие личинок в твердой сухой древесине. У *Cerambyx* L., которые часто развиваются в живой древесине, упорядочение борозд на мозолях приводит к формированию крупных гранул. Развитие в твердой, влажной среде часто способствует появлению микроскопических шпиков на поверхности мозолей (*Aeolesthes* Gah., *Xylotrechus* Muls.). Интересно, что у видов рода *Xylotrechus* Muls. наблюдается ряд переходных стадий в развитии микроскопических шпиков на мозолях от *X. arvicola* Oliv., у которого их совсем нет, через *X. namanganensis* Heyd. (есть только на грудных сегментах) к *X. grumi* Sem., *X. hircus* Gebl., *X. pantherinus* Sav., *X. altaicus* Gebl. (брюшные мозоли покрыты частично), до *X. rusticus* L., у которого мозоли покрыты целиком. Соответственно первые члены этого ряда живут в сухой древесине, а последние - в живой, недавно отмершей, влажной. У других *Cerambycinae*, развивающихся в живых тканях, кутикула мозолей может приобретать мелкоячеистую структуру (*Phymatodes ussurius* Plav.).

В другой линии эволюции примитивные гладкие мозоли сохраняются крайне редко. Уже у *Lepturinae* в связи с подкорным образом жизни развиваются различные приспособления, увеличивающие трение мозолей о стенки хода. Наиболее характерны для *Lepturinae* гранулированные мозоли, но часто встречаются и микроскопические шпики. У *Asemiini* и *Spondyliini* мозоли всегда сплошь покрыты микроскопи-

ческими шипиками, хотя у Aseminae, которые развиваются в гнилой древесине (Saphanini) или сухой (Anisarthonini), мозоли лишены шипиков. У Lamiinae мозоли либо гранулированы, либо с микроскопическими шипиками, или и с тем и другим вместе (Monochamus Guér). Но у высших Lamiinae, переходящих к развитию в стеблях травянистых растений, встречается особая структура - крупные шипы на мозолях в сочетании со склеротизованными зернами на пронотуме (Saperdini, Phytoeciini).

Вооружение пронотума в общем идет параллельно вооружению двигательных мозолей, но существуют два принципиальных исключения. Примитивный пронотум (Prioninae) имеет хаотично расположенные борозды, а у Cerambycinae наряду с упрощением поверхности мозолей усложняется поверхность пронотума, увеличивая его фиксирующую способность. На нем развиваются резкие параллельные продольные борозды.

Обратный процесс происходит у Lepturinae. Здесь наряду с развитием различных структур на мозолях происходит сглаживание пронотума, вплоть до исчезновения латеральных борозд, с образованием единого протергума. Совершенно очевидно, что этот процесс является приспособлением к проталкиванию переднего конца тела в узких подкорных пространствах.

Такой примитивный признак, как наличие урогомф или производных от них структур (непарного шипа, склеротизованных площадок) на 9-м сегменте брюшка, также, очевидно, является приспособлением, способствующим передвижению личинок в ходе. Вооружение 9-го сегмента брюшка не характерно для Prioninae и Cerambycinae, но, наоборот, сохраняется у примитивных представителей Lepturinae в виде урогомф (Toxotus Zett.) или непарного шипа (Rhaqium F., Stenocorus F. и др.). Наиболее характерны урогомфы для Aseminae, а у Lamiinae, хотя вооружение 9-го сегмента встречается весьма часто, но представлено не урогомфами, а теми или иными их производными (Plectrura Mannh. - большой шип, Mesosa Latr. - маленький шипик, Pogonocherus Zett. - разнообразные площадки). Из Lamiinae фауны СССР урогомфы отмечены только у Moechotupa Thm.

Эволюция кишечного тракта

Нервная система личинок, по-видимому, не имеет специфических модификаций в разных группах дровосеков и весьма постоянна. Она состоит из надглоточного и подглоточного узлов, трех грудных ганглиев и восьми брюшных [Брандт, 1878, Дажоз, 1970]. Наоборот, пищеварительная система весьма разнообразна и вместе с мальпигиевыми сосудами демонстрирует ряд отчетливых направлений эволюции [Данилевский, 1976; Семенова, Данилевский, 1977].

Наиболее длинные кишечники имеют личинки Parandrinae, Prioninae и Cerambycinae, что, по-видимому, связано с малой питательностью сухой древесины. С другой стороны, длина кишечника от Lepturinae к Lamiinae уменьшается в связи с переходом к более легко усвояемой пище.

Развитие мицетомов, содержащих симбиотические дрожжевые грибки, на переднем отделе средней кишки у *Lepturinae* и *Aseminae* играет определенную роль в снабжении организма витамином "В" [Buchner, 1928]. Похоже, что с изменением характера питания у *Lamiinae* необходимость в таком симбиозе отпала, так как у них мицетомов нет. У *Cerambycinae* эти органы отмечены только у некоторых тропических групп. Роль крипт средней кишки *Lepturinae*, *Aseminae* и *Cerambycinae* пока не выяснена, но ясно, что это не очаги пролиферации эпителиальных клеток [Семенова, Данилевский, 1977]. Возможно, эти крипты также являются местами обитания симбионтов, но, вероятнее, они просто увеличивают всасывающую поверхность. Во всяком случае можно констатировать, что переваривание гниющей древесины вызывает образование специфических структур в средней кишке.

В соответствии с различной влажностью среды обитания личинок различных подсемейств разной степени развития достигают прямая кишка и криптонефрия. У *Prioninae* и *Parandrinae* прямая кишка, хотя и имеет большую длину, но криптонефрия развита очень слабо. Менее половины прямой кишки покрыто прилегающими к ней мальпигиевыми сосудами, витки которых очень рыхлые. Наоборот, у *Cerambycinae* при сохранении большой длины прямой кишки криптонефрия развита чрезвычайно сильно. Мальпигиевы сосуды образуют сплошной чехол почти по всей длине прямой кишки. Возможно, что именно большая прямая кишка *Prioninae* явилась той преадаптацией, которая обеспечила их потомкам развитие в сухой среде. В другой линии эволюции степень криптонефрии уменьшается. *Lepturinae* имеют короткую прямую кишку и рыхлое расположение витков мальпигиевых сосудов. У *Aseminae* прямая кишка несколько длиннее, но здесь очень характерно уменьшение амплитуды самих витков, так что все 6 сосудов проходят вдоль прямой кишки в виде почти прямых тяжей. Наиболее слабо развита криптонефрия у *Lamiinae*, где это выражается прежде всего в чрезвычайно сильном укорочении прямой кишки.

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ

Рассмотрев главные направления адаптивных изменений основных морфологических структур личинок дровосеков, мы должны заметить, что условия, в которых развиваются различные дровосеки, весьма разнообразны. Это приводит к возникновению отдельных мелких адаптаций и целых морфологических типов. Различные среды обитания — гниющая древесина, подкоровая зона, сухая твердая древесина, живая или отмирающая влажная древесина, тонкие ветви деревьев и кустарников, стебли и корни травянистых растений, почва — накладывают на личинок характерный отпечаток.

Типичными обитателями гниющих субстратов, часто выходящими в почву, являются личинки жуков-дровосеков подсемейства *Prioninae* (*Prionus* Lmr., *Ergates* Serv. и др.).

Для этого морфо-экологического типа характерно крупное, цилиндрическое тело. Голова имеет много шипов, выростов, килей и тому подобных образований, предназначенных для раздвигания честиц субстрата. Опорные приспособления развиты слабо. Пронотум и мозоли брюшка, как правило, лишены специфического вооружения, отсутствуют такие кутикулярные структуры, как микроскопические шипики и т.п. Мандибулы сравнительно длинные и острые. Ноги хорошо развиты. Кишечник имеет очень большую длину, но криптонефрия развита слабо. Интересно, что ряд групп, вторично и, видимо, недавно перешедших к развитию в почве (*Evodinus* Lec., *Dorcadion* Dalm.), внешне не приобрел почти никаких специфических морфо-адаптаций и в общем сохраняет облик родственных им групп, живущих в древесине.

Большая группа личинок приспособилась к развитию под отстающей корой мертвых деревьев. Сюда относится прежде всего большинство примитивных *Lepturinae*. Наиболее яркими представителями этого морфо-экологического типа будут такие роды, как *Rhagium* F., *Asmaeops* Lec., *Gaurotes* Lec. и др. Личинки видов, принадлежащих к этим родам, имеют сильно сплюснутое дорсовентрально тело, покрытое, как правило, длинными густыми щетинками; очень плоскую голову, длинные и тонкие мандибулы. Ноги в этом типе достигают наибольшего развития, играя определенную роль в передвижении личинок. Но как пронотум, так и двигательные мозоли брюшка имеют обычно более или менее гладкую кутикулу (мозоли обычно гранулированы). На конце тела часто имеется каудально направленный шип. Кроме *Lepturinae*, к этому типу можно отнести таких представителей подсемейства *Lamiinae*, как *Plectrura* Mannh., *Mesosa* Latr., *Pogonocherus* Zett. и др. Правда, у *Lamiinae* дорсовентральная уплощенность выражена гораздо слабее. Кишечник у этих личинок короче, чем в предыдущей группе, но криптонефрия также развита слабо.

Развитие в сухой, твердой, мертвой древесине характерно прежде всего для большинства личинок подсемейства *Cerambycinae*. Представителями этого морфо-экологического типа могут быть личинки *Stromatium* Serv., *Hylotrupes* Serv., *Clytus* Laich., *Chlorophorus* Chev. и др. Для этой группы характерно цилиндрическое тело с гладкой поверхностью пронотума и мозолей брюшка (не считая морщин). 9-й сегмент брюшка не вооружен. Ноги отсутствуют или зачаточные. Но главной чертой этого типа является специфическое строение мандибул. Они очень толстые и короткие. Их режущая кромка долотовидно закруглена, без всяких выступов и зубцов.

Основным характерным признаком обитателей тонких сухих ветвей являются мелкие размеры тела и его правильная цилиндрическая форма. Сюда относятся роды *Hybometopia* Ganglb., *Molorchus* Muls., *Dilus* Serv. и мн. др. Личинки этих родов также имеют гладкие опорные поверхности.

Для личинок, развивающихся в сухой древесине, характерна большая длина кишечника, особенно задней кишки, сочетающаяся с сильным развитием криптонефрии.

Развитие под живой или, по крайней мере, недавно отмершей корой, судя по всему, предьявляет к личинкам дровосеков те же требования, что и развитие в живой древесине. Те и другие личинки имеют сходные морфологические приспособления. В первую очередь необходимо отметить богатство кутикулярных образований на опорных площадках: пронотуме и двигательных мозолях брюшка. Сначала — это микроскопические шипики. Например, у *Spondyliini* и *Asemini* из подсемейства *Aseminae*, в роде *Xylotrechus chevri* подсемейства *Cerambycinae*, родах *Morimus* Serv., *Lamia* F., *Monochamus Guér.*, *Acanthocinus Guér.* подсемейства *Lamiinae*. В более специализированных группах на пронотуме развиваются мощные склеротизованные зубчики, образующие рашпелевидную поверхность. Увеличиваются шипы и на двигательных мозолях брюшка. Примером могут служить личинки родов *Saperda* F., *Eumescocera Sols.*, *Menesia Muls.*, *Stenostola Muls.* и др. Тело таких личинок цилиндрическое, ноги развиты слабо или отсутствуют. Интересно, что в роде *Xylotrechus Chevri* один его представитель развивается не во влажной живой древесине, а в мертвой и сухой — *X. arvicola* Oliv. Личинки этого жука не имеют никакого вооружения ни на пронотуме, ни на мозолях. С другой стороны, в подсемействе *Aseminae* большинство родов развивается в относительно свежей древесине. Только личинки триб *Saphanini* (роды *Saphanus* Serv., *Oxupleurus* Muls., *Drymochares* Muls.) и *Anisarthronini* (*Anisarthron* Redt.) живут в мертвой древесине, и только они лишены микроскопических шипиков на пронотуме и на мозолях брюшка.

Морфологически близки к обитателям живой древесины личинки, развивающиеся в травянистых растениях. Они также имеют богатое вооружение переднегруди и мозолей брюшка, но характерной особенностью этих форм являются очень мелкие размеры (*Phytoecia* Muls.). Интересное исключение из этого правила дает род *Plocaederus* Thoms. Очень крупные личинки *P. scapularis* Fisch. развиваются в корнях гигантских зонтичных *Ferula* и *Dorema*. Но только этот представитель трибы *Cerambycini* развивается в травянистых растениях (редчайший случай для всего подсемейства *Cerambycinae*), и только его личинки имеют микроскопические шипики на пронотуме и мозолях брюшка. Значительная морфологическая близость вышеназванных обитателей травянистых растений и личинок, живущих в живой и недавно отмершей древесине, заставляет нас отнести их к одному морфо-экологическому типу. Для личинок, развивающихся во влажных живых тканях, характерна небольшая длина кишечника, причем особенно коротка задняя кишка, а криптонефрия развита чрезвычайно слабо.

Подсемейство *Lamiinae* дает ряд примеров крайней адаптации к стеблям травянистых растений, сформировавшей совершенно своеобразный морфо-экологический тип независимо в ряде триб. В нашей фауне — это *Agaranthiini* и *Hippopsini*. Личинки этих групп имеют С-образную форму тела, густое опушение, особенно сильное на грудных стернитах и заднем конце тела. С вентральной стороны брюшко лишено

двигательных мозолей. Голова не втянута в переднегрудь. Аналогичных личинок имеют тропические Scalacopsini и некоторые другие трибы.

Предложенные морфо-экологические типы не могут считаться резко ограниченными. Наоборот, все типичные случаи морфо-экологических адаптаций плавно соединены большим количеством переходных форм. Часть из них уже была упомянута выше, но есть и прямые исключения. Личинки подсемейства Parandrinae, развивающиеся в гниющей древесине, имеют покрытый склеротизованными зернами пронотум, а их двигательные мозоли покрыты микроскопическими шипиками, что характерно для обитателей живой древесины. Многие Lepturinae сохраняют сильную дорсовентральную уплощенность, хотя развиваются внутри древесины (*Strangalia* Srv., *Leptura* L.) или даже в почве (*Evodinus* Lec.).

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМЕЙСТВА ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ

К настоящему времени предложено несколько различных схем эволюционных связей отдельных групп дровосеков. В начале эти схемы основывались на весьма ограниченных группах признаков и носили формальный характер. Однако филогения дровосеков настолько сложна, что даже новейшие исследования в этом направлении, учитывающие всю массу собранных данных, по признанию самих авторов, далеки от совершенства и нуждаются в уточнении.

Критический обзор существующих взглядов на родственные отношения внутри семейства

Одной из первых схем эволюции дровосеков была схема Шиодте [Schiödte, 1876], построенная с учетом личиночных признаков. В основу этой схемы положены два самых примитивных подсемейства - Prioninae и Lepturinae. При этом характерно, что они имеют независимое происхождение от общих предков. Prioninae, по Шиодте, представляют собой слепую ветвь, а Lepturinae дают начало всем остальным группам через Aseminae. Сближение Lepturinae и Aseminae (которых, кстати, этот автор впервые и выделил как самостоятельное подсемейство) является основным принципиальным достоинством этой системы. Действительно, как головные капсулы, так и общее строение личинок Aseminae вполне соответствуют развитию морфологического типа Lepturinae, тем более что в составе последних есть такой род, как *Toxotus* Zett., несущий столь характерные для Aseminae урогомфы. К сожалению, ряд авторов отказался от такого сближения, в чем сказывается недооценка личиночных признаков.

С другой стороны, непонятно, как Шиодте мог выводить подсемейство Cerambycinae из Aseminae. Здесь, на наш взгляд, сказались господствовавшие в то время представления о близком родстве этих групп, имаго которых столь

сильно сходны габитуально. Личинки *Cerambycinae* и *Aseminae* имеют принципиально различное строение.

Выведение *Lamiinae* из форм, близких к *Aseminae*, на наш взгляд, в общем оправдано и является вторым крупным достижением системы Шиодте, но вызывает возражение то место на филогенетическом древе дровосеков, от которого ответвляются *Lamiinae*.

Высшие *Aseminae* никак не могут быть в числе их предков, так как обладают рядом весьма прогрессивных черт, из которых в первую очередь необходимо назвать полное отсутствие эпиплевр на большинстве сегментов тела, очень просто устроенные мозоли брюшка и др., в то время как все *Lamiinae* имеют глазаки, а большинство имеет развитые эпиплевры на всех сегментах брюшка. Но в целом прогрессивные изменения *Aseminae* идут в том же направлении, что у *Lamiinae*, а наиболее характерные особенности последних легко себе представить как дальнейшее развитие этих изменений. Таким образом, по нашему мнению, *Lamiinae* надо вывести из каких-то древних, примитивных *Aseminae*, некоторое представление о которых могут дать современные *Saphanini*, но отнюдь не *Asemini*.

Схема, предложенная Сааласом [Saalas, 1936] на основе жилкования крыльев, соответствует системе Шиодте. Сам по себе этот признак, безусловно, обладает огромным таксономическим значением, и любые эволюционные выводы не должны входить в противоречие со схемой эволюции жилкования. Однако приступая к созданию своей схемы, Саалас уже имел, судя по всему, твердо сложившиеся взгляды на эволюцию дровосеков, соответствующие системе Шиодте, и его исследование скорее явилось иллюстрацией взглядов Шиодте.

Иные взгляды на филогению дровосеков имел Н.Н. Плавильщиков [1936]. Род *Parandra* Latr. он считал исходной формой для дровосеков, пренебрегая апоморфными чертами жилкования крыльев и рядом специализированных признаков личинок. Из *Parandra* Latr. выводятся *Prioninae*, а из последних - независимо три группы, соответствующие в основном современным подсемействам: *Disteniinae*, *Lepturinae* и *Cerambycinae* (+ *Aseminae*). Не говоря уже о недопустимости сближения *Disteniinae* с каким-либо из современных дровосеков, никак нельзя выводить из *Prioninae* *Aseminae*, а затем из *Aseminae* - часть *Cerambycinae*. В таком построении утверждается возможность исчезновения поперечного мостика затылочного отверстия при переходе от *Prioninae* к *Aseminae*, а затем вновь к его возникновению на той же основе у *Cerambycinae*, что трудно себе представить с морфо-адаптивной точки зрения. Кроме того, нельзя, на наш взгляд, выводить *Lepturinae* прямо из *Prioninae*, так как они во многом примитивнее последних. Замечаний о филогенетических связях *Lamiinae* нам в работах Н.Н. Плавильщикова найти не удалось.

Кроусон [Crawson, 1960] снова возвратил *Aseminae* их естественную позицию между *Lepturinae* и *Lamiinae*, но повторил ошибку Шиодте и Сааласа, выводя *Cerambycinae* и *Le-*

pturinae (хотя и не поставил между ними Aseminae), Disteniinae он совершенно справедливо не рассматривал.

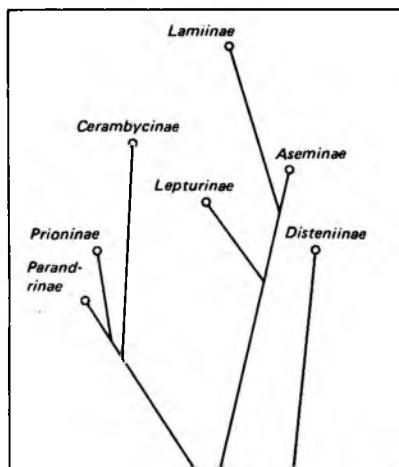
Таким образом, сопоставленные нами схемы филогенеза дровосеков имели тот основной недостаток, что связывали происхождение Cerambycinae с их разделенным затылочным отверстием с Lepturinae или Aseminae, у которых уже произошла редукция поперечной руки тенториума. Только у Н.Н. Плавильщикова, по крайней мере, часть Cerambycinae происходит прямо от Prioninae.

По Линсли [Linsley, 1961], происхождение Cerambycinae никак не связано с Lepturinae и Aseminae. Надо сказать, что вообще схема Линсли в наибольшей степени соответствует и нашим филогенетическим представлениям. Она не содержит внутренних противоречий, но это достигнуто за счет неоправданного увеличения степени полифилии. Фактически, по Линсли, мы имеем 5 отдельных эволюционных линий. Только Lepturinae и Aseminae связаны в своем происхождении. Все же остальные группы возникают независимо от гипотетического предка, сочетавшего в себе примитивные черты всех групп.

Нельзя быть в принципе против полифилитических схем формирования групп. Но, на наш взгляд, постулировать полифилию можно лишь там, где это достаточно обосновано, т.е. надо сохранять монофилитические взгляды до тех пор, пока не будет доказана их ошибочность. В нашем случае нет оснований отрывать, с одной стороны, Lamiinae от Aseminae, а с другой - Cerambycinae от Prioninae. Кроме того, совершенно неоправданно, на наш взгляд, недооценивая личиночные признаки, ставить Lepturinae выше Aseminae.

Система родства подсемейств

Суммируя все приведенные выше аргументы, мы полагаем, что современному уровню знаний о дровосеках будет соответствовать схема филогенеза, состоящая из двух основных ветвей, а если учитывать и



Disteniinae, то из трех (рис.1). Первая ветвь представляет те подсемейства, личинки которых имеют разделенное затылочное отверстие, соответственно Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae.

Личинки жуков второй ветви имеют цельное затылочное отверстие, соответственно Lepturinae, Aseminae, Lamiinae. На этой же линии эволюции располагаются Oxypeltinae -

Р и с. 1. Филогенетические связи подсемейств жуков-дровосеков

тропическая группа, недавно выделенная Даффи [Duffy, 1960] по личиночным признакам. Охурелтинае занимают промежуточное положение между подсемействами Lepturinae и Asematinae. Наряду с весьма примитивными чертами Охурелтинае имеют ряд специализированных признаков. Не располагая собственным материалом по этой группе, мы не сочли возможным включить ее в нашу схему.

Обе эволюционные линии весьма близки в своем происхождении, чего нельзя сказать о Disteniinae, в значительной степени обособленных.

ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВЫХ СВЯЗЕЙ ЛИЧИНОК ДРОВОСЕКОВ

Двум основным линиям эволюции дровосеков соответствует последовательная смена пищевых субстратов, на которых развиваются личинки (рис. 2).

Первичным для семейства является развитие в разлагающейся влажной древесине, характерное для Parandrinae, Prioninae и Lepturinae. Эта среда является, по Кроусону, первичной и для жуков в целом.

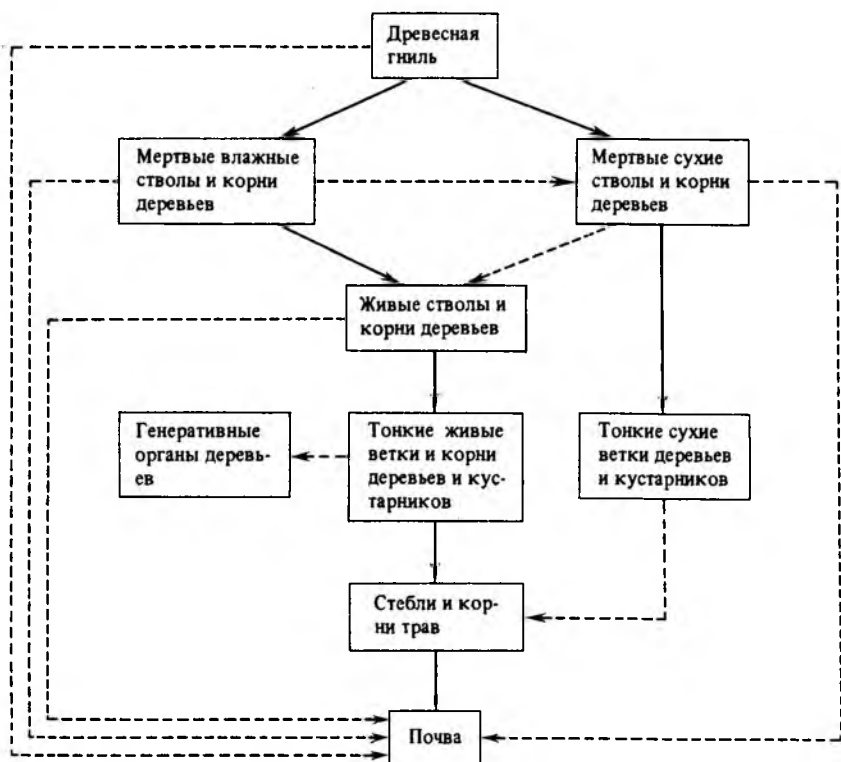
Cerambycinae пошли по пути приспособления к развитию в сухой среде, последовательно переходя от гнилой ко все более и более твердой древесине. Параллельно совершался переход от развития в стволах деревьев к ветвям и тонким веточкам. На этой основе были освоены тонкие стебли кустарников. Таким образом, сухие стволы и ветви деревьев и кустарников являются наиболее характерным местом развития дровосеков подсемейства Cerambycinae. Такое направление специализации помешало им освоить живую древесину.

Лишь немногие, обычно примитивные Cerambycinae могут развиваться в живых деревьях. Это прежде всего ряд представителей трибы Cerambycini, таких, как *Cerambyx cerdo* L. и *Aeolesthes sarta* Sols. Кроме того, в живых или недавно отмерших ивах развивается *Aromia moschata* L.

Развитие за счет травянистых растений встречается в подсемействе Cerambycinae только как редкое исключение.

Освоить эту экологическую нишу удалось представителям рассматриваемого подсемейства только в засушливых районах, т.е. также в условиях дефицита влаги. Происходил этот процесс двумя независимыми путями. С одной стороны, к развитию в толстых, сочных корневищах удалось приспособиться одному представителю трибы Cerambycini, в составе которой, как отмечено выше, много дровосеков, способных развиваться во влажной среде, — это *Plocaederus scapularis* Sols., личинки которого развиваются в корнях *Ferula* и *Dorema*.

С другой стороны, некоторые высшие Cerambycinae освоили тонкие суховатые ветви солянок, придя сюда из сухой древесины тонких веток кустарников. Этот процесс происходит прямо у нас на глазах. Ряд представителей



Р и с. 2. Эволюция пищевых связей личинок дровосеков

рода *Chlorophorus* Chev. отмечен в корнях солянок и полыней. При этом, например *Ch. varius* Müll., в средней полосе развивается в сухих веточках лиственных деревьев, а в Средней Азии он найден в корнях *Aellenia* [Кривошеина, 1975].

Представители другой филогенетической линии шли по пути приспособления к развитию во все более свежей, влажной древесине. Уже некоторые *Aseminae* встречаются на только что отмерших деревьях или даже живых, но сильно ослабленных. Для *Lamiinae* эта среда наиболее характерна. Дальнейшая специализация приводит к развитию в тонких ветвях живых деревьев. Затем вполне естественно следует переход в стебли и корни травянистых растений. Представители рода *Oberea* Muls. развиваются как в ветвях кустарников, так и в стеблях трав. Близкий к нему род *Phytoecia* Muls. развивается уже только в стеблях и корнях травянистых растений. Только очень немногие *Phytoecia* Muls. сохраняют связь с древесиной [Sorauer, 1928-1932]. Завершением этой линии эволюции следует считать крайне специализированных личинок *Hippopsini* и *Agaranthini*. Формирование фауны дровосеков, развивающихся в травянистых

растениях, на основе перехода из тонких веток деревьев и кустарников было обосновано Ф.Н. Правдиным [1957].

Переход к почвенному образу жизни отмечается почти на всех уровнях эволюции дровосеков, что связано, очевидно, с разнообразием древесных субстратов, встречающихся в почве.

Уже Prioninae в роде *Prionus* Lmr. дают большую ветвь почвенных форм, развивающихся за счет разлагающейся древесины. Например, *Prionus coriarius* L. часто выходит в почву и мигрирует между корнями отдельных деревьев. А близкие к нему *P. brachypterus* Gebl. и *P. turkestanicus* Sem., по некоторым данным, питаются уже корнями травянистых растений. В подсемействе Cerambycinae *Plagionotus floralis* Pall. перешел к почвенному развитию, судя по всему, из сухих древесных тканей (корней?).

В подсемействе Lepturinae мы встречаем все ступени перехода к почвенному образу жизни. Личинки *Oedecnema dubia* F. развиваются в древесине корней, под слоем почвы, а окукливаются как в почве, так и в древесине. Личинки *Stenocorus amurensis* Kr. живут в корнях, но окукливаются в почве. Личинки *Pseudopidonia* Plav. развиваются за счет древесных корней, но их часто можно встретить как на поверхности корней, так и свободно передвигающимися в почве [Черепанов, Черепанова, 1975]. Наконец, личинки *Evodinus* Lec. порвали всякую связь с древесными растениями и живут свободно в почве, подгрызая корешки травянистых растений.

У Aseminae переход в почву намечается в роду *Spondylis* F., да и вообще многие роды этого подсемейства тяготеют к корням.

У Lamiinae переход к почвенному образу жизни, так же как у Cerambycinae, осуществился на двух уровнях. Примитивные представители подсемейства трибы Dorcadionini перешли в почву через живые ткани древесных растений. Первую стадию этого процесса можно наблюдать у близких к ним Lamiini. Дровосек *Lamia textor* L. развивается в живых корнях ив, а ряд тропических Dorcadionini питается древесными корнями, объедая их снаружи, из почвы [Duffy, 1968]. Именно такой образ жизни, очевидно, и был переходным к питанию живыми корнями травянистых растений у родов *Dorcadion* Dalm. и *Eudorcadion* Breun. Высшие Lamiinae выходят в почву из корней травянистых растений, где развиваются личинки групп *Oberea* - *Phytoecia*. В нашей фауне высших почвенных Lamiinae пока не отмечено, но в Северной Америке типично почвенный образ жизни ведут личинки дровосека *Tetraopes tetraophthalmus* Forst. [Craighead, 1923], причем по образу жизни автор сравнивает их с личинками некоторых Scarabaeidae.

Круг кормовых пород личинок дровосеков постепенно сужается при переходе от низших к высшим формам. Если Prioninae и Lepturinae, как правило, широкие полифаги, то для Cerambycinae, Aseminae и Lamiinae характерна олигофагия, а монофаги встречаются только среди высших Cerambycinae и Lamiinae. Этот переход, очевидно, связан с тем, что на

поздних этапах разрушения древесины, когда происходит ее заселение примитивными дровосеками, теряются свойства, специфичные для данной породы. И, наоборот, живые ткани древесных и травянистых растений, заселяемые прогрессивными группами, обладают наибольшим набором видоспецифичных качеств.

Литература

Брандт Э.К. Сравнительно-анатомическое исследование нервной системы жесткокрылых. - Труды Рус. энтомол. об-ва, 1878, 11, с. 1-38.

¹ Гиляров М.С. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок шелкоунов. - ДАН СССР, 1942, 36, 8, с. 268-270.

Данилевский М.Л. Сравнительная анатомия пищеварительной системы личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae). - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976, с. 123-135.

Кривошеина Н.П. Биология насекомых - ризобионтов пустынных растений. - В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975, с. 127-158.

Мамаев Б.М. Конвергенция признаков личинок насекомых в связи со способом передвижения в разлагающейся древесине: Тез. докл. Молодежн. конф., посвящ. 40-летию ВЛКСМ, 24-26 ноября 1958 г. М., 1959, с. 15-16.

Мамаев Б.М. Основные закономерности эволюции сообществ насекомых - разрушителей древесины. - В кн.: Защита леса от вредных насекомых и болезней, т. 2. М.: Наука, 1971, с. 113-117.

Мамаев Б.М., Данилевский М.Л. Личинки жуков дровосеков. М.: Наука, 1975.

Плавильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. Ч. 1. - В кн.: Фауна СССР: Насекомые - жесткокрылые, т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936.

Правдин Ф.Н. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений. - Учен. зап. МГПИ, 1957, 100, 5, с. 1-191.

Семенова Л.М., Данилевский М.Л. Строение пищеварительной системы личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae). - Зоол. журн., 1977, 54, 8, с. 1168-1174.

Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука, 1966.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Жуки-дровосеки ивовых лесов Сибири. М.: Наука, 1975.

Buchner P. Holznahrung und Symbiose. Berlin, 1928.

Craighead F.C. North American cerambycid larvae. - Bull. Dept. Agr. Canad., 1923, 27, p. 238.

Crowson R.A. The phylogeny of Coleoptera. - Annu. Rev. Entomol., 1960, 5, p. 111-134.

Crowson R.A. Further observations on Peltidae (Coleoptera, Cleroidea), with definitions of a new subfamily of four new genera. - Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 1966, 35, 9/10, p. 119-127.

Dajoz R. Quelques caractères morphologiques et anatomiques de la larve d'Ergates faber (Coleoptera, Cerambycidae). - Ann. Soc. entomol. France, 1970, 6, 2, p. 417-423.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of Neotropical Timber Beetles (Cerambycidae). London, 1960.

Duffy E.A. J. A Monograph of the Immature Stages of Oriental Timber Beetles (Cerambycidae). London, 1968.

Emden F.I. van. The taxonomic significance of the characters of immature insects. - Annu. Rev. Entomol., 1957, 2, p. 91-106.

Linsley E.G. The Cerambycidae of North America. Pt 1. Introduction. Univ. Calif. Press, 1961.

Saalas U. Über das Flügesgeäder und die phylogenetische Entwicklung der Cerambyciden. - Ann. Zool. Soc. Zool. Bolt. Fenn. Vanomo, 1936, 4, S. 198.

Schiödtte J.C. De metamorphosi Eleutheratorum, Observationes: Bidrag til Insecternes Udviklingshistorie. - Cerambycides. - Naturhist. tidsskr., 1876, 3, 10, S. 369-458.

Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen. Berlin, 1928-1932. Bd. 5, 1/2.

**ЭНТОМОФАГИ СТВОЛОВЫХ ВРЕДИТЕЛЕЙ -
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ РОДА
SCLERODERMA LATR. (HYMENOPTERA, BETHYLIDAE)**

Б. М. Мамаев

В последнее время в Польше, в Западном Берлине, США и в нашей стране привлекли внимание энтомофаги рода *Scleroderma Latr.*, среди которых особенно интенсивно исследуются домашняя муравьелтка - *S. domestica Klug.*, паразитирующая на личинках дровосеков и других обитателей древесины. В эксперименте этот вид, а также североамериканскую большебрюхую муравьелтку - *S. macrogaster Ashm.* - удалось вырастить также на термитах - важнейших вредителях древесины построек. Все это привело исследователей к выводу о перспективности этой группы энтомофагов в биологической борьбе против стволовых вредителей и разрушителей различных деревянных конструкций.

Испытания эффективности домашней и туркменской муравьелток, которые можно назвать самыми предварительными, дали тем не менее обнадеживающие результаты. Б.М. Мамаевым [1973а] были использованы небольшие, длиной до 30 см, отрубки ели, заселенные личинками дровосека *Callidum violaceum L.* Эксперимент проводился летом при температуре 24-26°. В каждый отрубок, содержащий до 14 личинок дровосека, обитавших под корой или углубившихся в заболонь для окукливания, вносилось 20 оплодотворенных самок туркменской муравьелтки. Отрубок помещался в полиэтиленовый пакет. Контроль проводился через месяц, т.е. спустя период времени, достаточный для развития одного поколения туркменской муравьелтки. Оказалось, что во всех отрубках личинки дровосека были уничтожены, а в одном из отрубков, содержавшем 14 личинок дровосека, численность самок энтомофага возросла до 800 экз.

Кюне и Беккер [Kühne, Becker, 1974] применили бруски древесины 1,5×2,5×5,0 см, в которые помещалось по одной личинке домового дровосека - *Hylotrupes bajulus L.* Чтобы затруднить поиск хозяина, в контейнер закладывалось 500-600 таких брусков, 2/3 которых были пустыми. Исходное число самок домашней муравьелтки составляло всего 10 экз. на такой контейнер. Через 8 недель в отдельных брусках еще можно было обнаружить немногих живых личинок дровосека, численность же энтомофага в контейнере возросла до 545 экз. Через 11 недель личинки дровосека были полностью уничтожены.

Польский энтомолог Доминик [Dominik, 1971] наиболее определенно сформулировал мнение о возможности использования домашней муравьелтки для биологической борьбы с насекомыми, разрушающими деревянные постройки и изделия из древесины. Массовое разведение энтомофага, по его мне-

нию, может быть осуществлено на личинках дровосеков. Кюне и Беккер [Kühne, Becker, 1974] также считают, что из числа паразитов домового дровосека домашняя муравьелтка относится к числу наиболее эффективных. Б.М. Мамаев [1973а] считает возможным использование туркменской муравьелтки для борьбы со стволовыми вредителями, заселяющими отмирающие деревья в садах в южных районах СССР.

Следует ожидать, что разработка дешевого способа масового разведения упомянутых выше энтомофагов позволит наладить их практическое применение в системе биологических мер борьбы с различными группами разрушителей древесины и, возможно, с некоторыми группами стволовых вредителей. Способ разведения муравьелток на личинках дровосеков слишком трудоемок, чтобы найти действительно широкое применение.

Данная публикация подводит итоги исследованиям, выполненным главным образом на таком объекте, как туркменская муравьелтка. Результаты исследований послужат вкладом в разработку биологических основ использования этой группы энтомофагов в практике защиты леса и древесины.

ВИДЫ РОДА SCLERODERMA LATR. В ФАУНЕ СССР

Scleroderma Latr. - муравьелтки (предлагаемое русское название отражает их внешнее сходство с муравьями) относятся к трибе *Sclerodermini* подсемейства *Epyrinae* семейства *Bethylidae*.

Приступая к краткому обзору видового состава муравьелток СССР, следует прежде всего отметить широкое распространение рода в мировой фауне. К настоящему времени род *Scleroderma* Latr. зарегистрирован повсеместно в Европе, Северной Африке, Средней Азии, Индии, Северной Америке и на Японских и Гавайских островах. В нашей стране видовой состав муравьелток фундаментально еще не изучался.

Первая случайная находка муравьелток в СССР была сделана Б.М. Мамаевым в лесхозе Акибай Марыйского района Туркменской ССР в 1970 г. Этот вид был описан под названием *Scleroderma turkmenica* Mat. et Krav. [Мамаев, Кравченко, 1973]. Он же был позднее обнаружен Б.М. Мамаевым в Копетдаге. Два года спустя М.Л. Данилевским был обнаружен неизвестный вид муравьелтки в Гирканском государственном заповеднике Азербайджанской ССР, а Г.Б. Титковой собран еще один вид этого рода на скумпии в Крыму в районе г. Судак. Все три вида были культивированы в лаборатории с целью их точного определения и изучения биологии.

Видовая самостоятельность этих трех видов была проверена методом перекрестного скрещивания, причем к этому времени профессор Доминик выслал в нашу коллекцию серию живых особей домашней муравьелтки. Пользуюсь случаем принести Доминику глубокую признательность за помощь.

Оказалось, что серия муравьетелки из Гирканского государственного заповедника успешно скрещивается с серией домашней муравьетелки из Польши, что позволило отнести вид из Азербайджана к *S. domestica* Klug., впервые достоверно зарегистрировав этот вид в фауне СССР.

Интересные результаты были получены при скрещивании самок туркменской с самцами домашней муравьетелки. В серии из 10 повторностей были прослежены нормальные копуляции и началась откладка яиц. Однако среднее число яиц, отложенных самкой, снизилось до 35 (при норме порядка 45-50). Из 355 отложенных самками яиц отродилось только 133 личинки, т.е. смертность на фазе яйца составляла более 37% (при обычной норме 2-3%). В трех кладках личинки погибли, не достигнув зрелости. В семи кладках отродилось 74 самца, колебание числа самцов в отдельных кладках было от 6 до 21 экз. Самок не было ни в одной кладке.

В серии из 16 повторностей было проведено скрещивание самок домашней и самцов туркменской муравьетелки. В 11 кладках отложенные яйца полностью погибли, в 5 кладках личинки развились исключительно в самцов, что свидетельствует о том, что яйца были отложены неоплодотворенными, несмотря на наличие копуляций.

Указанный эксперимент подтвердил видовую самостоятельность туркменской муравьетелки.

Что же касается крымского вида, то он был заметно крупнее двух других. Поэтому самцы домашней и туркменской муравьетелок не могли нормально копулировать с его самками. При копуляции самцов крымского вида с самками домашней муравьетелки последние не могли нормально освободиться, что свидетельствовало о несоответствии их копулятивных аппаратов. Во всех кладках, полученных в результате перекрестного скрещивания крымского вида с домашней и туркменской муравьетелками, наблюдалась повышенная смертность яиц и личинок и отрождение только самцов. Репродуктивная изоляция всех трех видов не вызывала сомнения.

Таким образом, на территории СССР к настоящему времени зарегистрированы три вида рода *Scleroderma* Latr.: широко распространенный *S. domestica* Klug., азиатский *S. turkmenica* Mat. et Krav. и *Scleroderma* sp. из Крыма.

МОРФОЛОГИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ ИМАГО

Наиболее характерной морфологической особенностью муравьетелок является их полиморфизм, точнее - диморфизм обоих полов. Большинство отрождающихся самок полностью лишены крыльев, их среднеспинка не разделена на 2 отдела, глазки на голове не развиты. Крылатые самки имеют вполне развитые функционирующие крылья, их грудной отдел лучше дифференцирован, а на голове имеется 3 глазка.

У самцов преобладают крылатые формы. В значительных сериях самцов можно проследить этапы постепенной редукции их крыльев, причем задняя пара исчезает полностью, а передняя сохраняется в виде рудиментов. Причины редукции

крыльев у самок еще не выяснены. У самцов же бескрылые особи появляются обычно при ухудшении условий питания (размеры тела бескрылых самцов значительно меньше, чем крылатых), кроме того, они появляются в сериях, характеризующихся высокой смертностью личинок при неблагоприятном состоянии жертвы. Длительное разведение муравьетелок при различных условиях питания, влажности и температуры позволяет констатировать весьма большую амплитуду изменчивости размеров тела и окраски, что затрудняет использование этих признаков при определении видов.

Наиболее интересным периодом жизни самок является поиск и овладение жертвой, особенно такой агрессивной, как личинки дровосеков. Самки находят эти личинки, преследуя их по ходам, забитым нагрызенными опилками, однако муравьетелки способны прогрызать в древесине также и собственные ходы. Наблюдая за схваткой паразита и жертвы в тонкой стеклянной пробирке, можно выделить 3 этапа этой борьбы. На первом этапе самка впивается мандибулами в покровы личинки дровосека там, где произошел их контакт, и, крепко удерживаясь, наносит несколько укулов жалом. Эти укулы не парализуют личинку дровосека, а, наоборот, заставляют ее интенсивно двигаться с целью сбросить с себя паразита. Во время этих движений муравьетелка смещается по вентральной стороне все ближе и ближе к ротовым частям личинки и, наконец, начинает наносить укулы в ротовые органы. Реализация этого инстинкта приводит к тому, что мандибулы личинки дровосека парализуются, и жертва становится неопасной для паразита. На этом этапе схватки неоднократно приходилось наблюдать гибель самок муравьетелок, которых личинке дровосека удавалось сбросить и растерзать мандибулами.

Многочисленные наблюдения показывают, что как нападение паразита, так и защита жертвы не бессистемны, а представляют собой закрепленную инстинктом цепь взаимодействий, которая в огромном большинстве случаев приносит успех паразиту, однако не исключает ситуаций, при которых паразит погибает.

На заключительном, третьем этапе самка муравьетелки дополнительными укулами жала окончательно парализует личинку дровосека, а во многих случаях убивает ее. После этого начинается период питания самки гемолимфой хозяина, которую она добывает, надкусывая покровы. Самка наносит огромное количество таких укусов - у некоторых личинок, покровы которых в местах прокусывания чернеют, к концу питания паразита все тело покрывается многочисленными черными точками. Основным источником питания является гемолимфа жертвы, на которую впоследствии откладываются яйца. Самка продолжает питаться гемолимфой также на протяжении всего развития личинок паразита. В другие периоды самки активно разыскивают капельки воды и жадно ее пьют. Их можно подкармливать сахарным сиропом. Во время питания самка выделяет на стенки камеры, в которой находится личинка хозяина, многочисленные цилиндрические беловатые экскременты, а также совершает зигзагообразные движения брюш-

ком, прижимая его конец к субстрату. Это поведение косвенно свидетельствует о наличии у самок сигнальных веществ-феромонов, используемых для мечения камеры, в которой находится жертва. Если в такую "меченую" камеру посадить другую самку, то в первые 10-15 мин. ее поведение становится тревожным - она совершает резкие движения, приподняв брюшко; успокоившись и исследовав жертву, она начинает интенсивно "метить" камеру концом брюшка и в дальнейшем нормально откладывает яйца на личинку, парализованную другой самкой. Если на жертве оказывается несколько самок, они не проявляют агрессивности друг к другу, однако период подготовки к откладке яиц укорачивается.

Как уже неоднократно отмечалось в литературе, самка остается в камере со своим потомством до отрождения имаго. В это время она "ухаживает" за личинками, ощупывает их усиками и облизывает. Когда личинки заканчивают питание и начинают расползаться, самка перетаскивает их, препятствуя рассредоточению потомства. Самка "чистит" жертву, особенно в местах заплесневения и порчи. На такой портящейся жертве самка нередко поедает яйца и молодых личинок. Во всяком случае поведение самки в период развития личинок отличается значительной сложностью. По этой причине представителей семейства Bethyridae относят к так называемым "полусоциальным" насекомым.

Для муравьетелок характерен инбридинг. Взрослые насекомые из отдельной кладки отрождаются почти одновременно. Самцы появляются из куколок на 1-2 дня раньше самок. Они прогрызают коконы с почти полностью сформировавшимися, но еще неспособными самостоятельно двигаться самками и оплодотворяют их. Повторные копуляции продолжаются и в дальнейшем в течение нескольких дней. В этот период 1-3 самца оплодотворяют несколько десятков самок из той же кладки, т.е. генетически с ними идентичных. Только в редких случаях, когда в природных условиях на жертве оказываются несколько неродственных самок, тесный инбридинг нарушается.

Некоторые авторы считают, что самка остается со своим потомством до осуществления спаривания с вновь отродившимися самцами, после чего находит очередную жертву и осуществляет следующую кладку [Wheeler, 1928].

Продолжительность жизни самцов измеряется несколькими днями. Самки живут значительно дольше, по крайней мере несколько месяцев. При содержании при температуре ниже оптимума продолжительность жизни увеличивается. При 16° самки домашней муравьетелки способны сохранять жизнеспособность в течение года [Kühne, Becker, 1974]. В холодильнике при температурах, близких к 0°, туркменская муравьетелка, однако, погибала в течение 1,5-2 мес., т.е. намного раньше, чем при активном образе жизни в условиях оптимальных температур. Надо отметить, что попытка длительного хранения в холодильнике личинок и куколок муравьетелок также закончилась неудачно. Это вскрывает основную причину распространения муравьетелок только в достаточно жарких областях с теплым зимним периодом.

В очагах стволовых вредителей численность туркменской муравьелки по наблюдениям в усадьбе Акибайского лесничества в 1971 г. способна быстро нарастать. Бескрылые самки были обычны под корой усыхающих деревьев лоха, заселенных златками и дровосеками, а крылатые особи активно летали. Очевидно, бескрылые самки обеспечивают виду стабилизацию в благоприятных условиях, а крылатые выполняют функцию расселения.

ОТКЛАДКА ЯИЦ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК

В работе Кюне и Беккера [Kühne, Becker, 1974] для домашней муравьелки указывается, что при температуре 24° оплодотворенной самке требуется 11 дней контакта с жертвой до начала откладки яиц. У неоплодотворенных самок этот период удваивается. По нашим наблюдениям, туркменская муравьелка реагирует на жертву значительно быстрее, откладывая яйца через 5-7 дней после нападения на жертву. При температуре около 30°, если используются недавно появившиеся из куколок еще не голодавшие самки, срок их питания на личинке златки до откладки первых яиц может сокращаться до двух-трех дней.

Через 5-7 дней из отложенных яиц появляются личинки, которые сначала питаются на поверхности тела хозяина, а затем погружаются передним концом тела внутрь его тканей. На личинках златок *Sphenoptera* sp. личинки завершают развитие за 9-11 дней, на дровосеках сроки личиночного развития удлиняются до 14-16 дней. Иногда отдельные личинки, особенно мелкие личинки самцов, кокона не плетут, а окуливаются открыто. Зрелые личинки покидают уже пустую шкурку хозяина и на его остатках в течение одного-двух дней плетут беловатые коконы. В коконе они выбрасывают буроватое содержимое кишечника и через два-три дня превращаются в куколок. Куколичное развитие длится 8-10 дней. В среднем онтогенез туркменской муравьелки завершается за 30 дней. У домашней муравьелки при 24-26° цикл развития более длительный - 36-37 дней [Kühne, Becker, 1974].

Максимальное число яиц, отложенных одной самкой, у туркменской муравьелки составляет 112, у домашней муравьелки - 111 штук. Среднее число яиц в первой кладке у обоих видов близко - порядка 40-45 штук на средней по размерам жертве (личинка домового дровосека или златки рода *Sphenoptera*).

При использовании в качестве хозяина различных личинок прослеживается четкое соответствие числа отложенных яиц размерам жертвы. На очень крупных личинках златок *Eurythya oxiana* Sem. одна самка туркменской муравьелки откладывает 92-97 яиц. Если же в качестве хозяина предлагается мелкая личинка златки *Anthaxia* sp., то среднее число отложенных яиц снижалось в 5 раз и составляло в среднем 19 штук (от 16 до 21 штуки).

Таким образом, самка обладает реакцией на размеры жертвы, откладывая на нее столько яиц, сколько реально может

развиться в личинок без перенаселения и серьезной конкуренции. Наблюдения показывают, что если такая конкуренция возникает из-за частичной порчи жертвы, то потомство имеет карликовые размеры, а самки нередко становятся бесплодными. Каннибализма, однако, никогда не возникает. Личинки нередко переползают по хозяину с неблагоприятного для питания участка на соседние и снова успешно внедряются в его тело.

В серии из 10 повторностей, где самке туркменской муравьелетки были предложены 2 личинки златки *Anthaxia* sp., возникла следующая ситуация: 7 самок из 10 не изменили своей реакции и отложили на 2 личинки в среднем 19 яиц, т.е. то количество, которое они откладывали на одну личинку *Anthaxia* sp. Иными словами, каждую из двух личинок златки они воспринимали изолированно как очень небольшую по размерам жертву. 3 самки, наоборот, отреагировали на двух личинок златки адекватно, т.е. как на двойное количество корма, и отложили в среднем 34 яйца.

Если самки длительное время голодают и не снабжаются водой, то по истечении 1,5 мес они начинают погибать. Плодовитость истощенных самок резко снижается: вместо нормального числа в 40 яиц они на такую же по размерам жертву способны отложить всего 8-10 яиц. Искусственное перенаселение, т.е. ситуация, при которой на одной жертве оказывается несколько самок, влечет за собой уменьшение общего числа яиц, откладываемых каждой самкой в отдельности, но при возрастании общего числа отложенных яиц (табл. 1). Так, на крупных личинках златок *Eurythyrea oxiana* Sem. одна самка, как уже отмечалось, откладывает до 97 яиц. Если же на такую личинку выпустить 2 самки туркменской склеродермы, то колебания суммарного числа отложенных яиц в 10 повторностях составят 100-157. Шесть самок на такую же по размерам личинку златки отложат уже от 220 до 344 яиц, т.е. в 3,5 раза больше, чем одна самка. Таким образом, при групповом поселении самок увеличение их числа в 3 раза (например, при сравнении опыта с двумя и шестью самками) число отложенных яиц возрастает

Т а б л и ц а 1

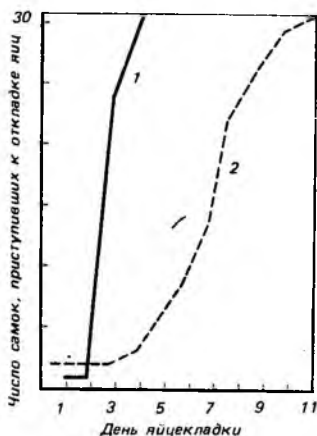
Численность потомства в первой кладке туркменской склеродермы при групповом поселении на одной личинке *Eurythyrea oxiana* (10 повторностей)

| Номер опыта | Число самки паразита на одной личинке златки | Среднее число отложенных яиц | Число яиц в расчете на одну самку | | |
|-------------|--|------------------------------|-----------------------------------|--------------------|---------|
| | | | максимальная кладка | минимальная кладка | среднее |
| 1 | 1 | 94 | 97 | 92 | 94 |
| 2 | 2 | 126 | 78 | 50 | 63 |
| 3 | 6 | 270 | 57 | 34 | 45 |

ритмика откладки яиц оплодотворенными (1) и неоплодотворенными (2) самками туркменской муравьелетки

только в 2 раза, так как среднее число яиц в кладке каждой из шести самок уменьшается примерно на 30%. Во всех случаях условия развития исключали смертность личинок, что специально контролировалось.

Существуют также определенные закономерности в ритмике откладки яиц оплодотворенными и неоплодотворенными самками. Соответствующие опыты были поставлены над 30 изолированными самками туркменской склеродермы, которым в качестве хозяина были предложены личинки златок. Оплодотворенные самки приступили к откладке яиц почти одновременно и за 2 дня закончили яйцекладку. Неоплодотворенные самки задержали откладку яиц на 4-5 дней; яйца откладывались очень недружно, охватывая период в 11-12 дней (рисунок). Пик откладки яиц оплодотворенными самками наблюдался на 2-й день, когда вслед за одиночными особями к яйцекладке приступили одновременно 23 самки из 30. Пик откладки яиц неоплодотворенными самками отмечен на 8-й день после начала откладки яиц одиночными особями, когда к яйцекладке приступили 9 самок из 30.



ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Изучение литературы по питанию различных видов муравьелеток и собственные наблюдения свидетельствуют о чрезвычайно широком наборе ее потенциальных жертв, которыми могут быть все личинки насекомых с полным превращением, имеющие гладкие мягкие покровы, а также термиты.

В естественных условиях круг жертв муравьелеток ограничен наиболее массовыми насекомыми — обитателями древесины. Из жуков это прежде всего личинки дровосеков и златок, обитающих в мертвых стволах, кора и древесина которых уже в значительной степени подсохли, или в деревянных конструкциях. Обычными хозяевами муравьелеток служат также личинки точильщиков, капюшонников и древогрызов, образующих комплекс разрушителей мертвой сухой древесины. Некоторые виды японской фауны развиваются на личинках короедов.

Жертвами южноамериканских видов предположительно являются личинки муравьев, так как все они обнаружены в гнездах муравьев из родов *Solenopsis*, *Iridomyrmex* и *Prenolepis*. Гавайские виды в природных условиях развиваются на гусеницах молей, обитающих в древесине.

Кроме этих групп разрушителей древесины, на которых муравьелки развиваются в природных условиях, в эксперименте они успешно завершали свой жизненный цикл на личинках жесткокрылых - узконадкрылок *Calopus serraticornis* L., рогачей *Ceruchus chrysomelinus* Hochw., *Dorcus parallelipedus* L., *Aesalus ulanowskyi* Ggbl., чернотелок *Helops coeruleus* L., темнотелок *Melambia tekkensis* Koen., древоеда *Isorhipis melasoides* Lap.-Gast., тенелюба *Melandrya caraboides* L. и других, а также на личинках перепончатокрылых - рогахвостов *Xiphidria camelus* L., *Sigex gigas* L. и некоторых паразитических форм.

Попытки культивировать домашнюю муравьелку на вредителях запасов - личинках слоника *Sitophilus granarius* L., притворяшки *Ptinus* sp., кожеедов *Anthrenus vorax* Wth., *Attagenus piceus* Ol., *Tragoderma angustum* Sol., чернотелки *Tenebrio molitor* L., гусеницах, молей *Tineola bisse-liella* Hum., огневка *Anagasta kuehniella* Zel., *Galleria mellonella* L., - окончились неудачно [Kühne, Becker, 1974]

В проведенных нами экспериментах были использованы извлеченные из коконов диапаузирующие ложногусеницы рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.). Самки туркменской муравьелки нормально откладывали яйца на этого совершенно несвойственного им хозяина, однако только в одном случае личинки не погибли, а завершили развитие. Имаго, однако, потомства не дали. Аналогичные данные о развитии муравьелок приведены для таких хозяев, как мучной хрушак и гусеницы отмеченных выше молей [Kühne, Becker, 1974].

Изложенные материалы показывают, что еще не найдены способы дешевого массового разведения муравьелок, что подготовило бы их использование в практике борьбы с вредителями древесины.

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

Соотношение полов в популяциях животных относится к числу весьма важных показателей, характеризующих направление эволюции крупных таксономических групп и отдельных видов. Согласно С.А. Северцову, "каждый вид производит потомство в таком количестве, чтобы оно по достижении половой зрелости покрывало убыль взрослых с некоторым избытком" [Северцов, 1951, с. 107]. При этом очевидно, что любой вид, условия существования которого далеки от оптимальных и смертность особей в популяциях по этой причине достаточно высока, обречен на вымирание, если в его арсенале не окажется приспособлений, которые достаточно эффективно повысят коэффициент его размножения. Изменение соотношения полов в сторону преобладания самок относится к числу именно таких приспособлений, которые повышают интенсивность размножения популяции в целом без увеличения средней плодовитости самок.

Особенно жесткий отбор на плодовитость наблюдается у мелких беспозвоночных животных, для которых это направ-

ление отбора является одним из основных. И это вполне закономерно, так как на каждом этапе жизненного цикла огромное число особей мелких видов погибает как от биотических, так и в основном от абиотических факторов.

Эта убыль чаще всего компенсируется повышением плодовитости вида за счет интенсификации продуцирования зародышей (увеличение числа яиц, созревающих в яичниках, сокращение сроков развития особи и т.д.); тем не менее нередко реализуются и другие возможности повышения плодовитости вида уже на популяционном уровне, в том числе за счет изменения соотношения полов в сторону количественного преобладания самок.

У насекомых это последнее направление интенсификации размножения получило широкое распространение. В этой связи следует обратить внимание уже на то, что цитологическая картина определения пола у насекомых чрезвычайно разнообразна [White, 1954]. На основе этого разнообразия у насекомых реализуется переход к партеногенезу, обычно с более или менее закономерным чередованием партеногенетического и обоеполого циклов размножения (тли, орехотворки и др.), к личиночному размножению - педогенезу (некоторые галлицы, жуки-микромальтиды), к закономерной регуляции соотношения полов на основе перехода к общественному образу жизни (пчелы, муравьи, термиты и др.), к возникновению в популяциях так называемых "самочных" линий, когда часть самок вида продуцирует в последующих поколениях только самок, а часть - также и самцов (короеды, галлицы и др.); иногда процесс формирования соотношения полов в популяции усложняется наличием, кроме "самочных", также и "самцовых" линий. Наконец, у некоторых видов наблюдается постоянный сдвиг в соотношении полов в сторону существенного преобладания самок в каждом индивидуальном потомстве.

Последняя ситуация, когда общий сдвиг в соотношении полов в популяции проявляется в потомстве отдельных самок как сумма отклонений от нормы (1:1), несомненно, является исходной. Именно на этой первичной основе реализуются все другие упомянутые выше механизмы регуляции соотношения полов в популяциях различных групп насекомых. В частности, это было показано автором на примере галлиц [Мамаев, 1955], когда на основе сопоставления соотношения полов в популяциях этих насекомых, которое выявило существенное преобладание самок, и некоторых особенностей их экологии был сделан вывод о том, что семейство в целом эволюционирует в направлении перехода к партеногенетическому размножению. В дальнейшем это было подтверждено работами Николая [Nikolei, 1961], впервые открывшего у галлиц партеногенез, и Матушевского [Matuszewski, 1963] исследовавшего цитологию созревания неоплодотворенных яиц некоторых галлиц.

У представителей отряда перепончатокрылых процесс формирования соотношения полов в популяциях различных видов особенно сложен и интересен. Основой этого процесса в большинстве случаев служит развитие самцов из неоплодот-

воренных, а самок из оплодотворенных яиц. Накопленные факты свидетельствуют в пользу того, что определение пола происходит в момент откладки яйца оплодотворенной самкой и зависит от особенностей функционирования ее сперматеки, запаса спермиев, интенсивности откладки яиц и других факторов [Flanders, 1965; Викторов, 1976]. Таким образом, соотношение полов в потомстве каждой самки при аррентотокическом партеногенезе определяется соотношением отложенных ею оплодотворенных и неоплодотворенных яиц. Очевидно, что аррентотокия относится к числу весьма важных механизмов регуляции соотношения полов на популяционном уровне, так как при снижении процента самцов в популяциях некоторое количество самок размножается партеногенетически, что приводит к возрастанию численности самцов в последующем поколении вида. В результате соотношение полов возвращается к той норме, когда обеспечивается важное для процветания вида обоеполое размножение.

Внешние условия оказывают на этот процесс самое непосредственное влияние. В первую очередь это касается окружающей температуры [Bowen, Stern, 1966 и др.], что подтверждено лабораторными экспериментами и наблюдениями в естественных условиях. А.Ф. Сумарока [1967], например, установил, что в Кабардино-Балкарии в степной зоне средний процент самцов в популяциях паразита *Aphytis proclia* составляет 45%, в горных же местностях, где температурные условия более суровые, самцы составляют только 22-26,8% популяции. При значительном понижении температуры сперма в семеприемниках самки может погибнуть, и самки будут в дальнейшем продуцировать только самцов [De Bach, Rao, 1968]. Видимо, на соотношение полов будет влиять не только температура, но весь комплекс внешних условий [Flanders, 1965], в том числе, как это было сравнительно недавно установлено, такой фактор, как фотопериод [Noelscher, Vinson, 1971].

Кроме внешних физических факторов, на соотношение полов влияет размер хозяина. На крупных насекомых самки откладывают преимущественно оплодотворенные яйца, на мелких - неоплодотворенные.

В опытах Киси [Kishi, 1970] это было показано на *Dolichomitus* sp. - паразите личинок ксилофильных слоников. Если личинка слоника весила более 68 мг, на ней развивались самки; если вес личинки хозяина был менее 39 мг - самцы; при промежуточном весе личинок хозяина в потомстве развивались в разных пропорциях оба пола паразита. Этим автором методом перенесения яиц паразита с крупных личинок слоника на мелких и обратно было показано, что пол потомства в момент откладки яиц бывает уже детерминирован. Таким образом, оплодотворенные самки паразита в зависимости от размеров хозяина могут откладывать на него либо оплодотворенные, либо неоплодотворенные яйца или осуществлять смешанную по этому показателю откладку яиц.

Тот факт, что у самок паразитических перепончатокрылых имеется реакция на фактор обилия пищи, подтверждается и некоторыми другими наблюдениями. Так, например, было по-

казано, что на единичных особей хозяина некоторые паразиты откладывают почти исключительно неоплодотворенные яйца, тогда как самки, встретившие скопление из нескольких особей хозяина, переходят к откладке преимущественно оплодотворенных яиц [Aubert, 1954].

Видовая принадлежность насекомого, на котором паразитирует тот или иной вид перепончатокрылых, может также влиять на соотношение полов. Н.И. Кочетовой [1968] на примере *Anastatus disparis* Rusch. показано, что самки откладывают оплодотворенные яйца только на предпочитаемый вид хозяина (яйца непарного шелкопряда), на яйца других видов бабочек откладываются только неоплодотворенные яйца паразита.

В последнее время значительное внимание уделяется изучению влияния на соотношение полов плотности популяции родительского поколения паразитов. Г.А. Викторов и Н.И. Кочетова [1971] на основе собственных экспериментальных данных с учетом результатов некоторых ранее опубликованных работ [Wylie, 1966; Викторов, 1968] предполагают, что повышение процента неоплодотворенных яиц, откладываемых самками паразита, может быть вызвано их скученным содержанием в лабораторных условиях; очевидно, что и в естественных условиях плотность популяции заражающих самок может быть фактором, регулирующим соотношение полов потомства паразита. Существенную роль могут играть также следовые фермоны [Викторов, Кочетова, 1973].

Соотношение полов в отдельных последовательных кладках может изменяться в различные периоды жизни самки. Установлено, например, что в начальный период жизни самка *Microplitis croceipes* откладывает преимущественно оплодотворенные яйца, в связи с чем число самцов в потомстве в этот период почти вдвое меньше числа самок; к концу жизни численность самцов существенно возрастает и более чем втрое превышает численность самок [Lewis, Snow, 1971]. Некоторые авторы [Laing, Caltagirone, 1969], изучавшие аналогичные вопросы на примере *Naprobracon lineatellae*, приходят к выводу о том, что при однократном спаривании запас спермы у самки может затем уменьшиться настолько, что яйца к концу ее жизни будут откладываться неоплодотворенными, что приведет к резкому возрастанию процента самцов в потомстве.

По вопросу о механизмах формирования пола у паразитических перепончатокрылых семейства *Bethylidae* в литературе опубликованы противоречивые данные. Килер [Keeler, 1929a] обнаружил, что неоплодотворенные самки *Scleroderma immigrans* Bridw. в основном продуцируют самок. Бридвелл [Bridwell, 1929] считал причиной такого заключения неточную методику эксперимента и отнес *S. immigrans* Bridw. к партеногенетическим видам с типичной аррентокией. Эксперименты со *S. domestica* Klug. полностью подтвердили последнее заключение [Kühne, Becker, 1974], однако нельзя не отметить, что у представителей некоторых других родов *Bethylidae* (например, у *Prosierola* Kieff.) отмечена телиотокия [Evans, 1964].

Более подробные обзоры по биологии размножения паразитических перепончатокрылых, включая соотношение полов, в последнее время опубликованы Б.М. Чумаковой [1975], Г.А. Викторовой [1976] и Н.И. Кочетовой [1977], что дает нам возможность далее перейти непосредственно к анализу собственных материалов, которые частично уже были опубликованы [Мамаев, 1973б].

Важной особенностью разработанной нами методики является применение в качестве контейнера для жертвы мелких стеклянных пробирок, снижающих смертность потомства в процессе развития до минимума. В качестве объекта была использована туркменская муравьелтка. Экспериментальные особи туркменской муравьелтки были собраны весной 1970 г. в Марыйском районе Туркменской ССР. В значительных количествах самки этого вида встречались под корой усыхающих деревьев лоха, заселенных личинками усача *Xylotrechus grumi* Sem. Нередко около парализованной личинки находилось несколько самок, причем парализовывались обычно личинки мелких и средних размеров, длиной до 1,5 см. Самцы обнаружены не были, что сразу поставило вопрос о возможном резком преобладании самок в популяциях этого вида паразитических перепончатокрылых.

Поскольку было установлено, что наиболее успешно личинки муравьелтки развиваются на личинках златок, в дальнейшем в эксперименте был использован однотипный корм — зрелые личинки златки *Sphenoptera* sp. из корней пустынной солянки. Использование этого корма облегчало постановку эксперимента, так как личинки златки могли быть собраны в достаточном количестве. В ходе эксперимента личинка златки помещалась в стеклянную пробирку длиной 40 мм и диаметром 8 мм. Туда же вносились самка склеродермы, которая через несколько часов парализовала жертву. Затем она 2-3 дня питалась гемолимфой личинки и после этого откладывала яйца. После появления личинок первого возраста, обычно на 7-9-й день после подсаживания оплодотворенной самки, последняя переносилась в следующую пробирку, где в аналогичной ситуации производила вторую кладку яиц, и т.д. Пробирки были заткнуты плотной ватной пробкой. Кладки, при развитии которых была отмечена смертность личинок, выбраковывались. Причиной гибели в большинстве случаев служил грибок, вызывавший порозовение и смерть части личинок. Первоначально грибок развивался, видимо, в теле личинки златки, служившей кормом, так как она также приобретала розоватую окраску, причем все личинки паразита, еще не закончившие развития, погибали. Какой-либо избирательной смертности личинок отмечено не было.

В качестве исходных были использованы самки, развившиеся из кладки яиц одной родительской пары, причем подсаженные к ним самцы также в этом отношении были однотипны. Этим достигалась значительная однородность исходной экспериментальной серии самок. Перед началом эксперимента в течение суток самцы и самки содержались совместно в одной большой пробирке. Самцы весь этот период были актив-

Т а б л и ц а 2

Соотношение полов (самцы:самки) в последовательных кладках туркменской склеродермы

| Номер самки | Номер кладки | | | | | |
|-------------|--------------|-------|-------|-------|------|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 2:54 | 3:54 | 1:31 | 0:22 | 26:0 | - |
| 2 | 2:47 | 4:47 | 8:32 | 26:2 | 29:0 | - |
| 3 | 1:34 | 1:30 | 3:42 | 26:14 | 20:0 | - |
| 4 | 2:59 | 2:59 | 8:23 | 24:0 | 26:0 | - |
| 5 | 1:42 | 2:42 | 10:25 | 27:0 | 28:0 | - |
| 6 | 2:55 | 2:55 | 28:10 | 29:0 | 5:0 | 3:0 |
| 7 | 1:63 | 2:63 | 34:2 | 22:0 | 38:0 | - |
| 8 | 3:35 | 5:34 | 10:3 | - | 8:0 | - |
| 9 | 1:28 | 8:20 | 42:0 | 23:0 | - | - |
| 10 | 1:41 | 0:42 | 0:32 | - | - | - |
| 11 | - | 3:50 | - | 1:20 | 4:10 | - |
| 12 | 1:43 | 2:52 | 2:36 | 34:4 | 35:0 | - |
| 13 | 0:12 | 2:42 | 2:18 | 2:19 | 27:0 | - |
| 14 | 2:54 | - | 2:34 | 23:6 | 32:0 | - |
| 15 | 1:65 | 2:57 | 1:14 | 20:1 | - | - |
| 16 | 3:37 | 0:48 | 2:17 | - | 10:0 | - |
| 17 | 3:55 | 2:36 | 30:15 | 42:0 | 6:0 | 6:0 |
| 18 | 1:43 | 2:38 | 7:27 | - | 32:0 | - |
| 19 | 0:24 | 1:72 | 20:3 | 10:0 | 15:0 | - |
| 20 | 2:40 | 21:49 | 31:0 | 33:0 | 35:0 | - |
| 21 | 2:43 | 16:26 | 31:0 | 29:0 | 24:0 | - |
| 22 | 1:28 | 2:42 | 33:0 | 32:0 | 28:0 | - |
| 23 | 2:35 | 4:23 | 30:0 | 30:0 | 32:0 | - |
| 24 | 2:63 | 19:6 | 28:0 | 27:0 | 19:0 | - |
| 25 | 2:36 | 12:30 | 11:0 | 15:0 | - | - |

ны. В некоторых вариантах эксперимента были использованы неоплодотворенные самки.

Для того чтобы избежать побочных влияний на результаты эксперимента, условия содержания всех самок были уравнены и в отношении физических факторов были приближены к естественным. Во всех сериях хозяином служили личинки златок одинакового размера. Таким образом, основным фактором, влиявшим на соотношение полов в эксперименте, был жизненный ритм самки.

Наиболее подробная классификация факторов, влияющих на соотношение полов, опубликована Н.И. Кочетовой [1977]. В числе этих факторов были названы следующие: следы особей своего и других видов, взаимные контакты особей, количество предложенных хозяев, размеры хозяев, пол хозяина, стадия развития хозяина, вид хозяина, тип паразитизма, абиотические влияния, излишне частые копуляции, дифференциальная смертность.

Характеристику условий, влияющих на соотношение полов у муравьелоек, мы начнем с фактора, отсутствующего в

приведенной классификации, а именно с закономерного изменения соотношения самцов и самок в последовательных кладках. Действие этого фактора мы рассмотрим на примере конкретного эксперимента, проведенного на туркменской муравьелке, по описанной выше методике (табл. 2). В эксперименте было использовано 30 самок, однако 5 из них быстро погибли, поэтому в таблице учтены только 25 вариантов. Информативное значение этих данных достаточно велико, так как от каждой самки примерно в 80% случаев удалось получить до 5 последовательных кладок яиц.

Наибольший интерес представляет резкое преобладание самок в первой кладке, когда их плодовитость была максимальной. Во всех вариантах самок по сравнению с самцами было не менее чем в 10 раз больше. Весьма важно отметить, что механизмы регуляции пола при первой кладке яиц были весьма точными: в каждой кладке почти без исключений имелось не меньше одного, но и не более трех самцов, т.е. какой-то весьма низкий процент самцов в первой кладке обязательно сохранялся, причем независимо от числа самок, которых в норме развивалось от 30 до 60 экз. Только в двух случаях самцы в первой кладке отсутствовали полностью.

Во второй кладке соотношение неоплодотворенных и оплодотворенных яиц сохранилось примерно такое же, как и в первой. Однако в 20% вариантов (№ 9, 20, 21, 24, 25) уже во второй кладке яиц было отмечено существенное возрастание процента самцов. В одном варианте при отношении числа самцов к числу самок в первой кладке 2:63 во второй кладке оно резко изменилось на обратное - 19:6, таким образом из 25 яиц 19 были отложены неоплодотворенными и дали самцов.

В третьей кладке преобладание самцов стало правилом. В 60% вариантов процент самцов резко повысился, причем в 24% вариантов самки полностью исчезли, и все особи, развивавшиеся из третьей кладки, были самцами. При этом практически во всех случаях проявилась тенденция к заметному снижению плодовитости самок (в среднем на 15-20%) по сравнению с уровнем плодовитости в период основания первой кладки. В четвертой кладке только в 30% вариантов сохранился тот или иной процент самок, причем нередко число самок измерялось всего несколькими экземплярами при подавляющем преобладании самцов. Тенденция к общему снижению плодовитости продолжала развиваться, хотя нельзя не отметить, что примерно в 25% вариантов (№ 20-25) вслед за определенным снижением плодовитости и полным исчезновением самок, что имело место в третьей кладке, наступила стабилизация плодовитости, и четвертая кладка в этих вариантах количественно практически не отличалась от третьей. В этот период самки-основательницы начали отмирать: их смертность достигла 16%.

В пятой кладке тенденция к преобладанию самцов достигла завершающей стадии: в 20 вариантах из отложенных яиц развились самцы и лишь в одном варианте при весьма низкой плодовитости самки-основательницы соотношение полов составляло 4:10. Большинство самок после пятой кладки по-

Т а б л и ц а 3

Соотношение полов (самцы:самки) в последовательных кладках "медленного" варианта опыта

| Номер самки | Номер кладки | | | Номер самки | Номер кладки | | |
|-------------|--------------|-------|------|-------------|--------------|-------|------|
| | 1 | 2 | 3 | | 1 | 2 | 3 |
| 1 | 1:60 | 3:78 | 67:0 | 6 | - | 53:16 | 60:0 |
| 2 | 2:91 | 6:85 | 58:0 | 7 | 1:71 | 59:47 | 45:8 |
| 3 | 2:77 | 17:84 | 62:0 | 8 | 1:89 | 60:0 | 58:0 |
| 4 | 2:91 | 16:85 | 60:0 | 9 | - | 70:0 | - |
| 5 | 3:109 | 41:35 | 61:0 | 10 | 2:77 | 63:0 | 55:0 |

гибло. Шестую кладку произвели только две самки. Только в одном случае самка осуществила 7 последовательных циклов размножения. Начиная с четвертой кладки, она продуцировала только самцов, причем ее плодовитость была весьма низкой.

Таким образом, анализируя соотношение полов в первой кладке оплодотворенных самок, можно прийти к выводу, что в типичном случае из общего числа в 30-60 яиц не менее одного, но и не более трех яиц откладываются самкой в неоплодотворенном состоянии, несмотря на достаточный запас спермы.

Эта пропорция регулируется настолько точно, что была воспроизведена в значительном проценте случаев и во второй кладке, которая осуществлялась через 10-11 дней после первой. Именно такое соотношение полов, если учесть особенности биологии вида, обеспечивает наиболее высокую интенсивность его размножения, не нарушая стабильности обоеполого размножения.

Однако затем, главным образом во время третьей кладки, правило подавляющего преобладания самок нарушается, и в значительном проценте появляются самцы. Это промежуточное состояние наблюдается только один раз, так как в следующей кладке оплодотворенные яйца, дающие самок, полностью отсутствуют. Таким образом, сначала самки начинают откладывать значительно большее количество неоплодотворенных яиц, а при следующей кладке переходят к полному партеногенезу. Для подтверждения этих результатов в дальнейшем было проведено 4 таких же эксперимента с использованием в каждом 30 самок туркменской склеродермы. Общая тенденция к закономерному изменению соотношения полов в последовательных кладках подтвердилась.

На основе изложенных данных было сделано предположение, что у самок муравьятелок запас спермы в семеприемнике достаточен для оплодотворения яиц только на протяжении двух первых кладок. С 3-й кладки он истощается, и самка начинает откладывать значительное число неоплодотворенных яиц, а в 4-й кладке все яйца, как правило, откладываются неоплодотворенными [Мамаев, 1973б]. Последующие экспери-

менты показали, однако, что закономерности здесь несколько сложнее.

Необходимо прежде всего обратить внимание на то, что в эксперименте самки приступали к очередной кладке примерно через 10-15 дней после завершения предыдущей, тогда как в природных условиях, оставаясь с потомством на весь срок его развития, они находят новую жертву и основывают последующую кладку через 35-40 дней. Поэтому было решено провести эксперимент (табл. 3), в котором самки переносились на следующую жертву не через 7-10 дней, а через 26-28 дней, которые они проводили вместе со своим потомством.

Из-за отсутствия в этот период личинок златок опыт был проведен на крупных личинках дровосеков. Для контроля была проведена также "быстрая" серия на личинках дровосеков, при которой самки отсаживались на новую жертву через 10 дней после очередной кладки. Результаты были такие же, как на личинках златок (см. выше). Таким образом, смена жертвы не должна была влиять на полученные результаты.

Первый факт, обращающий на себя внимание в "медленной" серии, - нарушение исходного соотношения полов уже во второй кладке (т.е. примерно через 50 дней после отрождения самки) и полное доминирование самцов в 3-й кладке (т.е. примерно через 2,5 мес. после отрождения самки). Не исключено поэтому, что закономерное изменение соотношения полов в эксперименте зависит от продолжительности предшествующей жизни самок. Возможно, что самки, прожившие 1,5-2,5 мес., в силу каких-то причин начинают откладывать неоплодотворенные яйца и продуцируют в основном самцов.

Последующие более строгие эксперименты помогут ответить на вопрос о причинах отмеченных выше закономерностей. В связи с этим определенного внимания заслуживают некоторые предварительные итоги поставленных нами опытов.

Оказалось, например, что если в серии с ускоренной откладкой яиц каждый раз перед очередной кладкой помещать самку на одни сутки в пробирку с самцами, то в 4-й кладке таких самок в 40% случаев (15 повторностей) сохраняется такое же соотношение полов, как в 1-й кладке (2-3 самца на 22-44 самки). Без промежуточных оплодотворений исходное соотношение полов в 4-й кладке сохранялось лишь в 12% вариантов (табл. 2).

Если оплодотворенную самку содержать 1,5 мес. без контакта с жертвой, а затем получить от нее 1-ю кладку, число самцов в этой кладке будет таким же, как в первой кладке самок, сразу же приступивших к размножению, т.е. окажется в пределах 1-3 экз.

Заслуживают определенного интереса эксперименты с неоплодотворенными самками, которые, как уже упоминалось, продуцируют только самцов. Если после первой кладки поместить таких самок в пробирку с самцами, то их вторая кладка в большинстве случаев будет состоять как из неоплодотворенных, так и из оплодотворенных яиц. При этом соотношение полов может быть самым различным. По своим характеристикам вторая кладка таких самок (табл. 4) сход-

Т а б л и ц а 4

Соотношение полов (самцы : самки) в кладках изначально неоплодотворенных самок после последующего оплодотворения

| Время оплодотворения | Номер самок | | | | | | | | | |
|----------------------|-------------|-------|------|------|------|-------|-------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| Перед 2-й кладкой | 2:8 | 4:68 | 4:6 | 7:17 | 8:48 | 15:56 | 19:25 | 49:2 | 28:0 | 40:0 |
| Перед 3-й кладкой | 2:14 | 15:11 | 73:3 | 14:0 | 28:0 | 38:0 | 46:0 | 47:0 | 47:0 | 50:0 |

на с 3-й кладкой самок, оплодотворенных нормально, т.е. перед 1-й кладкой (табл. 2).

Если же в аналогичные условия поместить неоплодотворенных самок, осуществивших две кладки, то в их 3-й кладке наступают лишь незначительные изменения: 7 самок из 10 продолжают продуцировать только самцов, т.е., несмотря на копуляции, оказываются неспособными продуцировать самок (табл. 4).

Из других факторов, которые могут влиять на соотношение полов у паразитических перепончатокрылых, заслуживают внимания размеры хозяина и групповое поселение паразита. В опытах на очень крупных личинках златок *Eurythurea oxiana* Sem. и на очень мелких личинках *Anthaxia* sp. в значительных сериях выявилось, что в 1-й кладке на крупной жертве откладываются 3 неоплодотворенных яйца, а на мелкой жертве только одно. По-видимому, инстинктивные механизмы обеспечивают в 1-й кладке соотношение 1 самец примерно на 30 самок. Если размеры жертвы не позволяют отложить на нее более 20 яиц, то в такой кладке, как правило, будет только 1 неоплодотворенное яйцо; если от 30 до 70 яиц, то неоплодотворенных среди них будет 2; как уже упоминалось, 3 неоплодотворенных яйца откладываются на очень крупную жертву, когда общее число яиц в кладке приближается к 100.

Контакты между особями, когда на одной жертве поселяются несколько самок муравьелки, также незначительно повышают число яиц, откладываемых неоплодотворенными. Одиночные самки на крупных личинках златок откладывают в первой кладке, как уже отмечалось, 3 неоплодотворенных яйца. Если на такую же личинку поместить 2 самки муравьелки, то они отложат от 7 до 16 неоплодотворенных яиц, в среднем 6 неоплодотворенных яиц в расчете на 1 самку. Если на аналогичную личинку златки выпустить одновременно 6 самок муравьелки, то общее число неоплодотворенных яиц, отложенных этими самками, будет колебаться от 29 до 45, что в среднем составит также 6 таких яиц на 1 самку-основательницу. Таким образом, некоторое достоверное возрастание числа самцов в первой кладке является следствием наличия факта контактов между особями, независимо от того, сколько особей такие контакты осуществляют (при низкой плотности паразита).

нами достоверно зарегистрирован также факт откладки одного-двух неоплодотворенных яиц в числе первых 5-8 яиц, отложенных самкой. Это легко подтверждается, если самку удалить с жертвы в самом начале яйцекладки и определить соотношение полов в той части кладки, которая уже сделана.

Вид хозяина, если размеры жертвы одинаковы и она благоприятна для развития муравьетелки, и стадия его развития (личинка или куколка) не оказывают влияния на те закономерности изменения в соотношении полов, которые были отмечены выше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В СССР (Туркмении, Азербайджане и Крыму) зарегистрированы 3 вида муравьетелок, два из которых идентифицированы как *Scleroderma domestica* Klug. и *S. turkmenica* Mam. et Krav. Видам свойствен полиморфизм.

Соотношение полов в последовательных кладках туркменской муравьетелки было исследовано экспериментально. Оказалось, что самки *S. turkmenica* Mam. et Krav. в случае оплодотворения перед началом откладки яиц производят две первые кладки, состоящие в основном из оплодотворенных яиц, в результате чего число самок, развивающихся из этих кладок, в среднем в 20 раз больше числа самцов. В 3-4-й (а иногда уже во 2-й) кладках процент неоплодотворенных яиц, развивающихся в самцов, возрастает, 5-я кладка в большинстве случаев состоит только из неоплодотворенных яиц. Нормальное для вида соотношение полов с резким преобладанием самок в последовательных кладках может сохраняться только в случае многократного оплодотворения самки-основательницы на протяжении ее жизненного цикла.

Видовая принадлежность пригодного хозяина и стадия его развития не оказывают существенного влияния на соотношение полов.

Число яиц в кладке пропорционально размерам хозяина при максимуме 100-110 штук.

Виды рода *Scleroderma* Latr. считаются перспективными в борьбе с разрушителями древесины в районах с достаточно теплым климатом - жарким летом и мягкой зимой.

- Литература

Викторов Г.А. Влияние плотности популяции на соотношение полов у *Trissolcus grandis* Thoms. (Hymenoptera, Scelionidae). - Зоол. журн., 1968, 47, с. 1035-1039.

Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976.

Викторов Г.А., Кочетова Н.И. Значение плотности популяции в регуляции соотношения полов у *Trissolcus volgensis* (Hymenoptera, Scelionidae). - Зоол. журн., 1971, 50, с.1753-1755.

Викторов Г.А., Кочетова Н.И. Роль следовых феромонов в регуляции соотношения полов у *Trissolcus grandis* (Hymenoptera, Scelionidae). - Журн. общ. биол., 1973, 34, 4, с. 559-562.

Кочетова Н.И. Соотношение полов у *Anastatus disparis* Rusch. (Hymenoptera, Eupelmidae) при развитии его на разных хозяевах. - Зоол. журн., 1968, 47, с. 1572-1574.

Кочетова Н.И. Факторы, определяющие соотношение полов у некоторых перепончатокрылых-энтомофагов (Hymenoptera). - Энт. мол. обозр., 1977, 56, с. 141-147.

Мамаев Б.М. Соотношение полов и возможность партеногенеза у галлиц (Itonididae, Diptera). - Зоол. журн., 1955, 34, с. 564-569.

Мамаев Б.М. Энтомофаг против стволовых вредителей. - Защита растений, 1973а, 1, с. 42.

Мамаев Б.М. Экспериментальное изучение соотношения полов у *Scleroderma turkmenica* (Hymenoptera, Bethylidae). - Зоол. журн., 1937б, 52, 5, с. 777-780.

Мамаев Б.М., Кравченко М.А. Морфологические особенности, полиморфизм и экология нового вида паразитических перепончатокрылых *Scleroderma turkmenica* Mamaev et Kravchenko sp. n. (Hymenoptera, Bethylidae). - Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1973, 1, с. 42-47.

Северцов С.А. О вымирании животных в борьбе за существование. - В кн.: Проблемы экологии животных, т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 97-136.

Сумарока А.Ф. Факторы, влияющие на соотношение полов у *Aphytis proclia* Wic. (Hymenoptera, Aphelinidae) - наружного паразита калифорнийской щитовки. - Энт. мол. обозр., 1967, 46, с. 299-310.

Чумакова Б.М. Отличительные черты биологии размножения паразитических перепончатокрылых. - Труды ВНИИ защиты растений, 1975, 44, с. 166-250.

Aubert J.F. Observations préliminaires sur le déterminisme du sexe chez quelques Ichneumonides pimelines élevées dans les nymphes de *Tenebrio molitor* L. - Rév. pathol. végét. et entomol. agr. France, 1954, 32, p. 102-107.

Bowen W.R., Stern V.M. Effect of temperature on the production of males and sexual mosaics in a uniparental race of *Trichogramma semifundum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1966, 59, p. 823-834.

Bridwell I.C. Thelytoky or arrhenotoky in *Scleroderma* immigrants. - Psyche, 1929, 36, p. 119-120.

De Bach P., Rao S.V. Transformation of inseminated females of *Aphytis lingnanensis* into factitious virgins by low temperature treatment. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1968, 61, p. 332-333.

Dominik J. Badania nad rozwojem *Sclerodermus domesticus* Klug. (Bethylidae, Hymenoptera) oraz nad mozliwoscia jego wykorzystania w biologicznym zwalczaniu owadów niszczącach drewniane budowie i wyroby z drewna. - Folia forest. pol. B, 1971, 10, p. 73-86.

Evans H.E. A synopsis of the American Bethylidae (Hymenoptera, Aculeata). - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 1964, 132, p. 222.

Flanders S.E. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. - Amer. Natur., 1965, 99, p. 489-494.

Hoelscher C.E., Vinson S.B. The sex ratio of a hymenopterous parasitoid, *Camponotus perdistinctus*, as affected by

photoperiod, mating, and temperature. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1971, 64, p. 1373-1376.

Keeler C.E. Thelytocy in *Scleroderma immigrans*. - Psyche, 1929a, 36, p. 41-44.

Keeler C.E. Critical data upon thelytoky in *Scleroderma immigrans*. - Psyche, 1929b, 36, p. 121-122.

Kieffer J. Hymenoptera, Bethyridae. - Tierreich, 1914, Lief. 41.

Kishi X. Difference in the sex ratio of pine bark weevil parasite, *Dolichomus* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae), emerging from different host species. - Appl. Entomol. and Zool., 1970, 5, p. 126-132.

Kühne H., Becker G. Zur Biologie und Ökologie von *Scleroderma domesticum* Latreille (Hymenoptera, Bethyridae) einem Parasiten holzzerstörenden Insektenlarven. - Z. angew. Entomol., 1974, 46, 3, S. 278-303.

Laing D.R., Caltagirone L.E. Biology of *Habrobracon Imeatellae* (Hymenoptera, Braconidae). - Canad. Entomol., 1969, 101, p. 135-142.

Lewis W.J., Snow J.W. Fecundity, sex ratios, and egg distribution by *Microplitis croceipes*, a parasite of *Heliothrips*. - J. Econ. Entomol., 1971, 64, p. 6-8.

Matuszewski B. Sex ratio and mode of reproduction in *Mikiola fagi* Hart. (Cecidomyiidae, Diptera). - Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. biol., 1963, 11, p. 141-144.

Nikolei E. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzung heterogoner Gallmücken unter experimentellen Bedingungen. - Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1961, 50, S. 281-329.

Walker L. Effect of population density on the viability and fecundity in *Nasenia vitripennis* Walker (Hymenoptera, Pteromalidae). - Ecology, 1963, 48, p. 294-301.

Wheeler W.M. The Social Insects: Their Origin and Evolution. New York: Harcourt+Brace, 1928.

White J.D. Animal Cytology and Evolution. London, 1954.

Wylie H.G. Some mechanisms that affect the sex ratio of *Nasenia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera, Pteromalidae) reared from superparasitized housefly pupae. - Canad. Entomol., 1966, 93, p. 645-653.

МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА RHIZOPHAGUS HBST. И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЭТОГО РОДА В СВЕТЕ ИЗУЧЕНИЯ ЛИЧИНОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ

В. А. Потоцкая

Род *Rhizophagus* Hbst. представлен в Советском Союзе 16 видами [Якобсон, 1913], обитающими (за исключением *Rh. parallelocolis* Gyll.) в ходах короедов.

По данным многих авторов, у личинок *Rhizophagus* ярко проявляются элементы хищничества, а некоторые из них являются активными энтомофагами, способными воздействовать на численность вредных насекомых. Еще Перри [Perris, 1877] указывал, что личинки различных видов *Rhizophagus* питаются личинками короедов и экскрементами. По данным В.И. Гусева [1928], личинки *Rh. depressus* F. уничтожают личинок *Ips acuminatus* Gyll. и *I. sexdentatus* Boern. Не менее тесно, по мнению Сааласа [Saalas, 1917], связаны с короedами личинки *Rh. dispar* Pk., хотя они могут встречаться также под корой деревьев и пней, где ходы короедов отсутствуют [Saalas, 1917; Nuorteva, 1956]. Как правило, имаго и личинки *Rhizophagus* не проявляют приуроченности к определенному виду жертвы и встречаются в ходах многих видов короедов. Единственным известным исключением в этом плане является монофаг *Rh. grandis* Gyll., строго приуроченный к ходам большого елового лубоеда *Dendroctonus micans* Kug. Личинки *Rh. grandis* питаются личинками, куколками и жуками вышеупомянутого вредителя и (вместе с имаго) способны контролировать его численность [Saalas, 1917; Кобахидзе, Супаташвили, 1967]. Однако морфология личинок *Rhizophagus* до сих пор изучена недостаточно. В настоящее время известны личинки только для семи видов этого рода - *Rh. aeneus* Richt., *Rh. bipustulatus* F., *Rh. depressus* F., *Rh. dispar* Pk., *Rh. ferrugineus* L., *Rh. grandis* Gyll., *Rh. nitidulus* F., причем степень изученности морфологии этих личинок неодинакова. Так, описания *Rh. nitidulus* F. и *Rh. dispar* Pk., сделанные Перри [Perris, 1877], устарели, поскольку автор не использует ряда признаков, необходимых для точной идентификации видов.

Описания *Rh. grandis* Gyll. и *Rh. ferrugineus* L., сделанные Сааласом [Saalas, 1917, 1923], очень кратки и к тому же плохо иллюстрированы, а сделанные им определительные таблицы личинок Nitidulidae, включающие *Rh. nitidulus* F., *Rh. dispar* Pk., *Rh. grandis* Gyll., *Rh. ferrugineus* L., содержат признаки, характерные не только для упомянутых личинок, но и для личинок других видов *Rhizophagus*. Помимо вышеперечисленных работ, отрывочные сведения по морфологии и рисунки личинки *Rh. grandis* можно найти в монографии Бевинга и Крайхеда [Böving,

Craighead, 1931]]. В статье Н.Б. Никитского [1976] приведена определенная таблица для личинок *Rh. aeneus* Richt., *Rh. depressus* F., *Rh. nitidulus* F. и *Rh. bipustulatus* F. Наконец, в монографии Б.М. Мамаева, Н.П. Кривошеиной и В.А. Потоцкой [1977] имеются краткие сведения по морфологии и экологии, а также определительная таблица для личинок *Rh. aeneus* Richt., *Rh. depressus* F., *Rh. dispar* Pk., *Rh. nitidulus* F. и *Rh. grandis* Gyll. К сожалению, объем монографии не позволил дать подробные морфологические описания, поэтому в настоящей работе представляется целесообразным дать не только описание ранее неизвестных личинок *Rhizophaqus*, но и включить в нее сведения по морфологии личинок вышеперечисленных видов. Приводимые ниже описания личинок основаны на изучении фиксированных личинок и экзубиев. Личинки доведены до имагинальной стадии. Имаго определены автором, а также Елинеком (Jelinek, Прага) и Н.Б. Никитским, которым автор выражает искреннюю признательность.

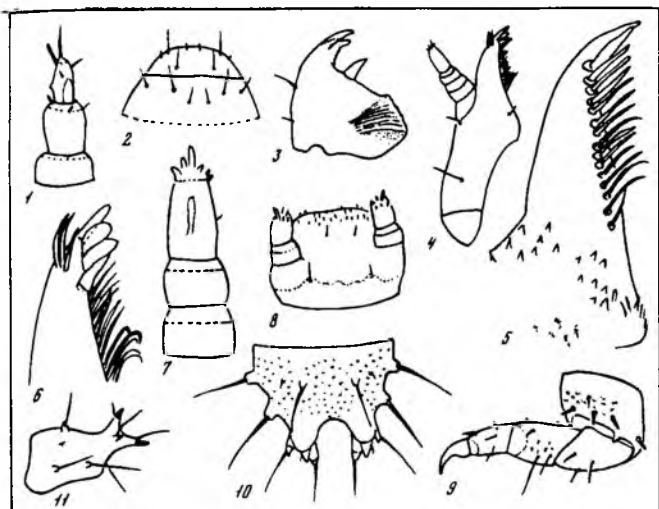
RHIZOPHAGUS PICIPES OL.

Длина личинки последнего возраста около 5 мм. Тело удлинненное, слабо дорсовентрально уплощенное, со слабо и равномерно склеротизованными тергитами и несклеротизованными стернитами. Все щетинки на голове и теле простые.

Голова поперечная, с равномерно округлыми боковыми сторонами. Лобные швы доходят до заднего края головы и образуют лировидный рисунок. С каждой стороны головы по 4 глазка. Как правило, 3 из них образуют прямую линию, а 4-й расположен под глазком, ближайшим к средней линии тела. Однако расположение глазков сильно варьирует, а в ряде случаев даже у вполне склеротизованных личинок глазки могут вообще отсутствовать, вследствие чего они не могут служить диагностическим признаком.

Усики (рис. 1,1) трехчлениковые, расположены на явственных усиковых бугорках. Все членики усиков цилиндрические. 1-й поперечный в 1,7 раза короче 2-го. 2-й и 3-й членики усиков удлиненные, 2-й немного длиннее 3-го. 2-й членик массивный, длина его в 1,4 раза больше ширины, несет на вентральной поверхности близ вершины одну крупную удлиненную сенсиллу, длина которой вдвое меньше длины 3-го членика усиков. 3-й членик усиков оканчивается очень длинной стилетовидной сенсиллой и несет близ вершины пальцевидную сенсиллу. Пальцевидная сенсилла примерно в 1,5 раза короче стилетовидной. Длина 3-го членика в 3 раза больше, чем ширина у основания.

Верхняя губа (рис. 1,2) поперечная, с округлым передним краем, несущим 2 щетинки. Помимо этого, верхняя губа несет поперечный ряд из четырех щетинок, расположенный ближе к заднему краю. Две срединные щетинки этого ряда крупные, две боковые - очень мелкие. Еще две крупные щетинки расположены близ заднего края верхней губы.



Р и с. 1. Детали строения *Rhizophagus picipes* Ol.

1 - усик; 2 - верхняя губа, наличник; 3 - левая мандибула; 4 - максилла; 5 - мала, вентральная сторона; 6 - вершина малы, дорсальная сторона; 7 - максиллярный щупик; 8 - прементум; 9 - передняя нога; 10 - 9-й тергит брюшка, сверху; 11 - то же, сбоку

Наличник (рис. 1,2) не отделяется швом от лобной пластинки, несет, несколько отступя от переднего края, поперечный ряд из четырех щетинок. Две срединные щетинки этого ряда крупные, две боковые - значительно короче срединных. Еще две мелкие щетинки расположены в средней части наличника.

Мандибулы (рис. 1,3) двувершинные, нижний зубец короче верхнего, массивные, сильно склеротизованные, асимметричные, с предвершинным зубцом. Левая мандибула зазубрена ниже этого зубца, правая без зазубренного участка. Моллярная часть мандибул явственно расширена, несет ряды мелких гранул. Имеется простека. Она имеет вид полупрозрачного зубца.

Максиллы (рис. 1,4) с маленьким треугольником кардо. Стипес удлинённый, массивный, сливается с малой, несет в нижней трети дорсальной поверхности крупную щетинку. Мала клювовидная, с сильно склеротизованным вершинным зубцом, тремя крупными полупрозрачными зубцами одинакового размера и тремя стилетовидными щетинками на вершине (рис. 1,6). Вентральная сторона жевательного края малы несет продольный ряд из 15-16 постепенно утончающихся щетинок (рис. 1,5). На вентральной стороне максилл близ отхождения нижнечелюстного щупика и у основания малы расположены два небольших поля микроскопических зубчиков. Нижнечелюстные щупики (рис. 1,7) трехчлениковые. 1-й и 2-й членики слабо поперечные, цилиндрические, 3-й удлинен-

ный, немного суживается к вершине, длина его в 1,7 раза больше ширины у основания. 1-й членик чуть шире 2-го, примерно равен ему по длине и в 2,3 раза короче 3-го членика.

Нижняя губа. Субментум трапециевидный, в средней части боковых краев несет по одной щетинке. Ментум удлинненный, с двумя щетинками в средней части, от субментума отделен явственным швом. Прементум (рис. 1,8) поперечный, с двумя щетинками на переднем крае. Язычок поперечный, чуть короче нижнегубных щупиков, несет на переднем крае многочисленные микроскопические волоски. Нижнегубные щупики двучлениковые. 1-й членик поперечный, цилиндрический, в 1,5 раза короче 2-го. 2-й членик удлинненный, цилиндрический, несет на вершине многочисленные микроскопические сенсориллы, одна из которых (наружная) явственно крупнее остальных.

Гула поперечная, трапециевидная, отделенная от субментума перегибом.

Грудь. Тергиты передне-, средне- и заднегруди гладкие, разделены пополам малозаметным продольным швом. Боковые стороны 1-го тергита груди несут по 5 крупных щетинок. Боковые стороны 2-го и 3-го грудных тергитов несут по 2 крупные щетинки, две щетинки меньшего размера расположены в средней части тергитов. Помимо этого, передняя треть и боковые стороны 2-го и 3-го тергитов груди несут микроскопические гранулы. Стерниты груди не склеротизованы.

Ноги (рис. 1,9). Все 3 пары ног сходны по строению, 4-члениковые. Тазик массивный, несет на внутренней поверхности многочисленные короткие ряды микроскопических волосков, а над местом причленения вертлуга - ряд из четырех крупных шипиков, три из которых располагаются на равном расстоянии друг от друга, а четвертый отделен от них склеротизованным зубцом. Вертлуг треугольный, с тремя короткими щетинками в средней части. Бедро короткое, расширяющееся к вершине, с редкими короткими рядами микроскопических волосков, несет на верхнем крае 2 мелкие щетинки, на нижнем - 2 крупные, а в середине внутренней поверхности - 1 короткую щетинку. Голенелепка короткая, суживающаяся к вершине, с кольцом из шести коротких щетинок в средней части и одной короткой щетинкой на вершине, над местом причленения коготка. Коготок простой, сильно изогнутый, с явственно расширенным основанием, примерно в 1,5 раза короче голенелепки.

Брюшко. 1-8-й сегменты брюшка сходны по строению и несут очень мелкие гранулы, расположенные в передней трети и на боковых краях тергитов. Помимо этого, в передней трети тергитов расположен поперечный ряд из шести очень мелких щетинконосных малозаметных бугорков, а в задней трети - поперечный ряд из четырех очень крупных щетинок. Щетинки заднего ряда по меньшей мере в 7 раз длиннее щетинок переднего ряда. Стигмы свободные, овальные, чуть возвышаются над поверхностью тела. Гипоплевры в виде несклеротизованного бугорка, несущего одну крупную щетинку. Стерниты брюшка не склеротизованы, несут с каждой

стороны в нижней трети, ближе к задним углам, по одной крупной и одной мелкой щетине.

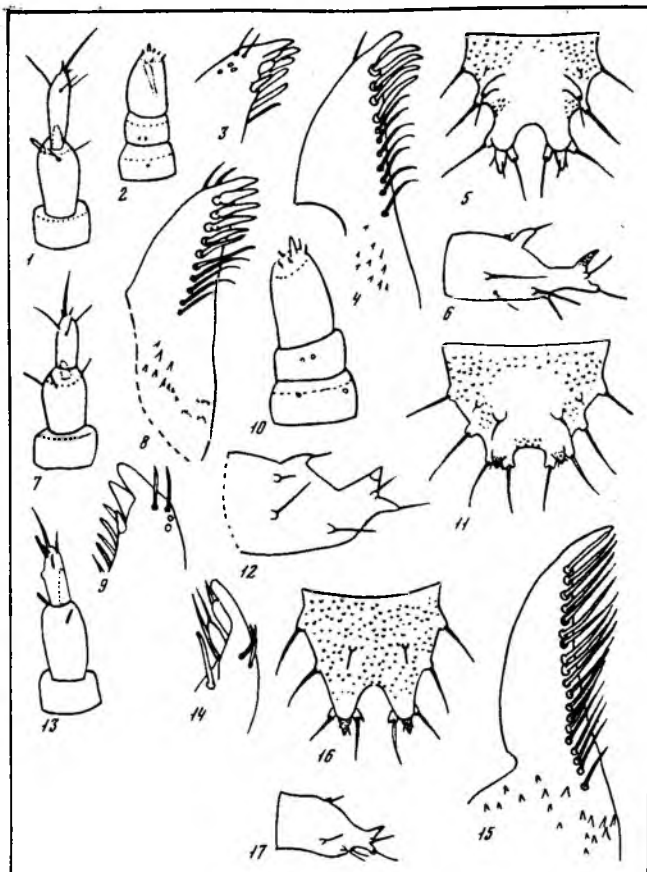
9-й тергит брюшка, за исключением урогомф, в мелких гранулах несет на каждом из боковых краев по два крупных щетинконосных бугорка, один из которых находится в верхней трети бокового края, а другой — чуть выше уровня урогомф. В средней части 9-го тергита брюшка расположен поперечный ряд из четырех щетинконосных бугорков, два из которых (срединные) крупные, склеротизованные, островершинные, с длинной щетинкой чуть ниже вершины, а два (боковые) очень мелкие, несклеротизованные, с едва заметной щетинкой. 9-й стернит брюшка несет в средней части нижней трети две крупные щетинки (рис. 1,10).

Урогомфы (рис. 1,10,11) трехветвистые, удлинённые, направлены вверх. Все ветви урогомф одновершинные, оканчиваются склеротизованным зубцом и предвершинной щетинкой. Щетинки на верхних ветвях мелкие, на боковых и нижних — крупные. Верхние и нижние ветви урогомф хорошо развиты, склеротизованные зубцы на их вершине крупные. Нижние ветви длиннее верхних (рис. 1,11), слегка изогнуты навстречу друг другу. Боковые ветви урогомф слабо развиты и имеют вид небольших конусов. Вентральная поверхность урогомф у основания несет по одной крупной щетинке. Вырезка между урогомфами удлинённая, примерно равна по ширине урогомфе.

Серия личинок этого вида найдена 9.VII.70 в Убинском лесничестве Краснодарского края в разлагающейся древесине бука.

RH. BRANCSIKI RTT.

Длина личинок последнего возраста около 4 мм. В отличие от *Rh. picipes* у личинки описываемого вида 1-й членик усиков (рис. 2,1) в 2,4 раза короче 2-го, а 2-й равен по длине 3-му. Длина 2-го членика усиков вдвое больше, чем ширина у основания. Крупная сенсилла на вершине 2-го членика усиков втрое короче 3-го членика. 3-й членик слегка расширяется к вершине, без пальцевидной сенсиллы на вершине. Длина его в 6 раз больше, чем ширина у основания. Вершина малая, помимо склеротизованного вершинного зубца, несет 3 полупрозрачных зубца и 2 щетинки (рис. 2,3). Продольный ряд на вентральной стороне жевательного края малый состоит из 11 щетинок: четырех толстых и семи тонких (рис. 2,4). 3-й членик нижнечелюстных щупиков массивный, короткий; отношение длины членика к ширине у основания 1,4 (рис. 2,2). Гранулы на тергитах брюшка слабо выражены, имеются только на боковых сторонах тергитов или тергиты вообще гладкие. Хетотаксия тергитов брюшка, как у *Rh. puncticollis*. 9-й тергит брюшка несет в средней части два очень крупных щетинконосных бугорка, равных по размерам верхним ветвям урогомф, и два маленьких щетинконосных бугорка, расположенных несколько более латерально и ближе к переднему краю тергита (рис. 2,5). Гранулы на



Р и с. 2. Детали строения *Rhizophagus brancsiki* Rtt. (1-6), *Rh. parvulus* Pk. (7-12), *Rh. puncticollis* C. Sahlb. (13-17)

1, 7, 13 - усик; 2, 10 - максиллярный щупик; 3, 9, 14 - вершина малы, дорсальная сторона; 4, 8, 15 - мала, вентральная сторона; 5, 11, 16 - 9-й тергит брюшка, сверху; 6, 12, 17 - то же, сбоку

9-м тергите брюшка расположены на его передних углах и в промежутке между задними боковыми бугорками и урогомфами. Урогомфы (рис. 2, 5, 6) параллельны продольной оси тела. Нижние и боковые ветви их мясистые. Нижние немного короче верхних, почти цилиндрические, изогнуты навстречу друг другу. Боковые в виде коротких усеченных конусов. Ствол урогомф явственный.

4 личинки этого вида найдены 23.VII.70 в Убинском лесничестве Краснодарского края в разлагающейся древесине осины.

RH. PARVULUS PK.

Длина личинки последнего возраста около 4 мм. В отличие от *Rh. picipes* у описываемого вида длина 2-го членика усиков в 1,7 раза превышает ширину у основания. Крупная сенсилла на вершине 2-го членика короткая, втрое короче 3-го членика. 3-й членик усиков без пальцевидной сенсиллы на вершине, длина его в 2,4 раза больше ширины у основания (рис. 2,7). Вершина малы (рис. 2,8), помимо склеротизованного вершинного зубца, несет 2 полупрозрачных зубца - передний крупный и задний маленький и две щетинки. Продольный ряд близ жевательного края малы состоит из десяти щетинок - пяти толстых и пяти тонких (рис. 2,8). 3-й членик нижнечелюстных щупиков (рис. 2,10) короткий, массивный. Отношение длины членика к ширине у основания 1,2. Передняя треть тергитов брюшка покрыта мелкими гранулами. Хетотаксия брюшка, как у *Rh. puncticollis*. Гранулы на 9-м тергите брюшка отсутствуют в средней части тергита и на урогомфах. Урогомфы изогнуты кверху (рис. 2,12), короткие, поперечные, в 5 раз короче 9-го сегмента брюшка (рис. 2,11). Вырезка между ними поперечная или самое большее равной длины и ширины. Все 3 ветви урогомфа примерно равной длины. Боковые ветви в виде притупленного мясистого конуса, нижние ветви - мясистые, раздвоенные на вершине.

Многочисленные серии личинок этого вида найдены 2-10.VII.74 под корой березы в окрестностях поселка Иштии-Хем Тувинской АССР.

RH.PUNCTICOLLIS C.SAHLB.

Длина личинки последнего возраста около 6 мм. В отличие от *Rh. picipes* у описываемого вида 1-й членик усиков в 2,2 раза короче 2-го. 2-й членик усиков удлинённый, длина его в 2,2 раза больше ширины. Крупная сенсилла на вершине 2-го членика в 1,6 раза короче 3-го членика усиков. Пальцевидная сенсилла на вершине 3-го членика усиков в 2 раза короче стилетовидной (рис. 2,13). Вершина малы, помимо склеротизованного вершинного субца, несет 2 полупрозрачных зубца, 1 полупрозрачный шипик и 2 крупные щетинки (рис. 2,14). Продольный ряд на вентральной стороне малы состоит из 19 щетинок (рис. 2,15). Гранулы на 1-8-м тергитах брюшка доходят до заднего ряда щетинок.

В передней трети тергитов имеется лишь малозаметный поперечный ряд из шести очень мелких щетинок, а в задней трети - поперечный ряд из шести щетинок - четырех мелких, срединных, и двух крупных, расположенных на задних боковых углах тергитов. Срединные щетинки заднего ряда в 2-2,5, а боковые - в 7-8 раз длиннее щетинок переднего ряда. В средней части 9-го тергита брюшка имеется только 2 маленьких щетинконосных бугорка (рис. 2,16). Урогомфы направлены вниз (рис. 2,16,17), из нижние ветви короче

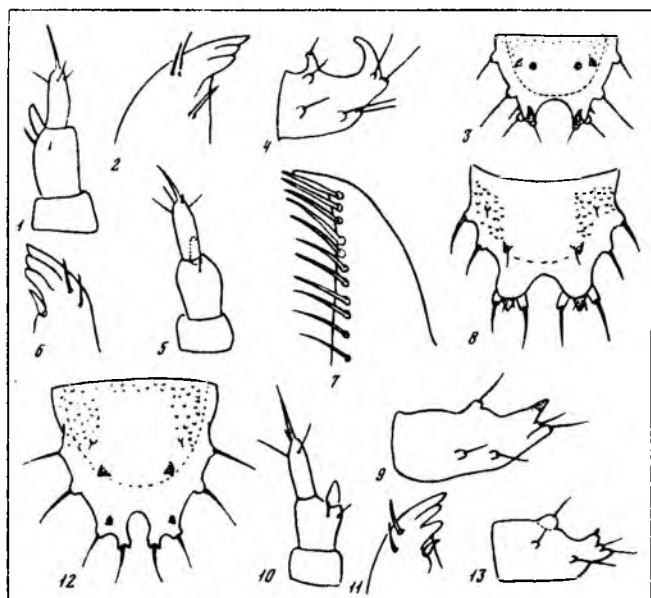
Верхних, на вершине раздвоенные, с одним очень маленьким склеротизованным зубцом. Боковые ветви раздвоенные на вершине, очень короткие.

Серии личинок этого вида были найдены 16.IV.67 и 6.V.69 под корой ильма, 25.IV.69 - под корой ясеня и 14.V.69 - под корой пихты в Уссурийском заповеднике Приморского края.

RH. AENEUS RICHT.

Длина личинок последнего возраста около 5 мм. Первый членик усиков (рис. 3,1) вдвое короче второго. Длина 2-го членика в 1,7 раза больше, чем ширина у основания. На вершине 3-го членика пальцевидная сенсилла отсутствует. Вершина малы (рис. 3,2), помимо склеротизованного вершинного зубца, несет 2 крупных полупрозрачных зубца одинаковой величины и 1 длинный тонкий полупрозрачный шипик. Продольный ряд на вентральной стороне малы состоит из десяти щетинок - пяти толстых и пяти тонких. Длина 3-го членика нижнечелюстных щупиков вдвое больше, чем ширина у основания.

Тергиты брюшка с двумя поперечными рядами явственно выраженных щетинконосных бугорков - по шести бугорков в



Р и с. 3. Детали строения *Rhizophagus aeneus* Richt (1-4), *Rh. bipustulatus* F. (5-9), *Rh. depressus* F. (10-13)

1, 5, 10 - усик; 2, 6, 11 - вершина малы, дорсальная сторона; 7 - вершина малы, вентральная сторона; 3, 8, 12 - 9-й тергит брюшка, сверху; 4, 9, 13 - то же, сбоку

каждом ряду. Размеры бугорков увеличиваются по мере приближения к концу брюшка и достигают наибольшей величины на 8-м брюшном тергите. Стигмы расположены на небольших бугорках. Стерниты брюшка с поперечным рядом из восьми тонких щетинок, 4 из которых - срединные и предкраевые - короткие, а 2 остальных - очень длинные, равные по длине ширине стернитов.

9-й тергит брюшка (рис. 3,3) с поперечным рядом из четырех очень крупных склеротизованных щетинконосных бугорков, равных по размерам нижним ветвям урогомф. Урогомфы в 2,5 раза короче 9-го тергита брюшка. Верхние ветви урогомф в виде крупных склеротизованных крючьев, загнутых на дорсальную сторону тергита (рис. 3,4). Боковые и нижние ветви слабо склеротизованы. Нижние ветви короткие, притупленные, в 5-6 раз короче верхних, боковые - рудиментарные, в виде маленьких бугорков.

4 личинки этого вида найдены 25.VII.66 в Красной Поляне (Краснодарский край) в корне вишни.

RH. VIPUSTULATUS F.

Длина личинок последнего возраста около 5 мм. 1-й членик усиков (рис. 3,5) вдвое короче второго, 2-й слегка расширяется к вершине, равен по длине третьему членику, длина его в 1,7 раза больше, чем ширина у основания. Пальцевидная сенсилла на вершине 3-го членика отсутствует. Вершина малы (рис. 3,6), помимо склеротизованного вершинного зубца, несет 2 крупных полупрозрачных равно-великих зубца, один полупрозрачный толстый шипик и 2 полупрозрачные щетинки. Продольный ряд на вентральной поверхности жевательного края малы (рис. 3,7) состоит из 11 постепенно утончающихся щетинок.

Тергиты брюшка слабо склеротизованы, несут в передней трети поперечный ряд из шести малозаметных очень мелких щетинконосных бугорков, а в задней трети - поперечный ряд из четырех крупных щетинок.

9-й брюшной тергит несет на передних боковых углах микроскопические гранулы, в средней части тергита расположены 2 крупных склеротизованных щетинконосных бугорка, еще 2 мелких несклеротизованных щетинконосных бугорка расположены более латерально, ближе к переднему краю 9-го тергита брюшка (рис. 3,8). Урогомфы немного больше в длину, чем в ширину, со склеротизованными вершинами, в 2 раза короче 9-го тергита брюшка. Верхние ветви в виде склеротизованного зубца. Нижние ветви короче верхних (рис. 3,9), двураздельные на вершине, боковые - в виде небольших усеченных конусов.

Многочисленные серии личинок этого вида были собраны под корой березы и дуба (Московская и Тульская области), а также под корой бука (ст. Убинская Краснодарского края).

RH. DEPRESSUS F.

Длина личинок последнего возраста около 6 мм. 2-й членик усиков короче 3-го (рис. 3,10), пальцевидная сенсилла на вершине 3-го членика отсутствует. Вершина малы, помимо склеротизованного концевого зубца, несет 2 полупрозрачных тупых зубца и один маленький полупрозрачный шипик (рис. 3,11). Продольный ряд на вентральной поверхности жевательного края малы состоит из десяти щетинок - четырех толстых и шести тонких.

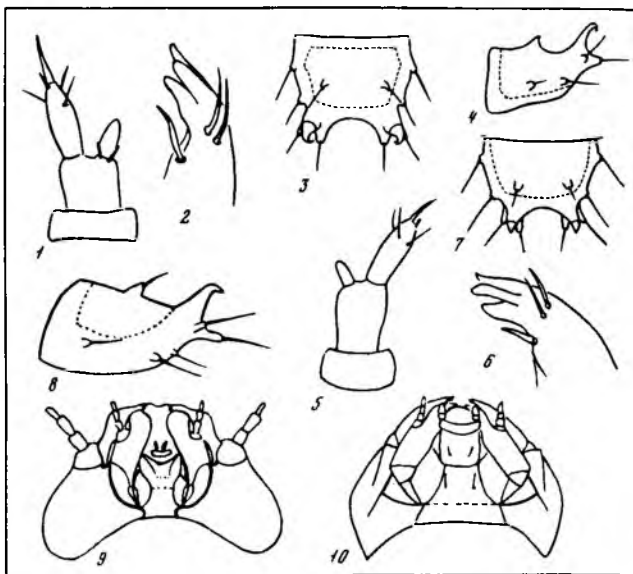
Тергиты брюшка несут в передней трети узкую склеротизованную полосу с волнистым задним краем, по бокам которой расположены две маленькие щетинки. Остальные 6 щетинок, расположенные на заднем крае этой полосы, микроскопические. В задней трети брюшных тергитов имеется поперечный ряд из четырех крупных щетинок, явственно превосходящих по длине боковые щетинки переднего ряда. Стигмы не подняты над поверхностью тела.

9-й тергит брюшка (рис. 3,12) покрыт по бокам и в передней трети мелкими гранулами, несет в средней части 2 крупных склеротизованных щетинконосных бугорка, превосходящих по размерам верхние ветви урогомф (рис. 3,13), и 2 очень маленьких слабо склеротизованных бугорка ближе к переднему краю. Урогомфы (рис. 3,12,13) массивные, равной длины и ширины, в 3 с лишним раза короче 9-го тергита брюшка. Верхние ветви их короче нижних, имеют вид притупленного конуса с маленьким добавочным конусом на вершине. Нижние ветви урогомф дорсовентрально уплощены, раздвоены на вершине, слегка изогнуты навстречу друг другу. Боковые ветви в виде четко выраженных, раздвоенных на вершине бугорков, вдвое короче нижних ветвей. Вырезка между урогомфами удлиненно-овальная, полузамкнутая, в 1,5 раза уже урогомфы.

Серии личинок этого вида были найдены в конце апреля - мае 1972 г. в Убинском лесничестве Краснодарского края под корой сосны в ходах *Ips acuminatis* Gyll., *Blastophagus piniperda* L. и в конце апреля 1973 г. в Московской области под корой сосны в ходах *Hylurgops palliatus* Gyll., *B. piniperda* L.

RH. DISPAR PK.

Длина личинок последнего возраста около 6 мм. 1-й членик усиков резко поперечный, длина его втрое меньше ширины, 2-й членик квадратный, явственно (в 1,7 раза) короче 3-го членика (рис. 4,1). Крупная сенсилла на вершине 2-го членика втрое короче 3-го членика усиков. Пальцевидная сенсилла на вершине 3-го членика отсутствует. Вершина малы, помимо склеротизованного концевого зубца, несет 2 полупрозрачных тупых зубца и один тонкий, полупрозрачный шипик, не уступающий по длине тупым зубцам (рис. 4,2). Продольный ряд на вентральной стороне малы состоит из 12-13 постепенно утончающихся щетинок.



Р и с. 4. Детали строения *Rhizophagus dispar* Pk. (1-4) и *Rh. nitidulus* F. (5-8). Схема строения вентральной стороны головной капсулы личинок Nitidulidae (9) и Rhizophagidae (10)

1, 5 - усик; 2, 6 - вершина малы, дорсальная сторона; 3, 7 - 9-й тергит брюшка, сверху; 4, 8 - то же, сбоку; 9, 10 - схема строения головной капсулы, вентральная сторона

Тергиты брюшка с двумя рядами явственно выраженных щетинконосных бугорков, по 4 бугорка в каждом ряду, расположенных в средней части переднего и заднего краев тергитов.

9-й тергит брюшка (рис. 4, 3, 4) сплошь покрыт микроскопическими гранулами, с двумя щетинконосными, уплощенными с боков бугорками, примерно равными по величине нижним ветвям урогомф. Верхние ветви урогомф в виде склеротизованных крючков, с резко загнутыми книзу вершинами (рис. 4, 4). Нижние ветви гораздо короче верхних, имеют вид конусов со слабо склеротизованной вершиной, боковые - в виде маленьких склеротизованных бугорков. Урогомфы чуть больше в длину, чем в ширину, и в 2,5 раза короче 9-го сегмента брюшка. Вырезка между урогомфами широко открытая, неглубокая, вдвое шире, чем ширина урогомфы.

Одна личинка найдена 26.V.71 под корой ели в Кинтришском заповеднике.

RH. NITIDULUS F.

Длина личинок последнего возраста около 6 мм. 1-й членик усиков (рис. 4, 5) вдвое короче 2-го, 2-й членик чуть короче 3-го, слегка расширяющийся к вершине, длина его в 1,2 раза больше, чем ширина у основания. Крупная сен-

силла на вершине 2-го членика усиков почти втрое короче 3-го членика. Вершина малы (рис. 4,6), помимо концевого склеротизованного зубца, несет 2 притупленных полупрозрачных зубца и один маленький, тонкий полупрозрачный шипик. Продольный ряд на вентральной стороне малы состоит из 10 постепенно утончающихся щетинок.

Тергиты брюшка с двумя поперечными рядами хорошо заметных щетинконосных бугорков. Передний ряд состоит из шести бугорков, 4 из них расположены в средней части тергита близ переднего края, а 2 латеральных бугорка отодвинуты назад и ближе к боковым краям тергита. Задний ряд состоит из четырех щетинконосных бугорков, расположенных в средней части заднего края тергитов. Помимо этого, задние углы тергитов несут по одной крупной щетинке. Стигмы не приподняты над поверхностью тела.

9-й тергит брюшка (рис. 4,7) сплошь покрыт микроскопическими гранулами, несет в средней части 2 крупных щетинконосных бугорка, примерно равных по величине нижним ветвям урогомф (рис. 4,8). Верхние ветви урогомф в виде склеротизованных крючьев, вершины которых изогнуты под прямым углом и почти параллельны продольной оси тела (рис. 4,8). Нижние ветви урогомф короче верхних, в виде притупленных конусов со склеротизованной вершиной, а боковые - в виде небольших бугорков со склеротизованной двураздельной вершиной. Вырезка между урогомфами, как у *Rh. dispar* Pk.

Одна личинка этого вида найдена 10.VI.73 в Московской области в березе, в ходах, покинутых *Trypodendron signatum* F.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *RHIZORHAGUS* NBST.

- 1(2) 9-й брюшной тергит с четырьмя крупными склеротизованными бугорками одинаковой величины (рис. 3,3). Верхние ветви урогомф загнуты на дорсальную поверхность (рис. 3,4) *Rh. aeneus* Richt.
- 2(1) 9-й брюшной тергит только с двумя крупными склеротизованными бугорками в средней части (рис. 2,5; 3,8). Верхние ветви урогомф не загнуты на дорсальную поверхность (рис. 1,11; 2,12; 4,4).
- 3(8) Брюшные тергиты 1-8 несут по 2 поперечных ряда явственных, хорошо различимых сверху, склеротизованных щетинконосных бугорков. Задний край 9-го сегмента брюшка образует между урогомфами пологую дугу (рис. 4,3,7).
- 4(5) Брюшные тергиты 1-8 с двумя поперечными рядами щетинок равной длины. Верхние ветви урогомф конусовидные, с мелким добавочным притупленным конусом *Rh. grandis* Gyll.
- 5(4) Щетинки переднего поперечного ряда на брюшных тергитах 1-8 гораздо короче, чем щетинки заднего ряда. Верхние ветви урогомф крючковидные (рис. 4,4,8).

- 6(7) Вершины верхних ветвей урогомф резко загнуты книзу, а сами ветви слегка изогнуты навстречу друг другу (рис. 4,3,4) Rh. dispar Pk.
- 7(6) Вершины верхних ветвей урогомф изогнуты самое большое под прямым углом, а сами ветви параллельны продольной оси тела (рис. 4,7,8) . . . Rh. nitidulus F.
- 8(3) Брюшные тергиты 1-8 почти гладкие, бугорки при рассмотрении сверху едва различимы. Задний край 9-го сегмента брюшка образует между урогомфами глубокую выемку (рис. 1, 10; 2,5; 3,8) или прямой, но тогда урогомфы в 5 раз короче 9-го тергита брюшка (рис. 2,11) Rh. parvulus Pk.
- 9(10) Выемка между урогомфами поперечная. Урогомфы в 5 раз короче 9-го тергита брюшка (рис. 2,11) Rh. parvulus Pk.
- 10(9) Выемка между урогомфами удлинённая, урогомфы самое большее в 3 с лишним раза короче 9-го тергита брюшка (рис. 1,10; 2,5; 3,8).
- 11(14) Крупные щетинконосные бугорки на 9-м брюшном тергите равны по величине или крупнее верхних ветвей урогомф (рис. 2,6; 3,13).
- 12(13) Урогомфы массивные, в 3 с лишним раза короче 9-го тергита брюшка, длина их равна ширине у основания. Верхние ветви урогомф с маленьким добавочным конусом. Выемка между урогомфами удлинённо-овальная (рис. 3,12,13) Rh. depressus F.
- 13(12) Урогомфы удлинённые, тонкие, в 1,7 раза короче 9-го брюшного тергита, длина их явственно больше ширины. Верхние ветви урогомф без добавочного конуса. Выемка между урогомфами не образует овала (рис. 2,5,6) Rh. brancsiki Rtt.
- 14(11) Крупные щетинконосные бугорки на 9-м тергите брюшка значительно мельче верхних ветвей урогомф (рис. 1,11; 2,17; 3,9).
- 15(16) Верхние ветви урогомф (вид сбоку) короче нижних (рис. 1,11) Rh. picipes Ol.
- 16(15) Верхние ветви урогомф (вид сбоку) длиннее нижних (рис. 2,17; 3,9).
- 17(18) 9-й тергит брюшка несет в средней части, помимо крупных склеротизованных щетинконосных бугорков, еще 2 маленьких несклеротизованных щетинконосных бугорка, расположенных латеральнее и ближе к переднему краю тергита (рис. 3,8). Урогомфы (вид сбоку) без перехвата у основания (рис. 3,9). Продольный ряд на жевательном крае малы состоит из 11 щетинок Rh. bipustulatus F.
- 18(17) 9-й тергит брюшка без маленьких несклеротизованных щетинконосных бугорков (рис. 2,16). Урогомфы (вид сбоку) с явственным перехватом у основания (рис. 2,17). Продольный ряд на жевательном крае малы состоит из 19 щетинок (рис. 2,15) Rh. puncticollis C. Sahlb.

В настоящее время многие авторы выделяют род *Rhizophagus* и близкие к нему роды из семейства *Nitidulidae* в от-

дельное семейство Rhizophagidae [Crowson, 1955; Arnett, 1963; Медведев, 1965]. Среди исследователей, изучавших личинок насекомых, такой же точки зрения придерживаются Бевинг и Крайхед [Böving, Craighead, 1931] и М.С. Гиляров [1964], не подкрепляя, однако, это положение каким-либо фактическим материалом. Поэтому представляется целесообразным осветить этот вопрос подробнее.

Прежде всего необходимо отметить, что личинки Nitidulidae при очень большом разнообразии таких признаков, как покровы тела (которые могут быть гладкими или бугорчатыми), строение дыхалец (которые бывают расположены либо на уровне тела, либо на особых выростах), строение 9-го сегмента брюшка (который бывает бугорчатым или несет склеротизованную овальную площадку, несет урогомфы или лишен их), проявляют четкую стабильность в строении ротового аппарата. Почти у всех известных личинок Nitidulidae (трибы Carophilini, Nitidulini, Cryptarchini) мандибулы несут на внутреннем крае сложную зубчатую простеку, жевательная лопасть нижних челюстей округлая, а нижнегубные щупики одночлениковые (лишь в исключительных случаях простека может отсутствовать, как у *Cybocerphalus* Er. из трибы *Cybocerphalini* и *Brachypterolus* Group. из трибы *Catereini*; еще реже жевательная лопасть редуцирована, как, например, у *Brachypterolus*). У личинок *Rhizophagus* простека имеет вид простого полупрозрачного зубца, жевательная лопасть клювовидная, а нижнегубные щупики двучлениковые. Еще более глубокие различия обнаруживаются при сравнении общего строения головной капсулы. У личинок Nitidulidae гипостомальная выемка либо конусовидная, либо боковые стороны ее параллельны, в то время как у личинок *Rhizophagus* гипостомальная выемка трапециевидная, расширяющаяся по мере приближения к заднему краю головной капсулы. Наконец, у личинок Nitidulidae гипостомальная выемка окаймляет лабио-максиллярный комплекс, стипесы нижних челюстей не выходят за ее пределы, а кондиле мандибул прикрепляются по бокам от стипесов (рис. 4,9). У личинок Rhizophagidae гипостомальная выемка значительно уже лабио-максиллярного комплекса, стипесы заходят далеко за ее края и полностью закрывают места прикрепления кондиле (рис. 4,10). Вышеизложенные признаки подтверждают на личиночном материале необходимость выделения Rhizophagidae из состава Nitidulidae в самостоятельное семейство.

Литература

Гиляров М.С. Семейство Rhizophagidae. - В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964, с. 429-430.

Гусев В.И. Полезные насекомые, встречающиеся на деревьях, заселенных короедами. Л.: Изв. Ленингр. лесн. ин-та, 1928, 36, с. 133-153.

Кобахидзе Д.Н., Сунаташвили Ш.М. Некоторые данные к изучению *Rhizophagus prandis* Gyll. в Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1967, 48, 2, с. 443-448.

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

Медведев Л.Н. Семейство Nitidulidae - блестянки - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР, т.2. М.; Л.: Наука, 1965, с. 303-308.

Никитский Н.Б. Морфология личинок хищных и сопутствующих короедам жесткокрылых Северо-Западного Кавказа. - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976, с. 175-200.

Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы. СПб.: Изд. Девриена, 1913.

Arnett R.H. The Beetles of the United States (A manual for identification). Washington, D.C.: Catholic Univ. Amer. Press, 1963.

Böving A., Craighead F. Illustrated synopsis of principal larval forms of order Coléoptera. - Entomol. Amer., 1931, 11, p. 1-351.

Crowson R.A. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. London, 1955.

Nuorteva M. Über Fichtenstamm - Bastkäfer Hylurgops palliatus Gyll. und seine Insektenfeinde. - Acta entomol. fenn., 1956, 13, 1, p. 1-18.

Ferris E. Larves des Coléoptères. Paris, 1877.

Saalas U. Fichtenkäfer Finlands. I. - Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A, 1917, 8, p. 1-298.

Saalas U. Fichtenkäfer Finlands. II. - Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A, 1923, 22, p. 1-746.

ПРОГРЕСС В ИЗУЧЕНИИ ФАУНЫ И БИОЛОГИИ ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ В СВЯЗИ С ЗАДАЧЕЙ ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAE)

Б. М. Мамаев, М. Л. Данилевский

Дровосеки насчитывают в мировой фауне почти 20 000 видов, а в СССР — около 1000. Это семейство возникло и эволюционировало на основе все расширяющихся трофических связей личинок с древесиной как средой обитания. Поэтому в составе семейства насчитывается сравнительно много вредных видов, как нападающих на жизнеспособные деревья, так и разрушающих мертвую древесину.

Задачей данной работы является расширение материалов, опубликованных ранее Б.М. Мамаевым и М.Л. Данилевским [1975], по биологии и классификации личинок дровосеков с привлечением дополнительной литературы, в том числе фаунистического характера.

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И БИОЛОГИИ ДРОВОСЕКОВ

К настоящему времени крупные фаунистические обзоры опубликованы для всех основных зоогеографических комплексов жуков-дровосеков. Фауна дровосеков Евразии изучена сравнительно хорошо. Фундаментальные монографические исследования опубликованы в большинстве стран Европы: во Франции — Мулсантом [Mulsant, 1862-1863] и Планетом [Planet, 1924], в Англии — Фуллером [Fowler, 1889-1890], в Дании — Шиодте [Schjödte, 1863], в Германии — Рейтером [Reitter, 1912-1913], в Финляндии — Сааласом [Saalas, 1917, 1923], в Чехословакии — Гейровским [Heyrovsky, 1955], в Румынии — Паниным и Савулеску [Panin, Săvulescu, 1961], в Венгрии — Золтаном [Zoltán, 1971], в Болгарии — Кантарджиевой-Минковой [Kantardzhieva-Minkova, 1936], в Югославии — Микшичем и Георгиевичем [Mikšić, Georgijević, 1971], в Венгрии — Касабом [Kaszab, 1971]. Кроме того, существует огромное количество детальных фаунистических работ по отдельным мелким областям.

В Азии изучены фауны дровосеков Японии [Kojima, Hayashi, 1969], Китая [Gressitt, 1951], Индии [Gahan, 1906]. Имеются работы по дровосекам Турции [Villiers, 1967a; Breuning, Villiers, 1967; Demelt, 1963, 1967], Ирана [Villiers, 1967b], Лаоса [Gressitt, Rondon, 1960], Корейского п-ва [Saito, 1932]. По дровосекам Северной Африки опубликована работа Вилье [Villiers, 1946]. В СССР дровосеки обработаны Н.Н. Плавильщиковым [1932, 1936, 1940, 1948, 1958]. Дровосеки Северной Америки изучены Линсли [Linsley, 1961-1964], а Австралии — Маккеоуном [McKewan, 1947]. Фаунистические исследования в тропической Африке и Южной Аме-

рике еще далеко не завершены. Кроме того, Бренингом [Breuning, 1958-1960]. обработаны дровосеки подсемейства *Lamiinae* в мировом масштабе.

Из иностранных работ по личинкам дровосеков наибольшего внимания заслуживают монографии Крайхеда [Greighead, 1923] и Даффи [Duffy, 1953, 1957, 1960, 1963, 1968]. В СССР личинки дровосеков обработаны Б.М. Мамаевым и М.Л. Данилевским [1975].

В последние годы ощущается значительный прогресс в изучении биологии дровосеков. Хеллригл [Hellrigl, 1974] опубликовал крупный раздел с характеристикой важнейших видов дровосеков Европы. В СССР аналогичную сводку по вредителям сельского хозяйства опубликовал О.Л. Крыжановский [1974].

Важным событием в изучении биологии дровосеков явились две публикации А.И. Черепанова и Н.Е. Черепановой [1974, 1975]. Это первые работы, в которых все виды дровосеков исследованы по единому плану и охарактеризованы по многим показателям. В одной из работ [1974] приводятся сведения по семи видам дровосеков, повреждающим амурский виноград. Для каждого вида последовательно описаны все фазы жизненного цикла и приведены сведения о сроках появления каждой фазы. Приведены количественные показатели - средние веса для взрослых личинок и имаго. Другая работа [1975] посвящена дровосекам ивовых лесов Сибири. В этой монографии описаны все фазы развития 44 видов дровосеков, развивающихся на иве, и прослежены их связи с другими древесными породами. В ней имеется много совершенно новых интереснейших сведений по биологии дровосеков. Биологии дровосеков - вредителей ильмовых пород посвящена публикация А.Д. Маслова [1964]. В ней применительно к задачам защиты леса характеризуются 6 видов этого семейства.

В последнее время появилось значительное число работ по биологии практически важных видов дровосеков. Особое внимание в Сибири уделяется большому черному дровосеку (*Monochamus urussovi* Fisch.) в связи с тем, что в пихтовых лесах Сибири площадь очагов этого вредителя охватила огромные площади, превышающие 1 млн га [Исаев, 1971]. Подробная сводка по биологии *M. urussovi* Fisch. опубликована С.С. Прозоровым [1958]. А.С. Исаев [1971] и В.Ф. Кобзарь [1971] проследили динамику формирования очагов этого вредителя, вызванных сибирским и лунчатым шелкопрядами. А.С. Исаев считает двух вредителей - сибирского шелкопряда и большого черного дровосека, которые последовательно повреждают пихтовые древостои, основными факторами гибели темнохвойных лесов Сибири и их замещения листовыми формациями [Исаев, Гирс, 1975]. Данные по биологии *M. urussovi* Fisch. продолжают интенсивно накапливаться в разных районах Сибири [Богданов, Лучинин, 1972; Кобзарь, 1975]. Подробная работа по биологии этого же вида в пихтовых лесах Казахстана опубликована А.И. Бородиным [1963]. Вредные виды из рода *Monochamus* Guer. исследуются также в Канаде - *M. scutellatus* Say [Cerezke, 1975], За-

падной Европе - *M. saltuarius* Cobl., *M. sartor* F. [Helgrigl, 1971] и других регионах.

Продолжают наносить существенный вред лесоводству дровосеки рода *Saperda* F. Работы по биологии большого осинового скрипуна (*S. carcharias* L.) выполнены в Румынии [Năstase, 1966], Польше [Schneiderova, 1968; Strojny, 1975], Венгрии [Szontagh, 1971], ГДР [Thomas, 1975] и других странах. Биология малого осинового скрипуна (*S. populnea* L.) вплоть до гистологической картины образования галла была описана Функом [Funk, 1975]; работы, опубликованные позднее [Миняйло, 1966, 1970; Накрохина, 1971; Živojinovič, 1961; Szontagh, 1967; Schneiderova, 1970; Strojny, Czaplicka, 1975], носят сугубо региональный характер. Однако они стали необходимыми в связи с возрастанием вредности исследованных видов дровосеков.

В США и Канаде интенсивно исследуются в основном 2 вида этого рода: *S. calcarata* Say. [Garland, Worden, 1969; Abrahamson, Newsome, 1972; Drouin, Wong, 1975] и *S. inornata* Say. [Myers et al., 1968; Crimble et al., 1969; Nord et al., 1972].

Биология европейских видов рода *Tetropium* Kby. детально описана в трех крупных работах - Шимичеком [Schimitschek, 1929], Гориусом [Gorius, 1955] и Ютиненом [Juutinen, 1955]. В Канаде опубликованы работы по *T. cinnomopterum* Kby. [Ross, Vanderwal, 1969] и *T. parvulum* Kby. [Raske, 1973].

А.С. Рожков [1970, 1971] в отношении алтайского листовичного дровосека (*Xylotrechus altaicus* Gebl.), который заселяет вполне жизнеспособные деревья листовичицы, проследил механизм проникновения личинок в лубянную зону. Личинки этого дровосека выходят из яиц, отложенных в слой коры, прогрызая ходы к здоровому лубу, и наносят ему многочисленные повреждения. Поскольку обычно заселяется одна сторона ствола, нападение личинок на луб носит массовый характер. В лубе возникают различные патологические изменения, его защитные потенциалы иссякают. После этого личинки дровосека уже беспрепятственно заселяют отмирающую зону коры.

Старжилом детально изучена биология дровосека *Gaurotes virginea* L. Полученные данные опубликованы в монографии [Starzyk, 1970]. По мнению этого автора, *G. virginea* L. является вторичным вредителем ели обыкновенной. Личинки этого дровосека развиваются под корой сильно угнетенных деревьев, а также в сухостое и валежнике. Взрослые личинки зимуют в почве и весной окукливаются. Численность имаго регулируется в основном абиотическими факторами (ветер, осадки, температура). Кроме того, на численность влияет целый ряд хищников и паразитов.

В Италии все возрастающее внимание уделяется вредителю эвкалиптов - дровосеку *Phoracantha semipunctata* F., завезенному, как считают, в 1969 г. [Piras et al., 1970]. К настоящему времени накоплены уже значительные данные по его биологии [Cavalcaselle, 1971, 1973]. В Австралии исследована биология дровосека *Grioccephalus tristis* F. -

палеарктического вида, завезенного, как считают, в Австралию 25 лет назад. В новых условиях дровосек развивается на соснах, предпочитая участки леса, пройденные пожарами. Срубленные стволы этот дровосек не заселяет. Европейские материалы по роду *Criosephalus Muls.* также сравнительно недавно были ревизованы [Mandl, 1972].

Наибольшее число работ публикуется в связи с изучением домового дровосека (*Hylotrupes bajulus L.*). Этот вид расселяется как по Евразии [Becker, 1970], так и на других материках [Novick, 1972]. В 1965 г. он был обнаружен в пригородах г. Сиднея (Австралия). Правда, применение фумигации метилбромидом позволило ликвидировать этот очаг [French, 1969].

Биология некоторых видов дровосеков подвергается в последнее время более пристальному изучению в связи с тем, что они включены, или, возможно, будут включены в число охраняемых видов. К ним относится, например, большой дубовый дровосек (*Cerambyx cerdo L.*), биология которого детально была исследована Д.Ф. Рудневым [1957]. В Польше этот вид включен в число охраняемых в 1952 г. [Strojny, 1967], в ГДР - в 1970 г. [Nüssler, 1972]. Проводится исследование его местообитаний и отдельных заселенных этим видом деревьев [Starzyk, 1973; Strojny, 1974]. Разработана - простая методика выкормки личинок *C. cerdo L.* в среде, состоящей из равных объемов измельченной древесины дуба и моркови [Marovic, 1973].

Одним из дровосеков, которых предложено включить в число охраняемых видов, является гигантский, или реликтовый дровосек (*Callipogon relictus Sem.*). Данные по его биологии накапливаются уже давно. Еще в примечании к работе Б.С. Ильина [1926], описавшего личинку, А.П. Семенов-Тянь-Шанский указывает на полифагию реликтового усача. В качестве кормовых пород были упомянуты дуб монгольский, ясень маньчжурский, вяз японский. Л.В. Любарский [1953] добавил к числу заселяемых древесных пород ильм долинный, березу желтую, липу амурскую и осину. Нам удалось найти личинок реликтового дровосека на орехе маньчжурском. Но основной кормовой породой в Южном Приморье является ильм долинный [Мамаев, 1972].

По нашим наблюдениям, в настоящее время реликтовый дровосек не представляет редкости в лесах Приморского края и Приамурья, включая Хинганский заповедник, где его личинки развиваются преимущественно в дубе монгольском. Однако дальнейшая эксплуатация лесов, влекущая за собой разрушение древостоев с крупномерными, усыхающими на корню деревьями, безусловно повлечет за собой сокращение ареала этого вида.

ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ДРОВОСЕКОВ

Экологическая специализация дровосеков осуществлялась различными путями. Важнейшим из них была специализация в отношении состава заселяемых пород, в первую очередь

хвойных и лиственных, и специализация в отношении состояния древесины: степени и характера ее разложения, а также влажности.

Даффи [Duffy, 1953a,b] в зависимости от того, на какой группе древесных пород – голо- или покрытосеменных развиваются дровосеки, предложил различать три трофические группы: гимноспермофагов, ангиоспермофагов и амфиксилофагов. Эти же группы выделяются и другими авторами. Демелтом [Demelt, 1966] и Б.М. Мамаевым и М.Л. Данилевским [1975] опубликованы сведения о приуроченности основных представителей палеоарктической фауны к различным древесным породам.

Такие же обобщенные сведения по отдельным регионам нашей страны опубликованы для дальневосточных смешанных лесов и лесов Восточной Сибири В.В. Шаблюовским [1968, 1970]. Эти данные были дополнены Л.А. Ивлиевым и Д.Г. Кононовым [1972] для дровосеков Дальнего Востока, А.И. Черепановым и Н.Е. Черепановой [1975] – для лиственных пород Сибири (включая Приморье и Приамурье). Сравнительно недавно были опубликованы данные по дровосекам Якутии [Аверенский, 1971], Казахстана [Костин, 1968], Кавказа [Милянковский, 1970] и другим регионам страны. Важный вклад в биологию дровосеков вносит еще не заверченный цикл публикаций А.И. Черепанова и Н.Е. Черепановой в серии "Новые и малоизвестные виды фауны Сибири", что в сопоставлении с материалами работ Н.Н. Плавильщикова [1936, 1940, 1958], а также с использованием данных более частных работ [Лурье, 1964; Маслов, 1964], посвященных специально дровосекам, закладывает хорошую основу для обобщения материалов по пищевой специализации представителей этого семейства.

Анализируя эти исследования, можно установить, например, что большинство представителей подсемейства Aseminae развивается в хвойных породах (гимноспермофаги). К их числу относятся роды *Spondylis* F., *Asemum* Eschr., *Megaseum* Kr., *Criosephalus* Muls., *Tetropium* Kby., *Notorrhina* F. и др. В подсемействе Cerambycinae гимноспермофагами являются *Hylotrupes bajulus* L., *Molorchus minor* L., *Clytus arietoides* Reitt., виды родов *Semanotus* Muls., *Callidium* F. и многие другие. У Lamiinae это прежде всего большинство видов родов *Monochamus* Guér. и *Acanthocinus* Guér., а также *Saperda interrupta* Gebl., *Pogonocherus fasciculatus* Deg., *P. decoratus* Frm. и др.

Интересно, что выраженные гимноспермофаги имеются также и в подсемействах Prioninae и Lepturinae, личинки которых развиваются за счет разложившейся древесины. Хвойные породы предпочитают *Ergates faber* L., *Tragosoma depsarium* L. (Prioninae), а также *Phagium inquisitor* L., *Toxotus cursor* L., *Leptura rubra* L., *L. dubia* Scop., *L. sequensi* Scop. (Lepturinae).

В большинстве случаев у обитателей древесины на поздних стадиях ее разложения специализация в отношении хвойных и лиственных пород не наблюдается. Так, *Prionus coriarius* L., *Strangalia arcuata* Pz., *Rhagium bifasciatum* F.,

rh. fasci culatum F. и многие другие успешно развиваются на самых различных породах. Интересно сообщение А.И. Черепанова и Н.Е. Черепановой [1975] о том, что один и тот же вид - *Leptura variicornis* Dal. - в лесах Алтая развивается преимущественно на лиственных породах, а в лесах Приморья - на хвойных. Дровосек *L. scutellata* F., ранее отмечавшийся только на лиственных породах, был выведен из личинок, развивавшихся под корой лиственницы [Krol, Skrzypczynska, 1974].

Амфиксилофагия встречается и среди высших дровосеков. В подсемействе *Cerambycinae* как на хвойных, так и на лиственных деревьях развиваются личинки *Callidium aeneum* L., *Stromatium barbatum* F., а у *Lamiinae* - *Morimus verucundus* Fald. и *Pogonocherus hispidus* L., причем для *S. barbatum* F. отмечено более 300 кормовых пород.

Большинство дровосеков из подсемейств *Cerambycinae* и *Lamiinae* являются ангиоспермофагами. В эту группу целиком попадают такие крупные роды, как *Cerambyx* L., *Plagionotus* Muls., *Anaglyptus* Muls., большинство видов *Clytus* Laich., *Xylotrechus* Chev., *Phymatodes* Muls. и *Rhopalopus* Muls. В подсемействе *Lamiinae* - это роды *Leiorus* Serv., *Exocentrus* Muls., *Oberea* Muls., *Tetrops* Steph., большинство *Mesosa* Latr. и *Saperda* F. В подсемействах *Prioninae* и *Lepturinae* также встречаются ангиоспермофаги. Лиственные породы предпочитают крупнейшие дровосеки фауны СССР - *Callipogon relictus* Sem., *Rhesus serricollis* Scop. и *Megopis scabricornis* Scop., а среди *Lepturinae* - виды родов *Necydalis* L., *Rhamnusium* Latr., *Stenocorus* F., а также *Strangalia nigripes* Deg., *S. thoracica* Creutz., *S. maculata* Poda. и др.

В большинстве случаев представители этих трех категорий являются широкими полифагами внутри своих групп кормовых пород. Именно полифагия очень характерна для личинок дровосеков, так как гораздо большее значение имеет для них состояние древесины, а не ее видоспецифичность. Тем не менее в ряде случаев у дровосеков удалось выявить типичных монофагов. К таким данным надо пока относиться с осторожностью, так как круг кормовых пород некоторых видов может быть расширен после новых исследований.

А.И. Черепанов и Н.Е. Черепанова [1975] в обстоятельной работе о комплексе видов, развивающихся на иве, считают, что монофагами являются *Xylotrechus pantherinus* Sav., *X. adpersus* Gebl., *Expcentrus stierlini* Ganglb., *Saperda similis* Laich., *Oberea oculata* L., *Lamia textor* L., *Aromia moschata* L. Возможно, монофагами на дубе окажутся *Stenocorus quercus* Goetz., *Trichoferus pallidus* Ol., *Phymatodes fasciatus* Vill., *Ph. pusillus* L., на ильме - *Saperda punctata* L., на липе - *S. sedecimpunctata* Motsch., на лиственнице - *Xylotrechus altaicus* Gebl.

Даффи [Duffy, 1953a,b] указывает, что филогенетически более древние группы дровосеков в большей степени склонны к полифагии и что именно полифагия была исходной при становлении семейства дровосеков. С этим нельзя не согласиться, так как это, по-видимому, соответствует и об-

щим закономерностям формирования семейств ксилофагов. Однако его другой вывод, что дровосеки, обитающие в жизнеспособных деревьях, относятся к узкоспециализированным видам, не всегда подтверждается. Так, *Aeolesthes sarta* Sols. заселяет живые деревья, причем почти все доступные листовые породы без исключения.

Б.М. Мамаев и М.Л. Данилевский [1975] показали, что специализация к развитию на определенном круге древесных пород, в первую очередь листовых или хвойных, является лишь одним из основных направлений трофической эволюции дровосеков. Ведь очень многие группы способны развиваться не в свежих, а в значительно разрушенных грибами коре и древесине, когда исходная специфика древесной породы в значительной степени утрачивается. По этой причине пищевая специализация дровосеков, развивающихся в такого рода древесине, определяется в первую очередь групповым составом дереворазрушающих грибов и особенностями их воздействия на субстрат. Дровосеки, личинки которых способны развиваться в гнилой древесине многих пород, формально относятся к полифагам. Тем не менее они могут быть узко специализированы по отношению к определенному типу разложения древесины (типу гнили), так же как дровосеки-первопоселенцы - к древесной породе.

Во всяком случае дровосеки, заселяющие древесину на ранних стадиях отмирания, как правило, специализированы к небольшой группе пород, по крайней мере либо к хвойным, либо к листовым. Широкая полифагия наиболее характерна для дровосеков, заселяющих мертвую, гнилую древесину, однако у них специализация по породам нередко сменяется специализацией к типам разложения древесины. Показательно, что в типичных бурых гнилях дровосеки совсем не встречаются.

Большинство дровосеков предпочитает умеренно влажную древесину. Самый крупный дровосек фауны СССР - *Calliropus relictus* Sem. - развивается в умеренно влажной древесине отмерших на корню крупномерных листовых деревьев. Повышение влажности древесины заселенных его личинками стволов, упавших на землю, вызывает гибель личинок. В семействе есть группы, приспособившиеся к обитанию в сравнительно сухой древесине, для которых повышение ее влажности до обычного уровня губительно. Эта экологическая специализация характерна для большинства представителей подсемейства *Cerambycinae* - обитателей сухостоя, особенно тонкомера, а также мелких отмерших ветвей деревьев и кустарников.

В числе сухолюбивых дровосеков сравнительно много мелких видов - представителей родов *Gracilia* Serv., *Penichroa* Steph., *Axinopalpis* D. e. Ch., *Obrium* Curt., *Leptidea* Muls. и др. Из более крупных видов в сухой древесине развиваются вредители построек - *Hylotrupes bajulus* L. и *Stromatium fulvum* Vill., а также представители рода *Callidium* F.

К развитию в переувлажненной древесине приспособились высшие представители подсемейства *Lamiinae*, обитатели живых древесных тканей (*Saperda* F., *Oberea* Muls.), а также, как исключение, некоторые *Cerambycinae* (*Aromia* Serv.).

Температура, по-видимому, не является заметным фактором в экологической эволюции таких скрытноживущих форм, как личинки дровосеков. Тот факт, что ареалы многих видов ограничены теплой зоной, свидетельствует скорее о косвенном влиянии температуры через состояние субстрата, круг кормовых пород или имагинальную стадию.

Интересны опыты по развитию личинок дровосеков на несвойственной им породе в результате откладки яиц самкой на эту породу в эксперименте или после пересадки личинок, начавших свое развитие в нормальных условиях. Данные американских и английских экспериментаторов сопоставил Линсли [Linsley, 1961]. Некоторые виды смогли успешно развиваться на несвойственной им древесной породе и через несколько поколений начинали отдавать ей предпочтение в откладке яиц. Для первого поколения, осваивающего новую породу, отмечалась повышенная личиночная смертность. В случаях, когда систематическое положение новой породы для изучавшегося вида было слишком далеким от исходной (например, при пересадке с лиственных на хвойные и наоборот), личинки погибали, а если и развивались, то отмечалась стерильность имаго.

Самки отказывались откладывать яйца на обычную для них породу, если древесина была подсохшей, и предпочитали другую породу, влажность древесины которой была благоприятной. Самки при откладке яиц хорошо ориентировались в объектах с разной степенью разложения древесины, также выбирая оптимальные по этому признаку условия. Эти экспериментальные данные нуждаются в проверке с привлечением возможно более широкого круга объектов.

Откладка яиц самками на несвойственные виду древесные породы отмечается и в естественных условиях. А.И. Черепанов и Н.Е. Черепанова [1975] сообщают, что дровосек *Chlorophorus gracilipes* Fald. — обитатель лиственных пород "в одном случае из тысячи" поселяется на хвойных деревьях (пихта, можжевельник) и развивается до выхода имаго.

У многоядных дровосеков существуют предпочитаемые породы и породы, неблагоприятные для развития. Последние также в небольшом проценте заселяются, что поддерживает экологическую пластичность вида.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ДРОВОСЕКОВ

Экологическая классификация семейства, базирующаяся на биологии личинок, еще окончательно не стабилизировалась, так как разнообразные биологические связи дровосеков трудно поддаются систематизации.

Н.Н. Плавильщиков [1936] для личинок, обитающих в живом или недавно погибшем дереве, выделил 3 группы: личинки первой группы всю свою жизнь проводят под корой и грызут в лубе; личинки второй группы часть жизни проводят под корой, выгрызая ходы в лубе и затрагивая поверхность

древесины; личинки третьей группы грызут в лубе только некоторое время, а затем уходят в древесину, где выгрызают длинные ходы.

В.В. Шаблювский [1973] по типам личиночных ходов выделяет две альтернативные группы дровосеков - подкорную, представители которой весь цикл развития завершают в лубе, и древесинную, куда включаются виды, личинки которых сразу внедряются в толщу древесины. Им выделяется и третья, промежуточная группа, подразделяющаяся на две подгруппы: к первой В.В. Шаблювский относит виды, личинки которых развиваются под корой сравнительно недолго и внедряются в древесину на первых возрастах; во вторую входят дровосеки, личинки которых в основном подкорники, вгрызающиеся в древесину незадолго до окукливания. Виды, развивающиеся в почве или корнях травянистых растений, В.В. Шаблювский не рассматривал.

А.И. Воронцов [1975], также имея в виду только разрушителей древесины, предложил их деление на несколько групп: на группу, у представителей которой личинки всю жизнь проводят под корой, где грызут ходы и окукливаются; группу, куда включаются виды, проводящие под корой большую часть своей жизни, где выгрызают длинные ходы, а в древесину уходят только перед окукливанием; группу, куда включены дровосеки, личинки которых живут под корой недолго, выгрызают небольшую площадку в лубе, а затем уходят в древесину, и, наконец, группу, включающую виды, с самого начала развивающиеся в древесине.

Даффи [Duffy, 1953] в соответствии с местообитанием личинки выделяют 5 основных способов прокладывания ходов: 1) в древесине; 2) в травянистых растениях; 3) в почве; 4) в семенах и соцветиях; 5) специализированные ходы (имеются в виду галлообразователи). Несколько иной подход к построению экологической классификации дровосеков продемонстрировал Демелт [Demelt, 1966], который подразделил их на 5 групп: 1) развивающиеся в древесине хвойных пород; 2) в древесине лиственных пород; 3) в древесине как хвойных, так и лиственных пород; 4) в травянистых растениях; 5) обитающие в почве. Б.М. Мамаев и М.Л. Данилевский [1975] выделяют прежде всего крупную группу видов - ксилобионтов, которую подразделяют на подгруппу стволовых и подгруппы обитателей тонких веточек, корней и генеративных органов. Стволовые дровосеки подразделяются ими на подкорных, подкорно-древесинных и древесинных. Кроме ксилобионтов, рассматриваются в качестве самостоятельных групп обитатели травянистых растений и почвы.

Как следует из сравнения, классификации, предлагаемые Даффи [Duffy, 1953a,b], А.И. Воронцовым [1975] и Б.М. Мамаевым и М.Л. Данилевским [1975], в принципе сходны. Экологическая классификация дровосеков, построенная на особенностях биологии их личинок, выглядит следующим образом:

Группа обитателей древесно-кустарниковых растений

Подгруппа стволовых видов

Комплекс подкорных видов

Комплекс подкорно-древесинных видов
Комплекс древесинных видов
Подгруппа обитателей тонких веточек
Подгруппа обитателей генеративных органов
Подгруппа корневых видов
Группа обитателей травянистых растений
Группа обитателей почвы.

Объем этих групп, естественно, неодинаков. Подкорные виды, личинки которых заканчивают свое развитие, питаются исключительно лубом или другими частями коры, а окукливаются в коре, под корой или в специально выгрызаемой камере в древесине, довольно многочисленны. К их числу относятся, например, виды рода *Rhagium* F.: обычный под корой хвойных деревьев *Rh. inquisitor* L. и под корой лиственных — *Rh. mordax* Deg. Под корой как лиственных, так и хвойных пород завершает свое развитие такой крупный дровосек, как *Morimus verecundus* Fald., обычный на Кавказе. В коротких ходах, выгрызаемых в заболони, окукливаются виды рода *Tetropium* Kby. У некоторых подкорных видов личинки, развивающиеся в самцов, сооружают колыбельки для окукливания в коре, а личинки, запаздывающие в своем развитии и превращающиеся в самок, выгрызают колыбельки в заболони (*Acanthocinus aedilis* L., *Pyrrhidium sanguineum* L. и др.). В толще коры комлевой части спелых лиственниц, не имеющих признаков угнетения, развиваются и окукливаются личинки дровосека *Callidium chlorizans* Sols. В Приморском крае личинки *Obrium brevicorne* Plav. были обнаружены в сухостойном ясене также в толще коры. Однако огромное большинство подкорных дровосеков развивается не в толще коры, а под корой на границе с заболонью. К подкорникам относятся также виды родов *Plagionotus* Muls., *Астаеops* Lec., *Trichoferus* Woll., *Leiopus* Serv., большинство *Mesosa* Latr. и *Saperda* F.

Комплекс подкорно-древесных видов небольшой по объему. К нему относятся дровосеки, личинки которых начинают питаться в заболони, а заканчивают цикл развития, питаются древесиной. Личинки дровосеков рода *Monochamus* Guér. начинают питаться под корой, однако задолго до окукливания прокладывают в древесине длинный крючковидный ход. Такие представители рода *Xylotrechus* Chev., как *X. rusticus* L., *X. namanganensis* Heyd., *X. grumi* Sem., заселяют сначала подкорную зону ствола, где их личинки развиваются довольно длительное время; на заключительных этапах развития личинки этих видов углубляются в заболонь.

Такие крупные дровосеки, как *Cerambyx cerdo* L., *Aeolesthes sarta* Bless. et Sols., *Aromia moschata* L. и ряд других, освобождают ход от опилок и неоднократно возвращаются под кору для продолжения питания. Число таких примеров можно было бы увеличить.

Группа древесинных видов наиболее велика. Типично древесинными видами являются дровосеки, заселяющие стволы, лишенные коры. К этой экологической группе принадлежат наиболее серьезные разрушители древесины построек в СССР: *Hylotrupes bajulus* L., *Stromatium fulvum* Vill. и *Chloro-*

phorus faldermanni Fald. Если же яйца дровосеков откладываются в кору, то личинки древесинных видов либо сразу проникают в древесину, либо выгрызают в коре небольшую площадку, завершая основное питание уже в толще ствола.

Личинки большинства дровосеков подсемейства Parandriinae и Prioninae (исключая специализированные виды рода *Prionus* Lam.) заселяют толщу уже сильно сгнившей, потерявшей прочность древесины различных древесных пород. В Восточной Сибири мы находили крупных личинок *Tragosoma deparium* L. в лежащих на земле сильно сгнивших и лишенных коры стволах кедра на гарях. Самый крупный дровосек фауны СССР *Callipogon relictus* Sem., распространенный у нас на Дальнем Востоке, также относится к числу разрушителей древесины. Сюда же относятся многие виды подсемейства Lepturinae из родов *Leptura* L., *Strangalia* Serv., *Necydalis* L., *Toxotus* Zett., *Xylosteus* Friv., *Nivellia* Muls., *Strangalina* Auriv., *Strangalomorpha* Sols., а также дровосеки *Rhagium bifasciatum* F., *Allosterna tabacicolor* Deg. и др. Аналогично развиваются личинки *Drymochares* из подсемейства Aseminae, *Rosalia* Serv. и *Paraclytus* Bevt. из подсемейства Cerambycinae, *Mesosa nebulosa* F. из подсемейства Lamiinae. Однако большинство древесинных видов последних двух подсемейств развиваются за счет свежей древесины.

Некоторые дровосеки относятся к специфическим обитателям древесины сухобочин, возникающих на жизнеспособных деревьях. В таких условиях на вязах развиваются личинки *Rhamnusium bicolor* Schrnk. и *Leptura cyanea* Gebl., на пихте — *Enoploderes sanguineum* Fald.

Специализированные обитатели тонких веточек встречаются в основном среди высших представителей подсемейств Cerambycinae и Lamiinae, а в подсемействе Prioninae их нет совсем. При этом личинки из подсемейства Cerambycinae предпочитают сухие веточки (*Gracilia* Serv., *Penichroa* Steph., *Leptidea* Muls., *Hybometopia* Ganglb., *Dilus* Serv. и др.), а Lamiinae, наоборот, — недавно отмершие или даже живые (роды *Leiopus* Serv., *Pogonocherus* Zett., *Exocentrus* Muls., *Tetrops* Steph., некоторые *Oberea* Muls. и *Phytoecia* Muls.). Такой образ жизни является переходным к развитию в стеблях травянистых растений.

Интересно, что в ряде случаев развитие личинки в живой ветке приводит к разрастанию древесной ткани с образованием галла. К числу дровосеков-галлообразователей относятся, например, индийские *Apriona swainsoni* Hope. и *Nupserha variabilis* Gah. Среди широко распространенных в Палеарктике видов особенно детально изучен дровосек *Saperda populnea* L. В Америке аналогичный образ жизни ведет *Saperda concolor* Lec.

Среди дровосеков известны виды, развивающиеся в генеративных органах растений. В Индии в зеленых шишках хвойных деревьев проходит цикл развития *Chlorophorus strobilicola* Champ., личинки которого выедают внутренние ткани, центральный стержень и чешуи шишки. В опавших шишках живут ли-

личинки дровосеков *Paratimia conicola* Fisch. Некоторые виды повреждают семена лиственных деревьев.

К подгруппе корневых дровосеков относятся виды, обитающие в подземных частях деревьев, обычно выходящие в комлевую часть стволов. Типичными представителями этой подгруппы являются многие виды рода *Prionus* Lam.: в умеренной зоне — *P. coriarius* L., развивающийся в корнях как хвойных, так и лиственных деревьев, в пустынях — *P. angustatus* Jak. из корней саксаула. Относительно *P. californicus* Motsch. отмечено, что его личинки, питающиеся в корнях деревьев, нередко выходят в почву и мигрируют из одного корня в другой. В подсемействе *Cerambycinae* к корневым дровосекам относится *Turcmenigena varentzovi* Melg. — вид, специализировавшийся к развитию на саксауле в Средней Азии.

Согласно А.И. Черепанову и Н.Е. Черепановой [1973], в ивовых лесах корневыми дровосеками являются *Distenia gracilis* Bless., *Stenocorus amurensis* Kr., *Pseudopidonia signifera* Bat., *P. similis* Kr., *Pseudallosterna orientalis* Plav., *Oedecnema dubia* F., *Lamia textor* L., *Saperda carcharias* L., т.е. около 20% зарегистрированных ими видов. Среди корневых дровосеков также известно несколько галлообразователей. В Америке крупные галлообразные растения корней вызывает *Desmocerus piperi* Webb.

Корневые дровосеки в экологическом плане дают переходные формы к обитателям почвы. Так, представители родов *Tetraopes*, *Brachysomida*, *Cortoder* Muls. в личиночной фазе живут в почве и питаются наружными частями корней. Личинки распространяемого в лесостепной зоне дровосека *Judolia cerambyciformis* Schrnk. питаются мертвыми корнями деревьев на границе между древесиной и почвой, а перед окукливанием уходят в почву.

Материалы по экологии дровосеков, обитающих в почве и травянистых растениях, изложены в специальных руководствах [Duffy, 1953a,b; Linsley, 1961; Мамаев, Данилевский, 1975 и др.]. Эти вопросы выходят за пределы темы настоящего обзора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у дендрофильных дровосеков наблюдаются 4 основных направления специализации: по отношению к отдельным частям дерева, к породе, к типу гниения древесины и к условиям влажности. Особенности эволюции разных групп дровосеков определяются прогрессом их личинок в адаптациях к одному из упомянутых выше комплексов свойств субстрата, тогда как другие свойства древесины, хотя и играют существенную роль, но тем не менее имеют подчиненное значение.

Простейшая экологическая классификация личинок базируется на выделении трех крупных групп, из которых обитатели древесно-кустарниковых растений включают основную массу видов, а обитатели почвы и травянистых растений сравнительно немногочисленны.

Общая оценка семейства показывает, что только немногие виды дровосеков относятся к числу серьезных вредителей. Большинство из них полезно, так как представляет собой звено гумификаторов разлагающейся древесины, которые обеспечивают круговорот веществ и энергии в лесных экосистемах.

Литература

Аверенский А.И. Усачи (Coleoptera, Cerambycidae) юго-западной Якутии. - В кн.: Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск, 1971, с. 7-11.

Воронцов А.И. Лесная энтомология. М.: Лесная промышленность, 1975.

Богданов В.И., Лучинин А.Г. Динамика численности большого черного усача в пихтовых лесах Красноярского края. - В кн.: Изучение природы лесов Сибири. Красноярск, 1972, с. 82-88.

Бородин А.И. К биологии большого черного усача в пихтовых лесах Восточного Казахстана. - Труды Казахского научно-исслед. ин-та лесн. хоз-ва, 1963, 4, с. 259-282.

Ивлиев Л.А., Кононов Д.Г. О биологии некоторых видов усачей (Coleoptera, Cerambycidae) на Дальнем Востоке. - Труды БПИ ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 1972, 7 (11), с. 98-104.

Ильин В.С. Личинка *Callipogon relictus* Sem. (Coleoptera, Cerambycidae). - Рус. энтомол. обзор., 1926, 20, 1-2, с. 204-209.

Исаев А.С. Динамика численности большого черного усача и меры борьбы с ним в пихтовых лесах Красноярского края. - В кн.: Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск, 1971, с. 60-64.

Кобзарь В.Ф. Динамика численности усача *Monochamus uralensis* Fisch. в древостоях, поврежденных лунчатым шелкопрядом. - В кн.: Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск, 1971, с. 71-73.

Кобзарь В.Ф. О биологии и экологии усача *Monochamus uralensis* Fisch. (Coleoptera, Cerambycidae) в Иркутской области. - В кн.: Защита леса. I. Л.: 1975, с. 52-57.

Костин И.А. Распространение дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) лиственных пород в Казахстане. - Труды Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, 30, с. 184-197.

Крижановский О.Л. Семейство Cerambycidae - Дровосеки. - В кн.: Насекомые и клещи - вредители сельскохозяйственных культур, т. 2. Л.: Наука, 1974, с. 139-157.

Куренцов А.И. О необходимости охраны редких и реликтовых видов энтомофауны Дальнего Востока СССР. - В кн.: Об охране насекомых. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1973, с. 51-58.

Лурье М.А. Жуки-усачи - вредители ели. - В кн.: Сборник работ МЛТИ, вып. 11. М.: Изд. МЛТИ, 1964, с. 113-124.

Любарский Л.В. К биологии и экологии дровосека-гиганта *Callipogon (Eoxenus) relictus* Sem. (Coleoptera, Cerambycidae). - Энтномол. обзор., 1953, 33, с. 95-102.

Мамаев Б.М. Видовой состав и экологические связи насекомых-разрушителей ильма долинного. - Труды БПИ ДВНЦ АН СССР, 1972, 7 (110), с. 106-120.

Мамаев Б.М., Данилевский М.Л. Личинки жуков-дровосеков. М.: Наука, 1975.

- Маслов А.Д. Биология усачей (Coleoptera, Cerambycidae) - вредителей ильмовых пород. - Зоол. журн., 1964, 43, 1, с. 43-53.
- Милянковский Е.С. К познанию фауны жуков-усачей (Coleoptera, Cerambycidae) Абхазии. - Труды Ин-та защиты раст. ГССР, 1970, 22, с. 76-83.
- Миняйло А.К. К биологии малого осинового скрипуна. - Труды Казахского научно-исслед. ин-та лесн. хоз-ва, 1966, 6, с. 332-334.
- Миняйло А.К. К биологии личинки малого осинового скрипуна (*Saperda populnea* L.) в Черниговской области. - Труды Казахского н.-и. ин-та лесн. хоз-ва, 1970, 7, с. 323-325.
- Накрохина О.И. Повреждение ивы малым осиновым скрипуном в молодняках, обработанных арборицидами. - В кн.: Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск, 1971, с. 100-102.
- Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 4-10. Новосибирск: Наука, 1971-1976.
- Павильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки - вредители древесины. М.; Л.: Гослестехиздат, 1932.
- Павильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. - В кн.: Фауна СССР. ч. I. М.: Изд-во АН СССР, 1936.
- Павильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. - В кн.: Фауна СССР. ч. II. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Павильщиков Н.Н. Определитель жуков-дровосеков Армении. Ереван, 1948.
- Павильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. - В кн.: Фауна СССР, ч. III. М.: Изд-во АН СССР, 1958.
- Прозоров И. Большой черный усач на пихте сибирской. - Труды Сибирского ЛТИ. Красноярск, 1958, вып. 2, 21, с. 15-122.
- Рожков А.С. Процесс ослабления защитной способности луба листовенницы личинками алтайского усача. - Информ. бюл. Сиб. ин-та физиол. и биохим. раст. СО АН СССР, 1970, вып. 6, с. 111-113.
- Рожков А.С. Вредность алтайского листовенничного усача в горных лесах Забайкалья. - Зап. Забайкальск. фил. Геогр. об-ва СССР, 1971, вып. 54, с. 144-147.
- Руднев Д.Ф. Большой дубовый усач в лесах Советского Союза. - Киев: Изд-во АН УССР, 1957.
- Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Усачи винограда амурского. Новосибирск: Наука, 1974.
- Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Жуки-дровосеки ивовых лесов Сибири. М.: Наука, 1975.
- Шаблювский В.В. К зоогеографии дровосеков дальневосточных смешанных лесов. - В кн.: Фауна и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: Изд. БПИ ДВФ СО АН СССР, 1968, с. 11-27.
- Шаблювский В.В. Зоогеографический очерк фауны дровосеков восточносибирских хвойных лесов. - Труды БПИ ДВФ СО АН СССР, 1970, № 2, с. 45-66.
- Шаблювский В.В. К биологии жуков-дровосеков. - В кн.: Энтомофауна советского Дальнего Востока. - Труды БПИ ДВНЦ АН СССР, 1973, 9, с. 112.
- Abrahamson L.P., Newsome L. Treeage influences trunk borer infestations in cottonwood plantations. - Forest Sci., 1972, 18, 3, p. 231-232.
- Becker H. Über die Verbreitung des Hausbockkäfers *Hylotrupes bajulus* (L.) Serville (Coleoptera, Cerambycidae). - Z. angew. Entomol., 1970, 67, 2, p. 99-102.

Breuning S. Catalogue des Lamiaires du Monde (Coleoptera, Cerambycidae). München: Verl. Mus. G. Frey Tutzing, 1958, 1959, 1960, 1/3. Lief.

Breuning S., Villiers A. Cerambycides des Turquie (2^e nota). - Entomologiste, 1967, 23, 3, p. 59-63.

Cavalcaselle B. Il tardo dell'eucalitto (Phoracantha semipunctata Fabr.): biologia mezzi di lotta. - Cellul. e carta, 1971, 22, p. 17-22.

Cavalcaselle B., Contini C. Osservazioni preliminari sugli insetti xilofagi dell'eucalitto in Italia. - Bull. Soc. Sarda Sci. Natur., 1973, 12, p. 125-136.

Craighead F.C. North American Cerambycid larvae. - Bull. Dept. Agr. Canad., 1923, p. 27.

Demelt C. Beitrag zur Kenntnis der Cerambycidenfauna Kleinasiens und 13. Beitrag zur Biologie paläarktischen Cerambyciden, sowie Beschreibung einer neuen Oberea-Art. - Entomol. Bl., 1963, 59, S. 132-151.

Demelt C. Biologie mitteleuropäischen Bockkäfer. Jena: Fischer, 1966.

Demelt C.I. Nachtrag zur Kenntnis der Cerambyciden-Fauna Kleinasiens. - Entomol. Bl., 1967, 63, 2, S. 106-109.

Drouin J.A., Wong H.R. Biology, damage, and chemical control of the poplar borer (Saperda calcarata) in the junction of the root and stem of balsam poplar in western Canada. - Canad. J. Forest Res., 1975, 5, 3, p. 433-439.

Duffy E.A.J. The immature stages of Hawaiian Cerambycidae, with a key to larvae. - Proc. Hawaiian Entomol. Soc., 1952-1953a, 15, 1, p. 135-158.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of British and Imported Timber Beetle. (Cerambycidae). London, 1953b.

Duffy E.A.J. Monograph of the Immature of African Timber Beetles. London, 1957.

Duffy E.A.J. Monograph of the Immature Stages of Neotropical Timber Beetles. London, 1960.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of Australasian Timber Beetles (Cerambycidae). London, 1963.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of Oriental Timber Beetles (Cerambycidae). London, 1968.

Fowler W.W. The Coleoptera of British Island. London, 1889-1890, p. 214-556.

French J.R.J. Occurrence and control of European house borer in New South Wales. - Austral. Forest., 1969, 33, 1, p. 13-18.

Funke W. Zur Biologie und Ethologie einheimischer Lamini (Cerambycidae, Coleoptera). - Zool. Jahrb. Abt. 3, 1967, 85, p. 73-176.

Gahan C.J. Fauna of British India. (Coleoptera, Cerambycidae). V1. London, 1906.

Garland J.A., Worden H.A. Feeding and mating of the longicorn beetle *Saperda calcarata* Say. (Coleoptera, Cerambycidae). - Manitoba Entomol., 1969, 3, p. 81-84.

Gorius U. Untersuchungen über den Lärchenbockkäfer, *Tetropium gabrieli* Weise mit besonderer Berücksichtigung seines Messenwechsels. - Z. angew. Entomol., 1955, 8, 1, p. 157-205.

Gressitt J.L. Longicorn beetles of China. - Longicornia, 1951, 2, p. 1-667.

- Gressitt J.L., Rondon J.A.* Cerambycids of Laos (Disteniidae, Prioninae, Philinae, Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae). - Par. insects monogr., 1960, 24.
- Grimble D.G., Nord J.C., Knight F.B.* Oviposition characteristics and early larval mortality of *Saperda inornata* and *Oberea schaumii* in Michigan 'aspen'. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1969, 62, 2, p. 308-315.
- Hellrigl K.G.* Einige neue Erkenntnisse über die Bionomie der europäischen Monochamus - Arten (Coleoptera, Cerambycidae). - Anz. Schädlingsk. und Pflanzenschutz, 1971, 44, 1, S. 3-8.
- Hellrigl K.G.* Cerambycidae. - Forstschädlinge Europas, 1974, 2, S. 130-202.
- Heyrovský L.* Tesarikoviti. Cerambycidae Fauna ČSR. Praha, 1955.
- Hoviak C.D.* The european house borer *Hylotrupes bajulus* (L.) in Australia research requirements and establishment of laboratory cultures. - Z. angew. Entomol., 1972, 72, 2, p. 141-148.
- Juutinen P.* Zur Biologie und förstlichen Bedeutung der Fichtenböcke (Tetropium Kirby) in Finnland. - Acta entomol. fenn., 1955, 11, p. 1-112.
- Kantardzhieva-Minkova.* Keys to Bulgarien Cerambycidae. - Mitt. bulg. entomol. Ges., 1936, 9.
- Kaszab Z.* Cicerek - Cerambycidae. - In: Fauna Hung. Budapest, 1971. vol. 106.
- Kemner N.* Zur Kenntnis der Entwicklungsstadien und Lebensweise der schwedischen Cerambyciden. - Entomol. tidsk., 1922, 43, p. 81-138.
- Kojima K., Hayashi M.* Longicorn beetles. - In: Insects Life in Japan. Hoikusha Publ., 1969, vol. 1.
- Krol A., Skrzypczyńska M.* Modrzew europejski, *Larix decidua* Mill nowa roślina pokarmowa larw *Leptura scutellata* F. (Coleoptera, Cerambycidae). - Prz. zool., 1974, 18, 1, p. 113-116.
- Linsley E.G.* The Cerambycidae of North America. Pt I. Introduction. Univ. Calif. Press, 1961.
- Linsley E.G.* The Cerambycidae of North America. Pt II. Taxonomy and classification of the Parandrinae, Prioninae, Spondilinae, Aseminae. Univ. Calif. Press, 1962a.
- Linsley E.G.* The Cerambycidae of North America. Taxonomy and classification of the subfamily Cerambycinae, tribes Opsiniini through Megaderini. Univ. Calif. Press, 1962b.
- Linsley E.G.* The Cerambycidae of North America. Cerambycinae: Elaphodiini, Rhinotragini. Univ. Calif. Press, 1963.
- Linsley E.G.* The Cerambycidae of North America. Cerambycinae: Callichromini - Ancylocherini. Univ. Calif. Press, 1964.
- Mandl K.* Über die europäischen Arten der Gattung *Arhopalus* Serville (*Criocephalus* Mulsant) und Beschreibung einer neuen Subspecies der *Arhopalus ferus* Muls. (Coleoptera, Cerambycidae). - Mitt. Münch. entomol. Ges., 1972, 62, S. 154-162.
- Marović R.* Razvice velike hrastove strizibube - *Cerambyx cerdo* L. u laboratorijskim uslovima. - Acta entomol. jugsol., 1973, 2, 1/2, p. 3-11.
- McKeown H.C.* Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of Australia. - Mem. Austral. Mus., 1947, 10, p. 1-140.

- Mikšić R., Georgijević E. Cerambycidae Jugoslavije. Belgrad, 1971.
- Mulsant M.E. Histoire naturelle des Coléoptères de France. Longicornes. Paris, 1862-1863.
- Myers W.L., Knight F.B., Grimbale D.G. Frequency of borer attacks as related to character of aspen sucker stands: a comparative study of *Oberea shaumii* and *Saperda inornata*. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1968, 61, 6, p. 1418-1423.
- Năstase Gh. Contributii la cunoașterea biologiei dăunătorului *Saperda carcharias* L. - Rev. pădurilor, 1966, 81, 3, p. 141-143.
- Nord J.C., Grimbale D.G., Knight F.B. Biology of *Saperda inornata* (Coleoptera, Cerambycidae) in trembling aspen, *Populus tremuloides*. - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, 65, 1, p. 127-135.
- Nüssler H. Der Grosse Eichenbock unter Naturschutz. - Naturschutzarb. und Naturk. Heimatforsch. Sachsen, 1972, 14, 1, S. 30-37.
- Panin S., Săvulescu N. Coleoptera familia Cerambycidae (Croitori). - Fauna Repub. popul. rom. Bucharest, Insecta, 1961, 10, 5.
- Piras L., Cotini C., Pisano P. Sulla introduzione in Europa di un Cerambycidae australiano parassita di Eucalyptus: *Phoracantha semipunctata* Fab. (Coleoptera, Cerambycidae). - Boll. Soc. entomol. ital., 1970, 102, p. 58-63.
- Planet L.M. Histoire naturelle des longicornes de France. Paris, 1924.
- Raske A.G. Notes on the biology of *Tetropium parvulum* (Coleoptera, Cerambycidae) in Alberta. - Canad. Entomol., 1973, 105, 5, p. 757-760.
- Reitter E. Fauna Germanica. - Die Käfer des Deutschen Reiches, IV. Stuttgart, 1912-1913, S. 2-72.
- Ross D.A., Vanderwal H. A spruce borer, *Tetropium cinnamopterum* Kirby, in interior British Columbia. - J. Entomol. Soc. Brit. Columbia, 1969, 66, p. 10-14.
- Saalas U. Die Fichtenkäfer Finnlands I. - Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A8. Helsinki, 1917, 1.
- Saalas U. Die Fichtenkäfer Finnlands II. - Ann. Acad. sci. fenn., 1923, 22, p. 349-432, 713-717.
- Saito K. On the longicorn beetles of Korea. - Sci. Pap. 25th Ann. Agr. For. Coll. Suigen, 1932, p. 439-478.
- Schimitschek E. *Tetropium gabrieli* und *Tetropium fuscum* L. Ein Beitrag ihrer Lebensgeschichte und Lebensgemeinschaft. - Z. angew. Entomol., 1929, 15, 2, S. 230-334.
- Schiødte J.C. Danmarks cerambyces. - Naturhist. tidsskr., 1863, 3, p. 483-576.
- Schnaiderova J. Przyczyny masowego występowania rzemlików (*Saperda carcharias* L. i *Saperda populnea* L.) na ziemiach polskich. - Pr. Inst. bad. leś., 1968, p. 335-357.
- Schnaiderova J. Rzemlik osinowiec (*Saperda populnea* L. - Cerambycidae, Coleoptera) - znazenie gospodarczem, metody profilaktyki i zwalczania. - Pr. Inst. bad. leś., 1970, p. 387-389, 3-47.
- Starzyk J.R. Sichrawa górska - *Gaurotes virginea* L. (Coleoptera, Cerambycidae) wtórny szkodnik zwierka pospolitego. Cz. I. Morfologia, biologia i ekologia. - Acta agr. et silv. Ser. silv., 1970, 10, p. 39-96.

Starzyk J.R. Sichrawa górska - *Gaurotes virginea* (L.) (Coleoptera, Cerambycidae) wtórny szkodnik świerka pospolitego. Cz. II. Ekologia populacji imago, czynniki organiczające rozród i znaczenie gospodarcze. - *Acta agr. et silv. Serv. silv.*, 1970, 10, p. 97-126.

Starzyk J.R. Kozioróg dębosz *Cerambyx cerdo* L. w Puszczy Niepolomickej. - *Chronmy przyr. ojez.*, 1973, 29, 1, p. 22-30.

Strojny W. Kozioróg dębosz, *Cerambyx cerdo* L. (Cerambycidae), na terenie Polski. - *Prz. zool.*, 1967, 11, 1, p. 29-43.

Strojny W. Kozioróg dębosz, *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera, Cerambycidae), na wybranych debach we Wrocławiu. - *Prz. zool.*, 1974, 18, 3, p. 373-380.

Strojny W. Żer chraszczy rzemlika topolowca - *Saperda carcharias* (L.) (Coleoptera, Cerambycidae) na korze pedów topoli osiki *Populus tremula* L. - *Pol. pis entomol.*, 1975, 45, 3/4, p. 625-632.

Strojny W., Czaplicka H. Niektóre problemy z biologii rzemlika osikowca, *Saperda populnea* (L.) (Coleoptera, Cerambycidae). - *Prz. zool.*, 1975, 19, 3, p. 309-321.

Szontagh P. A kis nyárfacincér (*Saperda populnea* L.) hazai életmódja és káros' tása. - *Allat. közl.*, 1967, 54, 1/4, p. 173-180.

Szontagh P. Adatok a nagy nyárfacincér (*Saperda carcharias* D.) hazai életmódjához és kárositasához. - *Allat. közl.*, 1971, 58, 1/4, p. 136-141.

Thomas H. Zur Bekämpfung des Grossen Pappelbockes, *Saperda carcharias* L. - *Soz. Forstwirt.*, 1975, 25, 5, S. 154-156.

Villiers G.B. Coléoptères cerambycides de l'Afrique du Nord. - *Faune de l'Empire Française*, V. Paris, 1946.

Villiers A. Coléoptères cerambycides de Turquie (1^{re} Part). - *Entomologiste*, 1967a, 23, 1, p. 18-22.

Villiers A. Contribution à la faune de l'Iran. I. Coléoptères Cerambycidae. - *Ann. Soc. entomol. France. N.S.*, 1967b, 3, 2, p. 327-379.

Zivojinović S. Zur Biologie und Bekämpfung des kleinen Pappelbockes (*Saperda populnea* L.) in Jugoslawien. - *Z. angew. Entomol.*, 1961, 48, 4, S. 410-422.

Zoltán K. Cencérch - Cerambycidae. - *Fauna hung.*, 1971, 106, 5, p. 1-283.

ЛИЧИНКИ ЖУКОВ-ПЫЛЬЦЕЕДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА ALLECULINAE ФАУНЫ СССР

М. И. Дубровина, Т. В. Гусакова, Б. М. Мамаев

Семейство Alleculidae - сравнительно небольшая всесветно распространенная группа жуков, близкая к Tenebrionidae. Почти во всех случаях можно уверенно отличить пыльцеедов от чернотелок по гребенчатости коготков имаго. Признаки, позволяющие четко дифференцировать личинок этих двух семейств, пока неизвестны.

Личинки пыльцеедов неизменно характеризуются гладким цилиндрическим почти совершенно голым телом, сильной склеротизацией покровов, особенно далеко зашедшей на брюшных сегментах, где хорошо сохраняется только плевро-стернальный шов или исчезает даже и он. Для личинок пыльцеедов типичен длинный, раздвоенный на вершине вырост переднего края гипофарингеальной склеромы. Анальный сегмент овальной или конической формы, вдавления, выросты, бугорки, шипы и гребни на его тергите обычно отсутствуют, а если развиты, то не столь сильно, как у личинок чернотелок.

Семейство Alleculidae принято разделять на два подсемейства [Borchmann, 1910]: Omophilinae и Alleculinae.

Подсемейство Omophilinae, распространенное в Палеоарктике, имеет более специализированных почвообитающих личинок. Им свойственна полная или почти полная редукция плевральных швов, недоразвитие 3-го членика усиков, мощные передние конечности копательного типа, иногда наличие на вершине анального сегмента выемки и небольших шипиков.

Подсемейство Alleculinae распространено во всех частях света, преимущественно в тропиках. Его личинки имеют развитые на всех брюшных сегментах превральные швы, 3-члениковые усики, менее сильно различающиеся по размерам и вооружению ноги, равномерно выпуклый, лишенный какого-либо вооружения анальный сегмент. Голова, ноги и 9-й тергит с немногочисленным, но устойчивым набором щетинок.

В фауне СССР насчитывается около 80 видов жуков-пыльцеедов подсемейства Alleculinae. Значительная их часть развивается в разлагающейся древесине. Личинки этих жуков - довольно характерный компонент энтомокомплекса, формирующегося после отмирания дерева [Dajoz, 1966; Kelner-Pillault, 1967]. Обычно они многочисленны в сильно разрушенных участках пней и стволов как хвойных, так и лиственных деревьев, а также в трухе их дупел.

Значение пыльцеедов-аллекулин в ксилофильных энтомокомплексах невозможно изучать без надежной диагностики личиночных фаз их развития. Детальные сведения о личиноч-

ных признаках дают также материал для понимания морфо-экологических основ эволюции группы, ее систематического положения в тенебриоидном комплексе *Heteromera*.

Опубликованные в прошлом веке описания личинок пыльцедов обобщены Зейдлицем [Seidlitz, 1896], однако почти все они, за исключением детально иллюстрированной работы Шюдте [Schjødte, 1877-1878], для целей современной диагностики очень несовершенны. Лишь в 40-50-х годах нашего столетия появились работы, содержащие основные признаки личинок Alleculinae и определительные таблицы североамериканских [Böving, Craighead, 1931; Craighead, 1950] и европейских [Korschefsky, 1943] родов и видов. Сведения о личинках, наиболее обычных и широко распространенных в европейской части СССР представителей подсемейства, содержит статья Б.Р. Стригановой [1961] - единственная специальная работа, посвященная рассматриваемой группе и содержащая видовые описания и родовые диагнозы. В двух последних работах рассматриваются в общей сложности личинки восьми видов из пяти европейских родов.

Предпринимаемая нами новая обработка личинок этой группы отвечает задачам широкого изучения ксилофильных энтомокомплексов нашей страны [Мамаев, 1977]. Она стала возможной благодаря значительному накоплению новых материалов в масштабе фауны СССР.

В настоящей публикации приводится общая морфологическая характеристика, родовые диагнозы и определительная таблица всех представленных в фауне СССР родов и 30 относящихся к ним видов, а также сравнительный эколого-морфологический анализ изученных личинок. Она подготовлена главным образом на основе оригинальных коллекционных материалов, хранящихся в коллекции лаборатории экологии сообществ наземных беспозвоночных ИЭМЭЖ'а АН СССР и коллекции кафедры энтомологии МГУ.

Материал собирался авторами в разных точках Советского Союза: в широколиственных, буковых и дубово-грабовых лесах Предкарпатья и Закарпатья (р-н г. Львова, Ужгород, Хуста); на Северном Кавказе и в Закавказье в хвойно-широколиственных лесах среднего горного пояса (р-н г. Боржоми), в дубовых лесах (в р-не г. Сухуми и пос. Ново-Прохладное), в смешанных лесах Убинского лесничества, в пойменных лесах р. Мзымта (в р-не г. Красная Поляна); в грабовых лесах и степных участках Черкасской и Ворошиловградской областей; в дубравах Тульских засек, на лугово-степных опушках дубрав Центрально-Черноземного заповедника; в смешанных лесах Воронежской, Волгоградской, Ярославской областей; в пойменных турангово-лоховых лесах р. Амударья, в Репетекском заповеднике и в районе колодца Донгусбурун, Центральные Каракумы (Туркмения); в хвойно-лиственных лесах Забайкалья (г. Бабушкин, пос. Таежный); в смешанных лесах Приамурья и Приморья, на территории Уссурийского, Хинганского и Хехцирского заповедников; в смешанных островных лесах Курильской гряды (о-в Кунашир).

В процессе работы проводилась препаровка личинок, изготовление временных (в глицерине) и постоянных (в каннадском балзуме) препаратов усиков, ротовых органов, ног и анального сегмента. Ряд структур (опушение усиков, форма коготковых шипиков) могут быть достаточно четко рассмотрены лишь под микроскопом в проходящем свете. Это необходимо учитывать при определении личинок по предлагаемой нами определительной таблице.

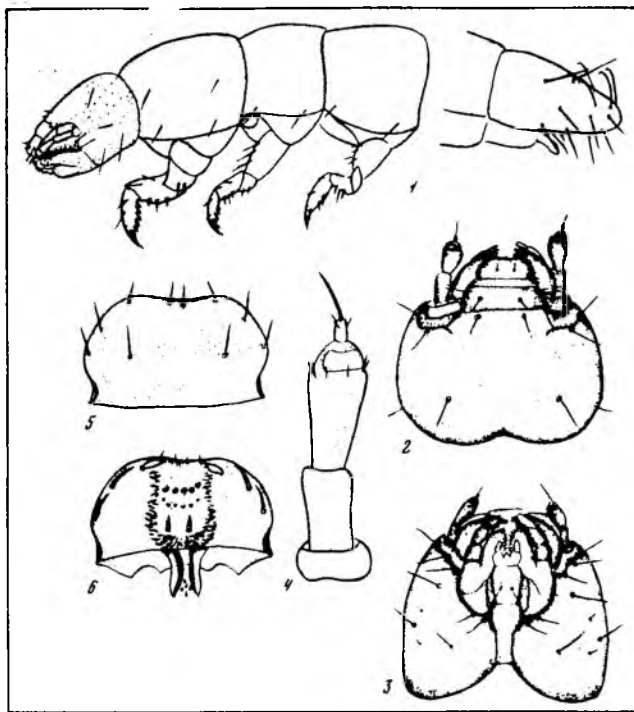
ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Тело личинок длинное, параллельно-стороннее, цилиндрическое. Покровы голые, всегда более или менее явственно склеротизированные, глянцево-блестящие. Окраска светлая, обычно соломенно-желтая. Темнее окрашены, как правило, продольно-рубчатые заднекрайние каемки грудных и брюшных сегментов, иногда также головная и хвостовая части личинок. Переднегрудной сегмент имеет каемку и на переднем крае (рис. 1,1). У некоторых видов по переднему краю среднегрудного сегмента сверху проходит темная поперечная полоска. Более или менее многочисленными щетинками покрыты лишь ротовые органы, ноги и последний брюшной сегмент.

Голова слегка подогнута вниз, в профиль овальная, сверху почти всегда немного длиннее своей максимальной ширины. Эпикраниальные швы выражены тем сильнее, чем больше склеротизована головная капсула. Лобные швы Y-образно расходятся за серединой головы и на уровне глазков, как правило, вторично ветвятся, теменной шов прямой, тянется до заднего края головы. Глазки обычно развитые, простые или раздвоенные. Хетотаксия головной капсулы характеризуется наличием двух дорсальных пар щетинок, одной вентральной пары вблизи горловых швов и группы боковых щетинок (рис. 1,2,3).

Усики трехчлениковые, их 1-й и 2-й членики в большинстве случаев соизмеримы по длине, подковообразная сенсорная площадка на вершине 2-го членика более или менее выпуклая, при основании с тремя короткими щетинками или венчиком из нескольких таких щетинок. 3-й членик маленький, узкий, цилиндрический, с длинной щетинкой на вершине и с тремя-четырьмя короткими щетинками в основании (рис. 1,4).

Наличник поперечный, трапециевидный, в передней половине гладкий, перепончатый; в задней - склеротизированный, с двумя парами (реже с большим числом) щетинок, сгруппированных по бокам. Верхняя губа поперечно-овальная, на переднем крае слегка двух- или трехлопастная, ее дорсальная поверхность в большинстве случаев несет 10 щетинок: 8 краевых и 2 дорсальных; последние вместе с двумя задними краевыми щетинками образуют поперечный ряд из четырех щетинок (рис. 1, 5, 6). Этот тип хетотаксии иногда усложняется за счет увеличения числа щетинок в поперечном ряду. Вооружение эпифарингеальной поверхности верхней губы у всех личинок более или менее стандартно (рис. 1,6).

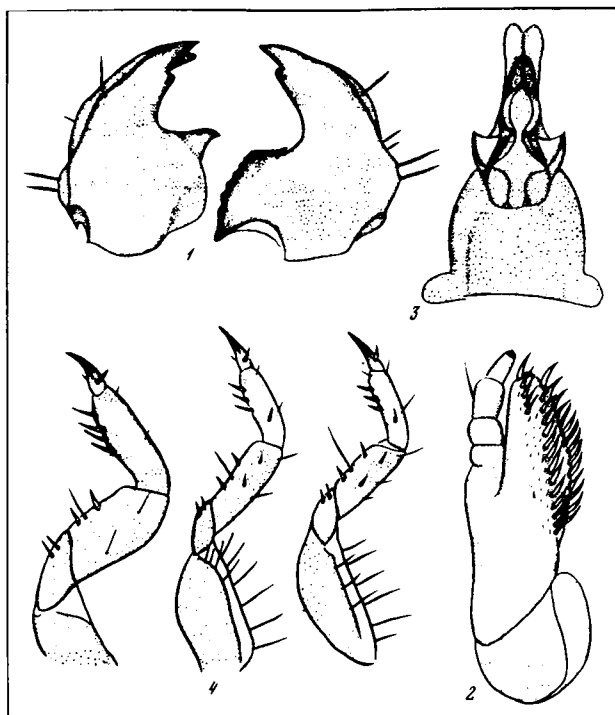


Р и с. 1. Детали строения личинок *Mucetocharina puncticollis* Rtt. (1), *Mucetochara satanula* Reitt. (2-6)

1 - передний и задний конец личинки; 2, 3 - головная капсула, вид сверху и снизу; 4 - антенна; 5, 6 - верхняя губа, вид сверху и снизу

Мандибулы несколько асимметричные, с хорошо дифференцированными трехзубчатыми вершинами, режовой и моларной частями (рис. 2, 1). Дорсальное боковое ребро хорошо выражено, в апикальной части иногда имеет вид отогнутого бортика (латеральный гребень). Сверху при основании, иногда от обособленного выступа, отходят 2-4 щетинки, в одних случаях короткие и прямые, в других - очень длинные и изогнутые на вершинах. По 2-3 щетинки отходит и от нижней боковой грани, а одна укороченная - от середины верхней боковой грани. Моларная часть правой мандибулы равномерно зазубренная или более крупно и сложно расчлененная. На левой мандибуле моларная поверхность прикрыта сверху плоским козырьком, имеющим спереди зубцевидный выступ.

Максиллы расчленены на две части - кардо и стипес. В основании максилл к кардо примыкает валикообразная сочленовная доля. Стипес несет жевательную лопасть и трехчленный щупик, сидящий на хорошо выраженном пальпигере. Жевательная лопасть максилл нерасчлененная, с двумя рядами крепких листовидных шипов, образующих ромбовидную

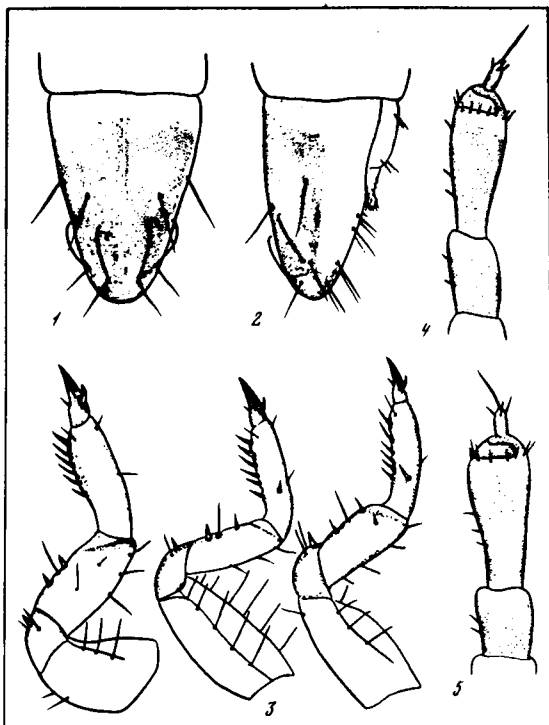


Р и с. 2. Детали строения личинок рода *Nymphenurus* Muls. (*N. doublieri* Muls.)

1 - мандибулы, дорсальная сторона; 2 - максилла, дорсальная сторона; 3 - гипофаринкс; 4 - ноги (передняя, средняя, задняя)

площадку, и с апикальным коротким рядом из таких же шипов, расположенных сбоку и снаружи от нее (рис. 2,2). Максиллярные щупики трехчлениковые, их предпоследний членик вооружен двумя щетинками, последний - коротко-овальный или удлинённый. В нижней губе субментум отчетливо обособлен от ментума и лежащей ниже его горловой пластинки. На субментуме и прементуме обычно располагается по 2 щетинки, ментум несет 4, а иногда и больше щетинок. Нижнегубные щупики 2-члениковые, язычок между ними маленький, с двумя короткими щетинками. Склерома гипофаринкса имеет характерную кувшинообразную форму (рис. 2,3), парные основные лопасти обычно угловидно выступающие. Вершинный отросток длинный, на вершине слегка раздвоен, его лопасти иногда зазубрены.

Грудные и брюшные сегменты, кроме 9-го и 10-го, мало отличаются друг от друга формой и размерами. 1-й и 3-й грудные сегменты более массивные, а среднегрудной сегмент явственно укорочен по сравнению с предыдущим и последующим сегментами. Стерниты груди и брюшка отделены от тергитов отчетливыми продольными швами. Задняя часть стер-



Р и с. 3. Детали строения личинок рода *Allecula* F.: *A. rhenana* Bach. (1-4), *A. morio* F. (5)

1 - анальный сегмент, сверху; 2 - то же, сбоку; 3 - ноги; 4, 5 - антенны

нальной поверхности переднегруди иногда образует выпуклую опорную камеру передних ног. На груди развиты только крупные, округло-овальные среднегрудные дыхальца. Дыхальца брюшных сегментов гораздо меньших размеров, круглые. Каждый полутергит груди несет 2 симметрично расположенных ряда из двух-трех широко расставленных длинных щетинок, вдоль верхнего края и заднекрайней каемки. Стерниты брюшка только с парой щетинок вдоль заднекрайних каемок.

Ноги (рис. 2, 4) 4-члениковые, отходят от грудных стернитов наклонно вперед. Передние ноги обычно массивные, но не всегда длиннее 2-й и 3-й пар ног. Тазики конические; передние - относительно короткие, средние и задние - сильно вытянутые, с двумя рядами длинных щетинок, окаймляющих бороздку для вкладывания бедра. Вертлуги овально-выпуклые, короткие, с двумя-тремя шипиками или щетинками. Бедро такой же ширины, как вертлуг, но в 1,5-2 раза длиннее его, на внутреннем ребре также несет группу шипиков или щетинок. Голенелапка всегда несколько уже бедра, при основании изогнутая, на ее внутреннем ребре близ коготка всегда развит гребень, состоящий из нескольких крепких утолщенных посередине шипиков. Коготки силь-

но склеротизованные, особенно на вершине, серповидные, при основании с каждой стороны несут по крепкому, часто изогнутому на вершине шипику, снаружи иногда щетинку.

Анальный сегмент (рис. 3,1) сверху треугольный, овальный или конический, со всех сторон равномерно суженный и закругляющийся к вершине. Анальная подпорка либо небольшая, крышечковидная и относительно плоская, либо крупная и выпуклая, с двумя сильно удлинненными коническими подталкивателями. Вооружение анального сегмента представлено простыми и незначительно модифицированными щетинками.

Можно выделить три поперечных пояса этих щетинок: вершинный, срединный и основной, каждый из которых включает три пары щетинок: дорсальную, латеральную и вентральную. Модифицированы - утолщены или крючковидно изогнуты бывают лишь дорсальные щетинки вершинного и срединного поясов. Некоторые пары щетинок, особенно вентральные, могут исчезать или смещаться друг относительно друга.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА ALLECULINAE

- 1(14) Верхняя губа несет сверху поперечный ряд из четырех попарно сдвинутых к бокам щетинок (рис. 1,5). На внутреннем крае бедра передних ног, кроме длинных щетинок, имеется 1 или 2 утолщенных шипика (рис. 2,4).
- 2(9) На задних наружных углах мандибул имеются 2 короткие прямые заостренные щетинки, 5 пар дорсальных и вентральных щетинок анального сегмента расположены в его вершинной половине (рис. 3,1,2). От основания коготка отходит в одну сторону короткий толстый шипик, в другую - тонкая щетинка (рис. 2,4).
- 3(4) Задние ноги отчетливо длиннее средних (рис. 11), несут на внутреннем крае голенелетки 2-3 утолщенных шипика Mycetochara Berth.
- 4(3) Задние ноги почти такой же длины, как средние, несут на внутреннем крае коленелетки от 3 до 6 утолщенных шипиков (рис. 3,3).
- 5(6) 1-й и 2-й членики антенн по бокам с несколькими короткими торчащими щетинками (рис. 3,4,5). Подталкиватели анального сегмента густо покрыты короткими щетинками Allecula F.
- 6(5) 1-й и 2-й членики антенн без щетинок по бокам. Подталкиватели анального сегмента покрыты редкими короткими щетинками.
- 7(8) Утолщенный шипик на коготках прямой, заостренный (рис. 4, 1,2). Подпорка анального сегмента умеренно выпуклая, подталкиватели достигают лишь половины ее длины. Анальный сегмент удлинненно-конический, на вершине широко закругленный Mycetocharina Seidl.

- 8(7) Утолщенный шипик на коготках в вершинной части изогнут (рис. 2,4). Подпорка анального сегмента сильно выпуклая, подталкиватели почти одинаковой с нею длины. Анальный сегмент яйцевидный, на вершине узко закругленный Hymenorus Muls.
- 9(2) На задних наружных углах мандибул имеются от 2 до 4 длинных (заходящих за задний край наличника), изогнутых на вершине щетинок (рис. 5,3). На анальном сегменте 4 пары дорсальных и вентральных щетинок, доходящие почти до самого его основания (рис.5,4). От основания коготка в обе стороны отходит по короткому утолщенному шипику.
- 10(13) Передний край 1-го грудного сегмента несет по 2 длинных щетинки с обеих сторон тергита. Передний край среднегрудного тергита окаймлен тонкой темной полоской. На задних углах мандибул имеется четное количество длинных щетинок (2 или 4).
- 11(12) 1-й членик антенн короче 2-го. Сенсорная площадка на вершине 2-го членика уплощенная (рис. 5,9). Моларный выступ правой мандибулы трехзубчатый Prionychus Sol.
- 12(11) 1-й членик антенн равен 2-му или превосходит его по длине (рис. 5,1,2). Сенсорная площадка на вершине 2-го членика выпуклая. Моларный выступ правой мандибулы разделен глубокой выемкой (рис. 5,3) Hymenalia Muls.
- 13(10) Передний край 1-го грудного сегмента несет по 3 длинных щетинки с обеих сторон тергита (рис. 6,2). Темной полоски на переднем крае среднегрудного тергита нет или если она имеется, то количество длинных щетинок на задних углах мандибул нечетное (3) Isomira Muls.
- 14(1) Верхняя губа несет сверху поперечный ряд из пяти или большего количества равномерно расставленных щетинок (рис. 7,1). Внутренний край передних бедер вооружен только длинными щетинками.
- 15(16) Диск верхней губы несет поперечный ряд из пяти щетинок Gonodera Muls.
- 16(15) Диск верхней губы более чем с пятью щетинками, расположенными двумя неправильными рядами.
- 17(18) Наличник с двумя центральными щетинками и с двумя боковыми пучками щетинок (рис. 7,1) Pseudocistela Groth.
- 18(17) Наличник только с четырьмя попарно сдвинутыми к бокам щетинками (рис. 8,1) . . . Microcistela Pic.

Триба ALLECULINI

Личинки среднего или крупного размера. Передние ноги немного, иногда заметно, превышают по длине и ширине средние и задние. Голенелетки всех трех пар ног с примерно одинаковым (5-7) количеством шипиков, образующих гребень. На диске верхней губы в поперечном ряду всегда 4 щетинки. От задних углов мандибул отходят 2 короткие прямые или

2-4 очень длинные изогнутые на вершинах щетинки. Передний край среднегрудного тергита иногда окаймлен узкой темной полоской. Анальный сегмент удлинённый, в профиль и по бокам довольно резко овально или конически суженный к вершине. Щетинки сконцентрированы преимущественно в вершинной половине 9-го тергита. Анальная подпорка, за некоторыми исключениями, крупная, выпуклая, с длинными подталкивателями.

РОД ALLECULA F.

Личинки довольно крупные, 16-20 мм, бледно-желтые, могут иметь более темно окрашенные сильнее склеротизованные головной и хвостовой участки тела. Головная капсула слабо расширена к основанию, покрыта очень мелкими темными щетинками. На 1-м и 2-м члениках антенн развито редкое отстоящее волосяное опушение. Глазки явственные, более или менее цельные или раздвоенные. Хетотаксия диска верхней губы широко распространенного типа: 3 - 2 - 3 по переднему краю и 2 щетинки в центре. Наличник, как и у большинства других родов, вооружен четырьмя щетинками, попарно сдвинутыми к бокам. Антенны с густым венчиком из 16-18 коротких щетинок, окаймляющих сенсорную площадку на вершине 2-го членика, по бокам первого и второго члеников несколько коротких, торчащих щетинок (рис. 3, 4, 5). Правая мандибула с трехзубчатым моларным выступом. Две прямые короткие щетинки в задних углах мандибул отходят от общего закругленного выступа. Склерома гипофаринкса с длинной на вершине двухлопастной, а при основании желобчатой срединной долей. Наружный апикальный ряд шипиков на вершине жевательной лопасти максилл состоит из 4-5 листовидных хет. Весь лабио-максиллярный комплекс равномерно и мелко опушен. Все три пары ног примерно одинаковой длины. Основание коготков с одной стороны с утолщенным и изогнутым на вершине шипиком, с другой - с тонкой щетинкой. Внутренний край голенелапок всех трех пар ног с гребнем из 5-6 шипов (рис. 3, 3). Анальный брюшной сегмент сверху яйцевидный, в профиль удлинённо-овальный. Анальная подпорка выпуклая, длинная, анальные подталкиватели составляют примерно половину ее длины, густо опушены короткими щетинками. Дорсальные и латеральные щетинки сосредоточены в апикальной трети сегмента, из них две пары укорочены и крючковидно изогнуты на вершинах (рис. 3, 1, 2).

Материал. A. morio F., серия личинок, из которых выведено имаго, гнилая древесина дупла, бука. Закарпатье, июнь 1972 г. A. rhenana Vach., серия личинок из гнилой древесины лиственных пород. Закарпатье, июнь 1972 г., август 1971 г.; Кавказ: окр. г. Сухуми, гнилая древесина дупла дуба, окр. г. Боржоми, гнилая древесина липы, июнь 1977 г. A. belamellata Mars., серия личинок, с выведением имаго из гнилой древесины дупла пихты и ильмы. О-в Кунашир, июнь 1977 г.

- 1(4) Глазки маленькие, раздвоенные. Вершина анального сегмента сверху с двумя парами длинных крюковидных щетинок. Голенелепка задних ног, кроме гребня, несет 1 утолщенный шипик на наружной поверхности.
- 2(3) Покровы тела равномерно окрашенные, блестящие. 1-й членик антенн в 1,5 раза длиннее своей ширины, 2-й слабо расширенный к вершине, с немногочисленными щетинками вокруг сенсорной площадки (рис. 3,5). Западные области Украины и Белоруссии A.morio F.
- 3(2) Головной и хвостовой конец тела сильнее склеротизованы, темнее окрашены и более блестящие, чем срединная часть тела. 1-й членик антенн почти одинаковый в длину и в ширину, 2-й членик при вершине значительно расширен, с венчиком из многочисленных коротких щетинок. Закарпатье, Кавказ
 A.rhenana Bach.
- 4(1) Глазки крупные, цельные. Вершина анального сегмента с одной парой длинных крюковидных щетинок. Голенелепка задних ног, кроме гребня, несет 2 утолщенных шипика на наружной боковой поверхности. О-в Кунашир, Япония
 A.belamellata Mars.

РОД HYMENORUS MULS.
(H. DOUBLIERI MULS.)

Личинки средних размеров, перед окукливанием достигают длины 25 мм, одноцветные, бледно-желтые, с блестящими тонко исчерченными покровами. Тело слегка суженное к заднему концу. Головная капсула бледно окрашена, эпикраниальные швы расходятся в ее задней трети, перед наличником раздваиваются. 2-й членик антенн на 1/3 длиннее 1-го, к вершине конически расширенный, с довольно выпуклой сенсорной площадкой, окаймленной густым венчиком довольно крупных щетинок. Форма и вооружение верхней губы и наличника такие же, как у личинок предыдущего рода. Резцовые части мандибул узкие, асимметричные, трехзубчатые. Моларный выступ правой мандибулы клювовидно отогнут вниз, его внутренняя поверхность мелко и равномерно зазубренная (рис. 2,1). Гипофарингеальная склера сложной конфигурации, слегка асимметричная, с постепенно суживающимся к вершине срединным выростом (рис. 2,3). Максиллы обычного строения; апикальный внутренний ряд шипиков состоит из 5-7 крупных листовидных шипиков.

2-й грудной отдел короче равных друг другу по длине 1-го и 3-го. От переднего края стернитов 2-го и 3-го грудного и 1-го брюшного сегментов отходит сильно сближенная по средней линии пара щетинок. Конечности почти одинаковой длины. Передние ноги немного массивнее средних и задних. Вооружение всех ног почти одинаковое. Гребень голенелепки состоит из 4-6 крепких шипиков. Отходящий от основания коготка утолщенный шипик на вершине изогнут. По

одно-двум таким шипикам имеется еще на поверхности голенелетки и бедра средних и задних ног (рис. 2,4).

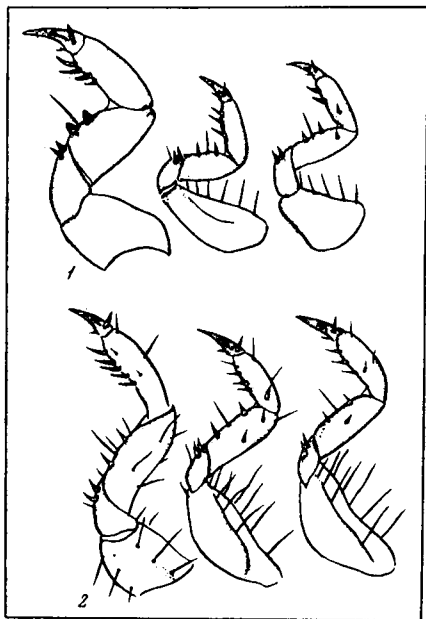
Анальный сегмент сбоку уплощенно-яйцевидный, сверху ширококонический с широко округленной вершиной. Анальная подпорка крупная, выпуклая, не короче половины всего сегмента; подталкиватели узкие, такой же длины, как подпорка, при основании слегка опущены короткими волосками. Вершина анального сегмента, как и у предыдущего рода, несет 5 пар дорсальных и вентральных щетинок, две из них на вершине загнутые, расположены в апикальной части сегмента. В нашей фауне - единственный представитель рода. Распространен у нас спорадически: в центре и на северо-западе европейской части, в некоторых ее южных районах, на Кавказе, а также в Восточной Сибири и на Алтае.

Материал. Серия личинок с выведением имаго из гнилой древесины дуба и сосны. Северный Кавказ, Убинская, июнь 1972 г.

РОД МУСЕТОШАРИНА SEIDL.

Личинки до 20 мм длиной, бледно-желтого или соломенно-го цвета. Заднекрайние полосы сегментов блестящие, темнее самих сегментов только на переднегруди и предпоследних брюшных члениках или совсем не выделяются на общем фоне тела. Голова сверху округло-квадратная или умеренно суженная от основания к наличнику. Эпикраниальные швы не всегда ясно выраженные. Глазки цельные или двойные, хорошо развитые. Первый членик антенн на $1/3-1/4$ короче второго, сенсорная площадка умеренно или довольно сильно

выпуклая. Вооружение верхней губы, наличника и мандибул такое же, как у личинок двух предыдущих родов. Моларный выступ правой мандибулы мелко равномерно зазубренный или явственно трехзубчатый. Жевательная лопасть максилл во внутреннем апикальном ряду несет 6-7 шипиков. Желобовидный выступ срединной лопасти гипофарингеальной склеромы простирается почти до самой ее вершины. Вооружение прементума, ментума и субментума обычное: соответственно 1, 2 и 1 пара щетинок



Р и с. 4. Передняя, средняя и задняя ноги личинок рода *Musetocharina* Seidl.

1 - *M. puncticollis* Rtt.;

2 - *M. deserticola* Sem.

1-й грудной сегмент сверху почти квадратный, не-много шире двух последующих. От переднего края тер-гита отходят две пары длинных тонких щетинок. На пе-реднем крае средне- и заднегрудного стернитов, как и у личинок предыдущего рода, расположена пара щетинок. Ноги или почти одинаковых размеров (*M. deserticola* Sem.) (рис. 4, 2) или их средняя и задняя пары сильно укорочены и утонь-шены (*M. puncticollis* Rtt.) (рис. 4, 1). В первом случае хетотаксия конечностей почти такая же, как у личинок ро-да *Hymenorus* Muls., во втором - гребень голенелетки со-стоит из четырех шипов, а внутренний край бедра и вертлу-га несут по два укороченных шипика типа сферохет на пе-редних ногах. Анальный сегмент сверху яйцевидный, сбоку полуовальный, более выпуклый сверху, чем снизу, его хето-таксия аналогична таковой у личинок двух предыдущих ро-дов, причем вершинная и срединная пары дорсальных щети-нок могут быть как модифицированными - крючковидными, так и простыми. Анальная подпорка умеренно длинная и выпуклая, подталкиватели составляют примерно половину ее длины. В нашей фауне этот род распространен только в Средней Азии.

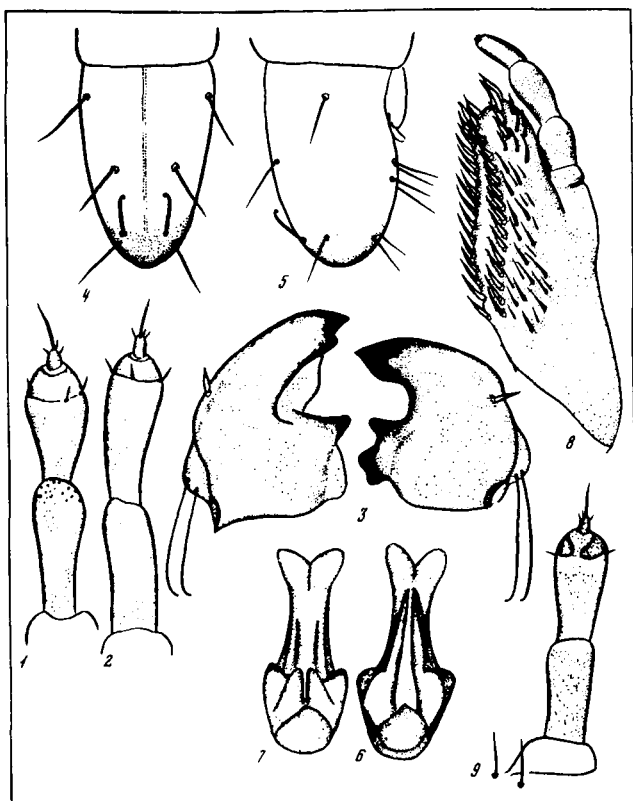
Материал. *M. deserticola* Sem., *M. puncticollis* Rtt., серия личинок из гнилых корней саксаула и детрита, сме-шанного с песком, с выведением имаго. Туркмения, Репетек, май 1973 г.

Определительная таблица видов рода *Mycetocharina* Seidl.

- 1(2) Передние ноги значительно длиннее и крупнее средних и задних, их бедра вооружены двумя сильно утолщенны-ми шипиками - сферохетами (рис. 4, 1). Вершина аналъ-ного сегмента сверху с двумя парами модифицированных крючковидных щетинок. 2-й членик антенн с редким или почти исчезающим венчиком щетинок вокруг сен-сорной площадки. Личинки мелкие (не более 15 мм). Туркмения *M. puncticollis* Rtt.
- 2(1) Все три пары ног почти одинаковых размеров, перед-ние бедра вооружены простыми удлинненными шипиками (рис. 4, 2). Анальный сегмент вооружен только просты-ми прямыми щетинками. 2-й членик антенн с хорошо развитым венчиком щетинок вокруг сенсорной площад-ки. Личинки крупнее (до 20 мм). Туркмения
. *M. deserticola* Sem.

РОД *HYMENALIA* MULS.

Личинка и куколка типового вида (*H. rufipes* F.) уже подробно описаны [Дубровина, 1967]. Имеются данные о ге-терогенности этого рода по имагинальным признакам [Дуб-ровина, 1975]. Однако до сих пор известны личинки лишь одной из трех выделенных внутривидовых групп. Они имеют относительно крупные размеры (до 30 мм). Покровы светло-желтые, блестящие, со столь же слабо склеротизованной головной капсулой. Более темно окрашены мандибулы и зад-



Р и с. 5. Детали строения личинок родов *Hymenalia* Muls., *Prionychus* Sol.: *H. rufipes* F. (1,6), *H. smirnovi* Dubrovina sp. n. (2-5,7,8), *P. melanarius* Germ. (9)

1,2,9 - антенны; 3 - мандибулы; 4 - анальный сегмент, сверху; 5 - то же, снизу; 6,7 - гипофарингеальная склера; 8 - максилла

некрайние каемки грудных и брюшных сегментов. Верхняя губа и наличник вооружены так же, как и у ранее рассмотренных родов. Антенны удлиненные за счет того, что 1-й членик равен или превышает по длине 2-й; сенсорная площадка очень выпуклая, при основании несет не более трех-четырех коротких щетинок (рис. 5,1,2). Мандибулы сильно склеротизованы, с хорошо развитыми латеральными гребнями на переднем крае. Дорсальное ребро наружного края в месте изгиба мандибулы несет утолщенную щетинку, а при основании бугорок с отходящими от нее двумя длинными, заходящими за основание наличника, загнутыми на вершине щетинками (рис. 5,3). Максиллы с длинными тонкими щупиками, жевательная лопасть вытянутая, несколько суженная в вершинной части, внутренний апикальный ряд шипиков состоит из трех-четырех крупных изогнутых шипиков. Вся дорсальная поверхность жевательной лопасти покрыта густыми

тонкими короткими щетинками (рис. 5, 8). Склерома гипофаринкса мощная, с сильно вытянутым раздвоенным на конце верхним отростком (рис. 5, 6, 7). Второй грудной тергит у переднего края с темной поперечной полоской. 1-й грудной сегмент шире 2-го и почти равен 3-му, у переднекрайней и заднекрайней каемки несет с каждой стороны по две длинные расставленные щетинки. Первая пара ног значительно длиннее и мощнее остальных. Коготки у основания с двумя шипиками одинаковой толщины. Внутреннее ребро голенелпки уплощенное, несет гребень из 5-7 крупных слегка изогнутых шипиков, бедро с двумя шипами и тонкой щетинкой между ними. На голенелпках средних и задних ног число и толщина шипиков значительно уменьшаются. Анальный брюшной сегмент сверху конусовидный, с широко округленной вершиной (рис. 5, 4, 5). Анальная подпорка маленькая, плоская, с очень короткими подталкивателями, густо опушенными на вершинах. Сверху и по бокам анального сегмента располагаются 4 пары щетинок, доходящих почти до самого его основания; из них укорочены и изогнуты на концах только апикальные щетинки дорсальной пары.

Материал. *H. rufipes* F., серия личинок с выведением имаго, в почве у основания пня и на опушке в грабовом лесу. Черкасская область, Канев, июнь 1966 г.

H. smirnovi Dubrovina sp. n. in litt., серия личинок с выведением имаго из почвенной пробы. Ворошиловградская область.

Определительная таблица видов рода *Hymenalia* Muls.

- 1(2) Покровы тела гладкие, блестящие, пунктированы редкими точками. Первый членик антенн заметно длиннее второго (рис. 5, 1). Серединная лопасть склеромы гипофаринкса расщеплена желобом почти до самой вершины (рис. 5, 6). Центр и юг европейской части СССР, Кавказ *H. rufipes* F.
- 2(1) Покровы отчетливо шагреневидные, пунктированы более густо и беспорядочно. Первый членик антенн не превышает по длине второй (рис. 5, 2). Желоб серединной лопасти склеромы гипофаринкса занимает лишь четверть ее длины (рис. 5, 7). Вид известен пока только по указанному выше материалу
. *H. smirnovi* Dubrovina sp. n. in litt.

ПОД PRIONYCHUS SOL.

Личинки двух видов этого рода подробно описаны Б.Р. Стригановой [1961], но из-за ошибки в определении жуков личинка *P. melanarius* Germ. описана как *P. ater* F., и наоборот. Тело личинки крупное, в старшем возрасте достигающее длины 35 мм. Покровы светло-желтые, блестящие. Отчетливо затемнены головная капсула и заднекрайние каемки грудных и брюшных сегментов. Прослеживается много общих признаков с личинками предыдущего рода. Так же, как у ли-

чинок *Hymenalia Muls.*, по переднему краю 2-го грудного тергита проходит темная поперечная полоска. От задних наружных углов мандибул отходят 2 или 4 длинные изогнутые на вершинах щетинки. Анальный брюшной сегмент имеет столь же уплощенную подпорку с двумя короткими выростами и сходный тип хетотаксии. Антенны короче, с более плоской сенсорной площадкой (рис. 5, 9). Гипофарингеальная склера слегка асимметричная. Внутренний апикальный ряд шипиков на жевательной лопасти длинный, состоящий не менее чем из 10 крупных изогнутых хет. Мандибулы менее асимметричные, молярная доля правой мандибулы не столь резко складчатая, трехзубчатая. Передние ноги менее сильно отличаются по размерам от средних и задних. Их голенелапка с 5-6 длинными прямыми шипиками; на средних и задних ногах на голенелапках 4-5 более коротких шипиков. Внутренний край переднего бедра с несколькими щетинками и шипиками разных размеров. Анальный брюшной сегмент в профиль довольно резко конически суженный.

Материал. *P. ater* F., большие серии личинок с выведением имаго из дупел и трухлявой гнилой древесины различных листовых пород (дуб, бук, граб). Ярославская, Московская, Черкасская области.

P. melanarius Germ. Серия личинок с выведением имаго из дупел и трухи гнилой древесины бука, граба, дуба. Закарпатье, июнь 1972 г., август 1972 г.

Определительная таблица видов рода *Prionychus* Sol.

- 1(2) Поперечная темная полоска имеется только на переднем крае среднегрудного тергита. Длинных мандибулярных щетинок - 2. Центральная и северозападная часть лесной и лесостепной зоны, на восток до Поволжья *P. ater* F.
- 2(1) Кроме поперечной темной полоски на переднем крае среднегрудного тергита, короткие следы такой же полоски сохранились по бокам переднего края заднегруди. Длинных мандибулярных щетинок - 4. Запад и юг европейской части СССР, Кавказ *P. melanarius* Germ.

ТРИБА GONODERINI

Личинки среднего или крупного размера со значительно укрупненной по сравнению со средними и задними ногами передней парой конечностей. Позади передних тазиков хорошо развита выпуклая опорная камера. Коготки при основании с двумя утолщенными шипиками. Голенелапка передних ног с сильным гребнем. Поперечный ряд на диске верхней губы содержит 4, 5 и более щетинок. Задние углы мандибул с двумя-тремя длинными изогнутыми на вершинах щетинками. Анальный сегмент в профиль слабо суженный, почти параллельно-

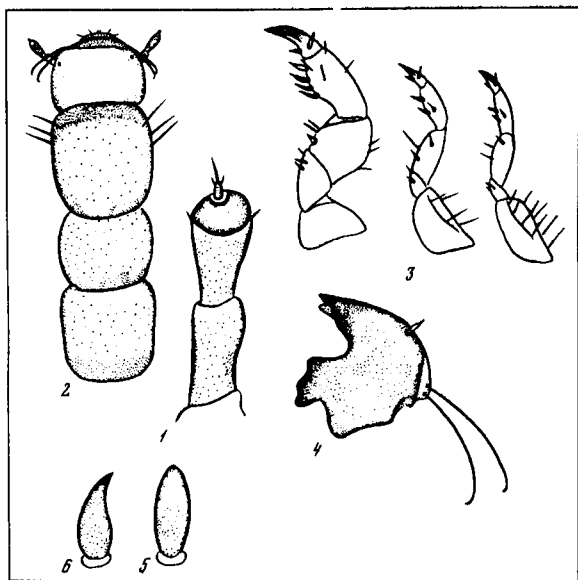
Сторонний, на вершине широко округленный. Анальная подпорка относительно невелика, уплощена, подталкиватели короткие или вовсе отсутствуют. Дорсальные и латеральные щетинки 9-го тергита распределены почти по всей его длине.

РОД ISOMIRA MULS.

Известны и имеются в наших материалах личинки двух видов: *I. murina* F. [Korchevskiy, 1943; Стриганова, 1961] и *I. ophthalmica* Seidl. [Дубровина, 1973], относящиеся к двум разным под родам. Сходство личиночных признаков этих видов довольно велико, что позволило дать диагноз этого рода.

Тело личинок белого или соломенно-желтого цвета, темнее окрашены заднекрайние каемки сегментов. Покровы блестящие, слабо поперечноморщинистые. Длина личинок старшего возраста 15-18 мм.

Головная капсула округло-прямоугольная, как правило, продольная. Эпикраниальные швы явственные. Глазки маленькие, цельные или двойные. 2-й и 3-й членики антенн равной длины, сенсорная площадка умеренно или очень сильно выпуклая, в ее основании проходит 3 короткие щетинки. Вооружение верхней губы и наличника сходно с таковым у личинок предыдущей трибы, а именно диск верхней губы несет поперечный ряд из четырех сильных щетинок. Задние наруж-



Р и с. 6. Детали строения личинок родов *Isomira* Muls, *Gonodera* Muls.: *I. murina* L. (1-3), *G. luperus* Herbst (4), *G. macrophthalma* Reitt. (5), *G. pulcherrima* Fald. (6)

1 - антенна; 2 - голова и грудные сегменты; 3 - ноги; 4 - правая мандибула; 5, 6 - наружный коготковый шипик

ные углы мандибул несут 2 и 3 длинные, изогнутые на вершине щетинки, заходящие за наличник. Моларная часть правой мандибулы трехчленистая, у *I. murina* L. с глубокой выемкой. Вооружение и строение максилл и нижней губы обычное. Пальпигер челюстных щупиков слабо развит.

1-й грудной сегмент несколько шире 2-го и 3-го, сверху квадратной формы, несет у заднекрайней каймы с каждой стороны по 3 длинных, равномерно расставленных, щетинки. Тергит 2-го грудного сегмента может иметь (*I. ophthalmica* Seidl.) на переднем крае темную поперечную полосу. Первая пара ног значительно массивнее и длиннее средних и задних, на внутреннем ребре голенелетки с гребнем из 4-6 крупных шипиков, внутренний край бедра с одним коротким шипиком и двумя длинными щетинками. Голени задней и средней пары ног несут на внутреннем ребре 2-3 шипика меньших размеров.

Анальный сегмент вытянутый, узкоконический или яйцевидный, тупо закругленный на вершине. Вооружение составляют 4 дорсолатеральные пары щетинок. Щетинки дорсальной пары вершинного пояса изогнуты на вершинах. Анальная подпорка с короткими подталкивателями, длина которых не превышает половины длины сегмента.

Материал. *I. murina* L., серия личинок, куколок и отрождающихся жуков, в подстилке и верхнем слое почвы на опушке дубового леса. Центрально-Черноземный заповедник (Курская обл.), июнь 1971 г.

I. ophthalmica Seidl., серия личинок и выведенных имаго, в песке у основания гнилых корней и стволов саксаула, на глубине 5-20 см. Туркмения, Репетек, апрель 1971 г.

Определительная таблица видов рода *Isomira* Muls.

- 1(2) Мандибулы с тремя длинными изогнутыми щетинками. Передний край среднегрудного тергита с темной поперечной полоской. Сенсорная площадка 2-го членика антенн умеренно выпуклая. Юго-Восточная Туркмения, Южная Киргизия *I. ophthalmica* Seidl.
- 2(1) Мандибулы с двумя длинными изогнутыми щетинками. Передний край среднегрудного тергита без темной поперечной полоски. Сенсорная площадка 2-го членика антенн очень сильно выпуклая (рис. 6, 1). Юг лесной зоны и лесостепь европейской части СССР, лесостепь Сибири и Казахстана, Алтай *I. murina* L.

ПОД GONODERA MULS.

Личинки довольно крупные, до 30 мм, с матовоблестящими светло-желтыми покровами. Заднекрайние пояски широкие, но не всегда явно выделяются на основном фоне тела. Головная капсула слегка удлинённая или широко округлённая, почти квадратная, светлоокрашенная. Диск верхней губы с поперечным рядом из 5 щетинок. Вооружение наличника,

мандибул, максилл и нижней губы обычного типа. Антенны с овално расширенным в апикальной части 2-м члеником, несущим на вершине выпуклую сенсорную площадку и 2-3 короткие щетинки вокруг нее. Мандибулы с широкой резцовой частью, с тупым дорсальным зубцом, отделенным от апикального плоской выемкой. Передние боковые края мандибул заостренно выступающие. От дорсальных уплощенных выростов при основании отходят по две длинные изогнутые щетинки (рис. 6,4). Склерома гипофаринкса с короткой и массивной широко раздвоенной на вершине срединной лопастью. Стернит 1-го грудного сегмента образует для передних ног полукруглую опорную камеру. Передние ноги длиннее и сильнее утолщены по сравнению с конечностями двух других пар, особенно задних. Голенелепка передних ног с гребнем из 5 заостренных, слегка изогнутых шипов, на голенелепках задних и средних ног по 3 таких более коротких шипа. Внутренний край бедер всех ног с тремя щетинками: длинной в центре и по одной укороченной с боков от нее. Анальный сегмент почти цилиндрический, в апикальной части широко округленный и притупленный на вершине. Хетотаксия такого же типа, как у предыдущего рода, анальная подпорка сильно редуцированная, крышечковидная.

Материал. *G. luperus* Herbst., серия из 10 личинок и одного жука, в подстилке дубово-грабового леса. Предкарпатье (окр. Львова), июль 1972 г.

G. macrophthalma Reitt., серия из 15 личинок с последующим выведением имаго из подстилki дубового леса. Северный Кавказ, Убинская, июнь 1972 г.

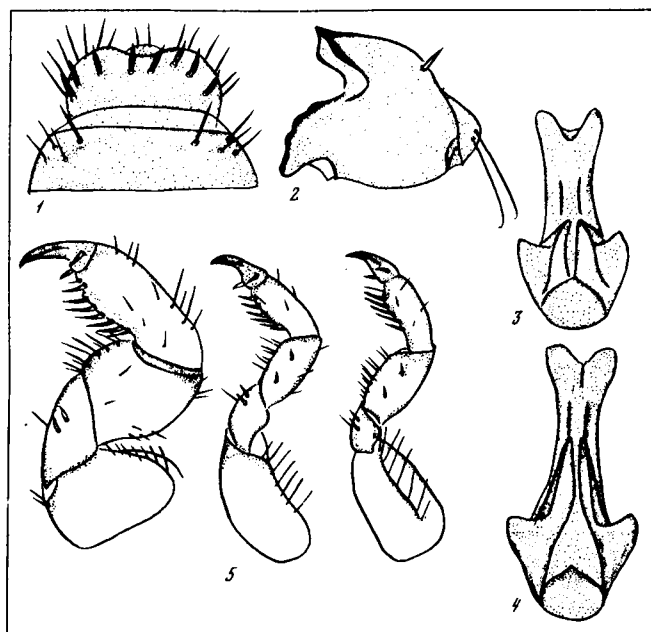
G. pulcherrima Fald., 1 личинка в подстилке горного хвойно-широколиственного леса. Кавказ, Боржом, июль 1977 г.

Определительная таблица видов рода *Gonodera* Muls.

- 1 (2) Анальный брюшной сегмент в 1,3 раза длиннее своей максимальной ширины. Запад лесной и лесостепной зоны европейской части СССР *G. luperus* Herbst.
- 2 (1) Анальный брюшной сегмент в 1,7 раза длиннее своей максимальной ширины.
- 3 (4) Изогнутые на вершинах щетинки дорсальной пары короткие - втрое меньше высоты анального сегмента на уровне их причленения. Наружный коготковый шипик передних ног равномерно эллипсовидно расширенный, с притупленной вершиной (рис. 6,5). Предкавказье, Кавказ *G. macrophthalma* Reitt.
- 4 (3) Изогнутые щетинки дорсальной пары длиннее, в 1,5 раза меньше высоты анального сегмента на уровне их причленения. Наружный коготковый шипик передних ног ланцетовидный (рис. 6,6). Закавказье *G. pulcherrima* Fald.

РОД PSEUDOCISTELA GROTH.

Личинки бледно-желтые, с гладкими блестящими покровами, в старшем возрасте достигают длины 25-30 мм. Более сильно склеротизованы и темнее окрашены голова, анальный сегмент и заднекрайние каемки грудных и брюшных члеников. Эпикраниальные швы развитые, глазки у личинок старшего возраста обычно исчезающе малы. Верхняя губа сильно выпуклая, спереди трехлопастная, сверху несет два ряда многочисленных щетинок. Сверху вооружена 8-12 сильными шипиками, на переднем крае 16-24 длинных щетинок, сосредоточенных преимущественно по бокам. Наличник посередине с парой крупных щетинок, а по бокам от них дополнительные пучки из 3-5 длинных щетинок (рис. 7,1). 2-й членик антенн цилиндрический или слабо расширенный к вершине, его сенсорная площадка более или менее выпуклая, окружена короткими тонкими щетинками, иногда образующими венчик. Мандибулы с асимметричными резцовой и молярной частями. Первая из них на правой мандибуле с более глубокой выемкой между апикальным и дорсальным зубцами. Молярная доля правой мандибулы с тремя-четырьмя округлыми складками (рис. 7,2). Хорошо выражены латеральные гребни на переднебоковой поверхности дорсальной грани манди-



Р и с. 7. Детали строения личинок рода *Pseudocistela* Groth.: *P. mueldorfi* Borchm. (1,2,5), *P. ceramboides* L. (3), *P. znoikoi* Khnz. (4)

1 - верхняя губа и наличник; 2 - правая мандибула; 3,4 гипофарингеальная склерома; 5 - ноги

бул. В задних наружных углах мандибул сильные уплощенные выросты, несущие 2 или 3 длинные изогнутые щетинки. Склерома гипофаринкса постепенно суживается от основания к вершине, на всем протяжении желобовидно рассеченная (рис. 7, 3, 4). На ментуме и прементуме, кроме четырех и двух длинных щетинок, соответственно имеются дополнительные боковые. Жевательная лопасть на вершине притупленная, вооружена поперечным рядом из 4-6 сильных шпиков и направленным под острым углом к нему рядом из 4-7 сильных щетинок. Передние ноги очень массивные; конечности средней и задней пар значительно уже их и вооружены также довольно многочисленными, но менее крупными шпиками и щетинками. Коготки передних ног дуговидно изогнутые, перед вершиной слегка лопастевидные, при основании с двумя торчащими вниз массивными шпиками. Гребень передней голенелетки состоит из 6-8 крупных шпиков. Передние бедра на внутреннем и наружном краях с многочисленными длинными и короткими щетинками (рис. 7, 5). Анальный сегмент сильно вытянутый, на вершине округло-притупленный, анальная подпорка плоская, с очень маленькими бугорковидными подталкивателями, несущими на вершине венчик из коротких светлых щетинок. Сверху и с боков равномерно распределены по всей длине сегмента 4 пары простых щетинок.

Материал. *P. ceramboides* L., большая серия личинок с выводением имаго из трухи и дупел различных хвойных и лиственных пород. Смешанные леса Ярославской, Московской, Тульской, Воронежской, Черкасской, Львовской и Закарпатской областей.

P. znoikoi Khnz., 1 личинка из дупла каштанолистного дуба. Закавказье, июнь 1975 г.

P. muelhdorfi Vorchn., большая серия личинок с выводением имаго из трухи и гнилой древесины дупел хвойных и лиственных пород. Хабаровский край, Бычиха, 1976 г.; Уссурийский заповедник (Приморский край), 1968 г.

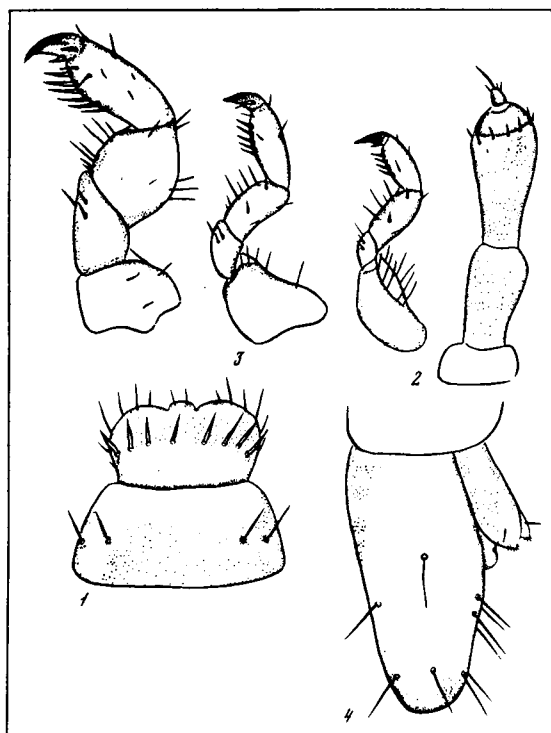
Определительная таблица видов рода *Pseudocistela* Groth.

- 1(4) Мандибулы с тремя отходящими от заднего наружного угла длинными изогнутыми щетинками. При основании сенсорной площадки антенн 2-3 короткие щетинки.
- 2(3) 1-й членик антенн в 1,5 раза короче 2-го. Средняя лопасть гипофарингеальной склеромы длинная, почти параллельносторонняя (рис. 7, 3). Анальный брюшной сегмент на вершине широко округлен. 26-30 мм. Лесная, лесостепная и степная зоны европейской части СССР *P. ceramboides* L.
- 3(2) 1-й членик антенн равен по длине 2-му. Средняя лопасть гипофарингеальной склеромы короче, при основании значительно более широкая, чем при вершине (рис. 7, 4). Анальный брюшной сегмент с узко округленной вершиной. 20 мм. Закавказье
. *P. znoikoi* Khnz.

- 4(1) Мандибулы с двумя отходящими от заднего наружного угла длинными изогнутыми щетинками (рис. 7,2). Сенсорная площадка антенн окаймлена венчиком из 18-20 коротких щетинок. 18-20 мм. Дальний Восток
 P.muelhdorfi Borchm.

**РОД MICROCISTELA PIC.
 (M. ROSINAE PIC.)**

Личинки средних размеров (18-20 мм), желтоватые, с блестящими, тонкими, мелко и равномерно опушенными покровами. Голова сверху округло-квадратная, окрашена темнее тела. Верхняя губа на переднем крае двулопастная, сверху с рядом из 7-8 длинных утолщенных щетинок и с 12-14 длинными тонкими щетинками, отходящими от переднего края. Наличник поперечный, с хорошо склеротизированной задней частью, вооружен четырьмя попарно сдвинутыми к бокам длинными щетинками, образующими поперечный ряд (рис. 8,1). Первый членик антенн немного короче второго, слегка асимметрично расширенный, 2-й членик конически расширен в апикаль-



Р и с. 8. Детали строения личинок *Microcistela rosinae* Pic.

1 - верхняя губа и налчник; 2 - антенна; 3 - ноги; 4 - анальный сегмент сбоку

ной части, несет на вершине выпуклую сенсорную площадку, окруженную венчиком из 14-16 коротких щетинок (рис. 8,2). Мандибулы сверху уплощенные, с двумя длинными изогнутыми щетинками, отходящими от уплощенных дорсальных выступов в задних наружных углах. Вершинная часть левой мандибулы более широкая, молярная часть правой мандибулы с сильно склеротизованным выступом, несущим три сглаженных зубца. Вершина жевательной лопасти максилл с дополнительным рядом из 4-5 сильных шпиков. Прементум, ментум и субментум нижней губы вооружены соответственно двумя, четырьмя и одной парами длинных щетинок; ментум при основании суженный. Срединная лопасть гипофарингеальной склеромы к вершине слабо суживается, на вершине слабо рассечена. Первый грудной сегмент превышает длину второго и почти равен третьему. По переднему краю их тергитов с каждой стороны по 3 длинных щетинки. Общие пропорции конечностей такие же, как и у личинок предыдущего рода. Сходны также форма и вооружение коготка и голенелапки. Внутренний край бедра несет 3 пары щетинок, из которых длинные и крепкие размещены в наружном ряду, а короткие и тонкие - во внутреннем (рис. 8,3). Анальный брюшной сегмент конусовидный, вооружен простыми щетинками (рис. 8,4). Единственный вид рода распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

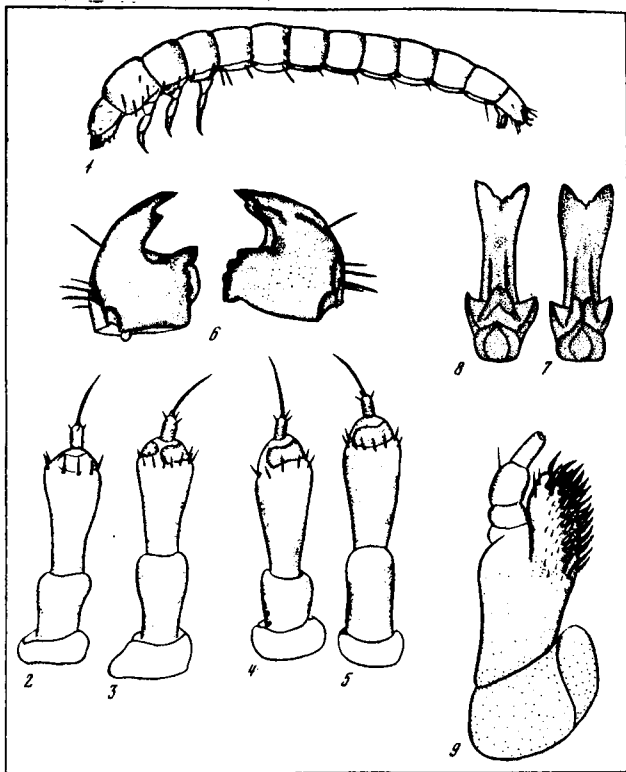
Материал. Серия личинок с выведением имаго, из гнилой древесины и трухи дупел дуба, клена, тополя. Хабаровский край, Бычиха, июнь 1976 г.

Триба Мусеточарини

Личинки мелкие или средних размеров, не превышающие в длину 20 мм. Все три пары ног почти одинаковой толщины; задние ноги немного длиннее передних и средних. От коготка при основании отходит в одну сторону тонкая щетинка, в другую - шпик. Гребень голенелапки на передних ногах состоит более чем из пяти шпиков, на задних - не более чем из трех. Поперечный ряд на диске верхней губы всегда состоит из четырех щетинок. Задние углы мандибул с парой коротких прямых щетинок. Анальный сегмент относительно короткий, с крупной выпуклой анальной подпоркой и длинными подталкивателями; 9-й тергит в вершинной половине несет три пояса длинных симметрично парных щетинок.

Род Мусеточара Берта

Самый богатый видами род пыльцеедов-аллекулин нашей фауны (около 30 видов). По материалам настоящей работы примерно треть видového состава этого рода впервые в отечественной литературе может быть определена по личинкам. За исключением двух видов, описания личинок которых заимствованы нами из работ Сааласа [Saalas, 1923] - М. об-



Р и с. 9. Детали строения личинок рода *Mucetochara* Berth.: *M. quadrispilota* Obbg. (1, 8, 9), *M. flavipes* F. (2, 7), *M. axillaris* Payk (3), *M. gracilicornis* Roub. (4), *M. angustifrons* Reitt. (5, 6)

1 - общий вид личинки; 2-5 - антенны; 6 - мандибулы; 7, 8 - гипофарингеальная склерома; 9 - максилла

scura Zett. и Фиори [Fiori, 1948] - *M. linearis* Ill., использованы собственные материалы.

Личинки, как правило, небольших размеров, не превышают в длину 20 мм. Тело цилиндрическое, слегка суженное к заднему концу (рис. 9, 1). Покровы слабо хитинизированные, белые или слегка желтоватые, тонкие, блестящие. Темнее окрашены обычно мандибулы, верхняя губа и наличник, а иногда и анальный сегмент. Голова сверху округло-квадратная, в профиль яйцевидная. Эпикраниальные швы хорошо развитые (рис. 1, 2). Обычно имеются простые или двойные глазки. 1-й членик антенн цилиндрический, иногда слегка утолщенный на вершине. 2-й членик, как правило, заметно превышает по длине 1-й, он конусовидно расширен, несет на вершине более или менее выпуклую сенсорную площадку, окруженную венчиком из 6-14 коротких щетинок, 3-й членик миниатюрный, узкоцилиндрический, с длинной щетинкой-жгути-

ком, отходящей прямо от его вершины, тремя короткими щетинками, торчащими при ее основании (рис. 9, 2-5). Верхняя губа округло-поперечная, спереди слегка двух- или трехлопастная, с восемью щетинками, расположенными симметрично по переднему краю, и двумя щетинками в центре диска, образующими с двумя последними краевыми щетинками поперечный ряд из четырех щетинок. Мандибулы несколько асимметричные (рис. 9, 6), с трехзубчатыми вершинами и сильно склеротизованными темноокрашенными резцовой и моларной частями. Дорсальное ребро мандибул в месте изгиба несет короткую заостренную щетинку, кпереди от нее начинается уплощенно заостренный вершинный край, кзади - плоско притупленная базальная боковая грань. В ее верхней части от задних углов мандибул отходят две прямо торчащие щетинки, не превышающие длины наличника. Обычно они расположены на небольшом общем утолщении бокового ребра. Пара тонких коротких щетинок отходит также от нижнего ребра боковой грани. Зубцы левой мандибулы образуют вершинный желоб, переходящий в моларную часть с тремя поперечными складками. На моларной части правой мандибулы развиты три поперечных валика. Склерома гипофаринкса с явственно трехдольчатым основанием и расширенной, на вершине выемчатой срединной лопастью (рис. 9, 7, 8). Максиллы обычного строения; их жевательные лопасти с двумя полными смыкающимися рядами листовидных шипов, по 11-15 в каждом, и дополнительным апикальным рядом из 3-4 сильных шипов, позади которого находится поле мелких шипов и щетинок (рис. 9, 9). Нижняя губа обычного строения: с язычком, несущим 2 короткие щетинки, прементумом, ментумом и субментумом, вооруженными соответственно двумя, четырьмя и двумя щетинками. Первый грудной сегмент немного шире остальных, его тергит по переднему краю и вдоль плеврального шва несет с каждой стороны 4-5 щетинок. Ноги почти одинаковой длины и толщины, задние немного, но явственно длиннее средних (рис. 11). Коготки острые, серповидные, у основания вооружены снаружи крепким обычно изогнутым на вершине шипиком, изнутри - тонкой щетинкой; на внутреннем ребре голенелапки 2-3, редко 4 прямых острых шипика. Бедро с двумя шипиками и длинной щетинкой между ними, вертлуг или с парой крепких шипиков, или с шипиком и щетинкой. Анальный сегмент короткотреугольный или широкоовальный, реже - удлинненно-конический. Подпорка крупная, выпуклая, с длинными подталкивателями. В апикальной части анального сегмента три пояса щетинок, большинство которых, за исключением двух пар дорсальных щетинок вершинного и срединного поясов, длинные, постепенно заостряющиеся. Щетинки упомянутых выше пар укороченные, обычно коротко загнутые на вершинах, реже - простые (рис. 10, 1-7).

Материал. *M. flavipes* F., *M. axillaris* Payk. Оба вида встречаются совместно. Серии личинок с выведением имаго, из гнилой древесины листовых пород (дуб, тополь, береза, граб, бук и др.). Ярославская, Московская, Тульская, Черкасская и Львовская области.

M. gracilicornis Roub., серия личинок из гнилой древе-

сины дубового пня. Ново-Прохладное, Краснодарский край, май 1959 г.

M. hirsuta Pic., 10 окукливающихся личинок из гнилой древесины клена. Пос. Бурон, Северо-Осетинская АССР, апрель 1976 г.

M. angustifrons Reitt., 3 личинки и серия выведенных имаго, из гнили каштана. Красная Поляна, Краснодарский край, июнь 1971 г.

M. humeralis F., 3 личинки и серия выведенных имаго, из гнилой древесины сливы. Львовская область, июнь 1972 г.

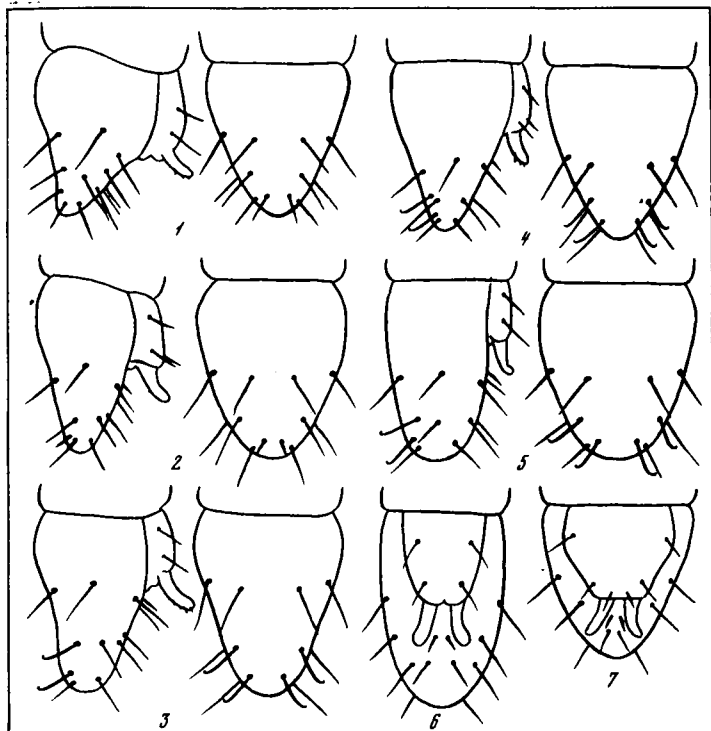
M. orientalis Dubrovina sp. n. in litt., 1 личинка и 1 выведенный жук, из белой гнилой древесины березы. Хабаровский край, Бычиха, апрель 1976 г.

M. satanula Reitt., 1 экзувий и 2 выведенных имаго, в трухе под корой кедра. Хабаровский край, Бычиха, май 1976 г.

M. quadrispilota Obbg., серия личинок и выведенных имаго из гнилой древесины осины. Хабаровский край, Бычиха, май 1976 г.

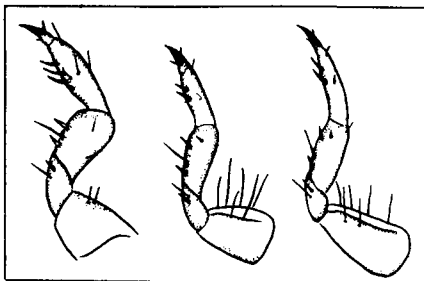
Определительная таблица видов рода *Mycetochara* Berth.

- 1(16) Внутренний край голенелапки передних ног несет 3-4 шипика, голенелапка задних и средних ног - 2 шипика.
- 2(5) Наружный край вертлуга вооружен парой одинаковых крепких шипиков.
- 3(4) Анальный брюшной сегмент короткотреугольный с узкоокругленной вершиной, дорсальная пара щетинок вершинного пояса по длине и толщине почти не отличается от остальных щетинок (рис. 10, 1). 2-й членик антенн вдвое длиннее 1-го (рис. 9, 2). Лесная и лесостепная зоны европейской части СССР, Сибирь, Дальний Восток *M. flavipes* F.
- 4(3) Анальный брюшной сегмент удлинненно-яйцевидный, дорсальная пара щетинок вершинного пояса явственно короче и толще остальных щетинок (рис. 10, 2). 2-й членик антенн немного длиннее 1-го (рис. 9, 3). Лесная и лесостепная зоны европейской части СССР, Сибирь *M. axillaris* Payk.
- 5(2) Наружный край вертлуга вооружен сближенными друг с другом крепким шипиком и тонкой щетинкой или двумя тонкими щетинками.
- 6(9) Вооружение анального брюшного сегмента составляют только простые щетинки.
- 7(8) Анальный брюшной сегмент овально-конический, длиннее своей максимальной ширины, анальная подпорка цилиндрическая, достигает трети длины сегмента (рис. 10, 6). Закарпатье *M. linearis* Ill.
- 8(7) Анальный сегмент треугольный, широкоокругленный на вершине, сверху одинаковой длины и ширины, анальная подпорка трапециевидная, превышает половину длины сегмента (рис. 10, 7). Северо-запад



Р и с. 10. Анальные сегменты личинок рода *Mycetochara* Berth.: *M. flavipes* F. (1), *M. axillaris* Payk. (2), *M. humeralis* F. (3), *M. hirsuta* Pic. (4), *M. quadrispilota* Obbg. (5), *M. linearis* Ill. (6), *M. obscura* Zett. (7)
 1-5 - вид сбоку и сверху; 6, 7 - вид снизу

- и таежная зона европейской части СССР
 *M. obscura* Zett.
- 9(6) В вооружении анального сегмента, кроме простых, имеются укороченные крючковидные на вершинах щетинок.
- 10(15) Анальный сегмент сверху треугольный или конический, почти одинаковый в длину и ширину. Анальная подпорка умеренно выпуклая, трапециевидная.
- 11(14) 1-й членик антенн в два-три раза короче 2-го. Венчик у основания сенсорной площадки из 8-10 коротких щетинок.
- 12(13) 1-й членик антенн в три раза короче 2-го (рис. 9, 4). Анальный сегмент на вершине довольно широко округленный. Крым, Кавказ
 *M. gracilicornis* Roub.
- 13(12) 1-й членик антенн в 2 раза короче 2-го. Анальный сегмент треугольный, резко суженный и коротко округленный на вершине (рис. 11, 4). Северо-Западный и Центральный Кавказ, Закавказье.
 *M. hirsuta* Pic.



Р и с. 11. Ноги личинки *Mutetochara humeralis* F.

- 14(11) 1-й членик антенн почти такой же длины, как 2-й. Венчик у основания сенсорной площадки из 12-14 щетинок (рис. 9,5). Западный Кавказ...*M. angustifrons* Reitt.
- 15(10) Анальный сегмент удлинненно-яйцевидной формы, длиннее своей максимальной ширины (рис. 10,3). Анальная подпорка слабо выпуклая, округлая. Запад и юг европейской части СССР *M. humeralis* F.
- 16(1) Все три пары ног несут по 3-4 шипика на внутреннем крае голенелапki.
- 17(20) Голенелапki всех ног несут на внутреннем крае по 3 крепких шипика. Анальный сегмент округло-овальной формы, не длиннее своей ширины. Апикальный членик максиллярных щупиков округло-овальный, не длиннее предыдущего членика.
- 18(19) 1-й членик антенн в два раза короче 2-го. Крюковидные щетинки анального брюшного сегмента короче, чем простые, и сильнее утолщены. Вид известен пока по жукам и личинкам, собранным в Приморском и Хабаровском краях
. *M. orientalis* Dubrovina sp. n. in litt.
- 19(18) 1-й членик антенн лишь немного короче 2-го. Крюковидные щетинки анального брюшного сегмента не короче простых. Восточная Сибирь, Камчатка
. *M. satanula* Reitt.
- 20(17) Голенелапki всех ног несут на внутреннем крае 4 шипика. Анальный брюшной сегмент удлинненно-конический, длиннее своей максимальной ширины (рис. 10,5). Апикальный членик максиллярных щупиков цилиндрически вытянутый, несколько длиннее предыдущего (рис. 9,9). Хабаровский край
. *M. quadrispilota* Obbg.

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Обобщая сведения об экологии и морфологии личинок пыльцеедов-аллекулин, следует отметить, что до сих пор практически ничего не известно о личинках внепалеоарктических родов и видов, составляющих большую часть как подсемейства *Alleculinae*, так и семейства в целом. Изученный нами материал более или менее полно характеризует только личинок палеоарктических родов и видов. Однако на этой

небольшой по сравнению с объемом всего подсемейства выборке затруднительно сделать окончательные выводы о естественной системе и филогении группы.

До недавнего времени Alleculidae трактовалось по совокупности личиночных и имагинальных признаков как вполне самостоятельное семейство тенибрионоидного комплекса Heteromera [Crowson, 1955]. Однако сейчас наметилась сильная тенденция включать эту группу в семейство Tenebrionidae в качестве одного из его подсемейств [Skopin, 1964; Watt, 1966, 1967, 1974; Doyen, 1972; Abdullah, 1973]. Оставляя этот вопрос открытым, мы считаем необходимым высказать негативное отношение к последней тенденции по той причине, что она предполагает автоматическое понижение таксономического ранга рассматриваемого подсемейства и всех его систематических групп, искусственно сглаживая наблюдаемую у палеоарктических Alleculinae отчетливую, но еще не вполне расшифрованную картину экологической и морфологической специализации.

Следуя мнению Д.А. Оглоблина и Д.В. Знойко [1950], можно считать, что подсемейство Alleculinae - более древняя и менее специализированная группа, чем подсемейство Omorphlinae. Она интересна сохранением у большинства своих представителей тесной связи с разлагающейся древесиной - по-видимому, исходной средой обитания в эволюции семейства.

Личинки пыльцеедов-аллекулин близки по образу жизни со многими личинками лесных чернотелок, отличаясь от них некоторыми особенностями поведения и экологии. В дуплах попадают чаще всего совместно с личинками Tenebrio F., в толще гнилой древесины - с личинками Uloma Cast. Развиваются до имаго в условиях умеренной зоны в течение двух-трех лет. По-видимому, сходен и характер питания личинок, относящийся в основном к типу некросапрофагии. Касаясь отличий, следует отметить гораздо большую подвижность личинок аллекулин: извлеченные на поверхность, они совершают резкие изгибательные движения, быстро уходя в глубь субстрата задним концом тела. Личинки аллекулин не были встречены под корой и в плодовых телах грибов-трутовиков, подобно личинкам субкортикальных и мицетофильных чернотелок.

Ввиду очевидного отсутствия у личинок изученной нами группы узкой пищевой специализации при выделении экологических групп и соответствующих морфологических адаптаций целесообразно исходить из особенностей заселения ими субстратов. Известна попытка экотипического разделения личинок чернотелок на Heterobionta и Pedobionta [Skopin, 1964]. Рассматривая в качестве настоящих педобиионтов личинок Omorphlinae, эту систему можно положить и в основу экологической классификации личинок пыльцеедов. Учитывая приводимые ниже экологические особенности личинок аллекулин, эту классификацию для всего семейства можно представить в следующем виде:

1. Ксилобионты: 1а. - обитатели толщи разлагающейся древесины; 1б. - обитатели трухи дупел
2. Гетеробиионты
3. Педобиионты.

Система личиночных признаков подтверждает на основании различий вооружения верхней губы и рассмотренных выше экотипических признаков правильность выделения только двух триб - Alleculini и Gonoderini. Однако в первую из них не укладываются по личиночным признакам роды *Prionychus* и *Humenalia*, а во вторую - род *Isomira*. При этом личинка *Isomira (Asiomira) ophthalmica* по всем основным признакам сходна с личинками двух предыдущих родов (их объединяет, в частности, наличие темной поперечной полоски на переднем крае среднегрудного сегмента), а личинка *I. murina* по всем признакам, кроме хетотаксии верхней губы, близка остальным родам *Gonoderini*.

Обособление рода *Mycetochara* по признакам имаго в особую трибу *Mycetocharini* требует специального обсуждения. Большое сходство личинок *Allecula* и *Mycetochara* отмечалось еще в прошлом веке [Seidlitz, 1896]. Тогда же предлагалась и система, в которой этот род объединялся с родом *Humenorus* [Mulsant, 1856], ныне считаемым несомненным представителем трибы *Alleculini*. Действительно, общность происхождения обоих этих голарктических родов представляется весьма вероятной, а изученный нами личиночный материал свидетельствует о необоснованности выделения рода *Mycetochara* в особую трибу, отличающуюся (по признакам имаго) от *Alleculini* практически единственным альтернативным признаком - отсутствием лопастинок на предпоследних члениках лапок.

Рассмотренные нами случаи несоответствия двух систем требуют еще дальнейшего изучения и, возможно, переоценки имагинальных признаков, после чего в классификацию пыльцеедов-аллекулин могут быть внесены соответствующие коррективы, приближающие ее к естественной.

Литература

Дубровина М.И. Описание личинки и куколки *Humenalia rufipes* F. (Coleoptera, Alleculidae). - Зоол. журн., 1968, 47, № 5, с. 773-776.

Дубровина М.И. Новый подрод и новые виды жуков-пыльцеедов рода *Isomira* Muls. (Coleoptera, Alleculidae) из Средней Азии. Энтомол. обозр., 1973, 52, 2, с. 367-376.

Дубровина М.И. Новый подрод и новые виды жучков-пыльцеедов рода *Humenalia* Muls. (Coleoptera, Alleculidae) из Монголии и сопредельных районов Китая. - В кн.: Насекомые Монголии, вып. 3. Л.: Наука, 1974, с. 165-172.

Мамаев Б.М. Биология насекомых - разрушителей древесины: Итоги науки и техники. - В кн.: Энтомология, т. 3. М.: ВИНТИ, 1977.

Оглоблин Д.А., Знойко Д.В. Пыльцееды (сем. Alleculidae), ч. 2, подсем. Orophlinae. - В кн.: Фауна СССР: Жесткокрылые, т. 18, вып. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 1-133.

Стриганова-Б.Р. Морфологические особенности и определительная таблица личинок пыльцеедов подсемейства Alleculinae (Coleoptera, Alleculidae). - Зоол. журн., 1961, 40, № 2, с. 193-200.

- Abdullah M.* Larvae of the families of Coleoptera. III. Heteromera, Cucujoidea: a key to the world families including their distinguishing characters. - J. Natur. Hist., 1973, 7, p. 535-544.
- Borchmann F.* Alleculidae. Junk-Schenkling Coleopt. Catalogus, pt 3, 1910, p. 46-66.
- Böving A., Craighead F.* Illustrated synopsis of principal larval forms of order Coleoptera. - Entomol. amer., 1931, 11, p. 1-351.
- Craighead F.C.* Insect Enemies of Eastern Forest. Washington: U.S. Dept. Agr. Misc. Publ., 1950. 657 p.
- Crowson R.A.* The Natural Classification of the Families of Coleoptera. London, 1955.
- Dajoz R.* Ecologie et biologie des coléoptères xylophages de la hêtre. - Vie et milieu, 1966, 17, 1/2, p. 523-763.
- Doyen J.T.* Familial and subfamilial classification of the Tenebrionoidea (Coleoptera) and a revised generic classification of the Coniontini (Tentyriidae). - Quaestiones entomol., 1972, 8, p. 357-376.
- Fiori G.* Contributi alla Conoscenza morfologica et etologica dei Coleopteri, Mycetochara linearis (Alleculidae). - Boll. Ist. entomol. Univ. studi Bologna, 1948, 17, p. 180-187.
- Kelner-Pillault S.* Etude écologique du peuplement des terreaux d'arbres creux (châtangiers et saules). - Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim., 1967, 9, 1, p. 1-228.
- Korsohefsky R.* Bestimmungstabelle der bekanntesten deutschen Tenebrioniden - und Alleculiden Larven (Coleoptera). - Arb. physiol. und angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1943, 10, 1, S. 58-73.
- Mader L.* Alleculidae. Winkler Catalog Coleopt. Reg. Palear, 1930, p. 901-913.
- Mulsant E.* Histoire naturelle des Coléoptères de France. Pt VI. Pectinipedes Lyon (et Paris), 1856, p. 11-96.
- Saalas U.* Die Fichtenkäfer Finnlands. II. - Ann. Acad. Sci. fenn. Ser. A, 1923, 22, p. 1-746.
- Seidlitz G.* Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Coleoptera. Bd. 2. Berlin, 1896, S. 1-968.
- Sohiødte J.C.* De Metamorphosi Eleutheratorum Observationes. - Naturhist. tidsskr., 1877-1878, 11, p. 578-581.
- Skopin N.G.* Die Larven der Tenebrioniden des Tribus Pycnocerini (Col., Heteromera). - Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren. Ann. ser. IN-8, Sci. zool., 1964, 127, S. 1-35.
- Watt J.C.* A review of classification of Tenebrionidae. - Entomol. Mon. Mag., 1966, 102, p. 80-88.
- Watt J.C.* The families Perimylopidae and Dacoderidae (Coleoptera, Heteromera). - Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 1967, 36, p. 109-118.
- Watt J.C.* A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). - N.Z. J. Zool., 1974, 4, p. 381-452.

К СИСТЕМАТИКЕ И БИОЛОГИИ ПАЛЕОАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ ДВУКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВА ODINIIDAE (DIPTERA) - ЭНТОМОФАГОВ КСИЛОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ

Н. П. Кривошеина

Сравнительно небольшое по объему семейство Odiniidae широко распространено на земном шаре и включает, по последним данным [Shewell, 1960; Hennig, 1969; Prado, 1973; Cogan, 1975], 10 родов. В Палеоарктике известны представители пяти родов: *Odinia* Rob.-Desv., *Neoalticomerus* Hend., *Turanodinia* Stack., *Traginops* Coq. и *Schildomyia* Mall. Каждый из них включает очень небольшое число видов.

В наиболее крупном роде *Odinia* Rob.-Desv. к настоящему времени зарегистрировано лишь около 20 видов, из которых в Палеоарктике известно менее 10. Виды рода *Odinia* Rob.-Desv. известны из различных районов земного шара, а *Neoalticomerus* Hend. и *Turanodinia* Stack. - из Голарктики. Род *Traginops* Coq. представлен единичными видами из Юго-Восточной Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Один вид - *T. orientalis naganensis* Kato зарегистрирован в Японии [Kato, 1952]. Род *Schildomyia* Mall. известен из Центральной и Южной Америки, один вид - *S. yushimai* Kato описан из Японии [Kato, 1952].

Одинииды заслуживают особого внимания в связи со своеобразной биологией группы: изученные в настоящее время виды постоянно сопутствуют различным ксилофильным насекомым, в том числе стволовым вредителям. Поэтому выяснение их роли как возможных энтомофагов представляет значительный практический интерес.

В последних обзорных статьях по систематике семейства [Shewell, 1960; Hennig, 1969; Prado, 1973; Cogan, 1975] не совсем точно характеризуются роды *Neoalticomerus* Hend. и *Turanodinia* Stack., особенно последний. Это привело к тому, что в одной из последних работ [Cogan, 1975] на основании несомненно ошибочного отнесения к роду *Turanodinia* Stack. своеобразного вида *T. cornesi* Coq. дается совершенно неправильное толкование родовых диагностических признаков. Сведения о видовом составе и распространении одиниид в нашей стране отсутствуют.

В настоящей работе обобщены результаты ревизии коллекционных материалов, собранных на территории нашей страны, уточнены видовые и родовые характеристики, приведены уточненная определительная таблица палеоарктических родов семейства, а также определительная таблица видов. Характеристика рода *Neoalticomerus* Hend. дается по А.А. Штакельбергу [1970], рода *Turanodinia* Stack. - на основании ревизии наших материалов из Средней Азии и описания А.А. Штакельберга [1944].

В статье использованы материалы, собранные сотрудниками ИЭМЭЖ АН СССР (А.И. Зайцевым, Н.П. Кривошеиной, Б.М. Мамаевым) в различных районах нашей страны и коллекционные материалы Зоологического института АН СССР (г. Ленинград, сборы К.Б. Борисовой, К.Я. Грунина, З.А. Коноваловой и А.А. Штакельберга).

Кроме того, автором благодаря любезности д-ра Шумана (H. Schumann, Museum für Naturkunde, Berlin, DDR) были изучены экземпляры по четырем видам *Odinia* Rob.-Desv. из коллекций Музея. После завершения статьи были получены материалы по двум неоарктическим видам: *O. conspicua* Sabr. (2♂♂) и *O. betulae* Sabr. (1♂ и 1♀), любезно присланные проф. Заброским (C.W. Sabrosky, National Museum Natural History, Washington, USA). Автор искренне признателен всем энтомологам, способствовавшим своим трудом подготовке данной публикации.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ODINIINAE

- 1(6) Скутеллум голый. Подсемейство *Odiniinae*.
- 2(3) Всего 4 пары дорсоцентральных щетинок. Мезоплебра в верхней половине с четкими волосками, по заднему краю с двумя крепкими щетинками. Затеменные щетинки короткие и слабые, заметно короче глазковых, расположенных в переднем отделе глазкового бугорка и направленных вперед . . . *Neoalticomerus* Hend.
- 3(2) Всего 5 пар дорсоцентральных щетинок. Мезоплебра в верхней половине голая. Затеменные щетинки хорошо развиты, по длине не уступают глазковым.
- 4(5) Третий членик усика удлиннен и несколько сужен к переднему концу, его длина не менее наибольшей высоты. R_{4+5} крыла прямая, впадает в край крыла на некотором расстоянии перед вершиной. Вершина крыла расположена вблизи середины отрезка $R_{4+5} - M_{1+2}$ (рис. 1, 10) *Turanodinia* Stack.
- 5(4) Третий членик усика короткий, округлый, его длина менее наибольшей высоты, по переднему краю широко закруглен. R_{4+5} крыла несколько загибается назад и впадает в край крыла перед самой вершиной (рис. 1, 9) *Odinia* Rob.-Desv.
- 6(1) Скутеллум густо опушен. Подсемейство *Traginopinae*.
- 7(8) Глазки нормальные. Лоб без крупного бугорка *Schildomyia* Mall.
- 8(7) Глазки на крупном бугорке, высота которого достигает половины высоты глаз.
- 9(10) Ариста длиннооперенная. Четвертая жилка (M_{1+2}) сильно загибается вперед к вершине *Paratraginops* Hend.
- 10(9) Ариста опушена. Четвертая жилка (M_{1+2}) прямая *Traginops* Coq.

ПОД NEOALATICOMERUS HEND.

Голарктический род, представленный одним видом в Палеоарктике (*N. formosus* Loew) и одним — в Неоарктике (*N. seamansi* Shewell). Для видов рода, помимо указанных в таблице признаков, характерны нормальные, нерасширенные бедра самцов. Кроме того, вибриссы расположены не на краю ротовой полости, а над ней. Ниже приводятся некоторые наиболее характерные признаки *N. formosus* Loew (рис. 1, 1-4).

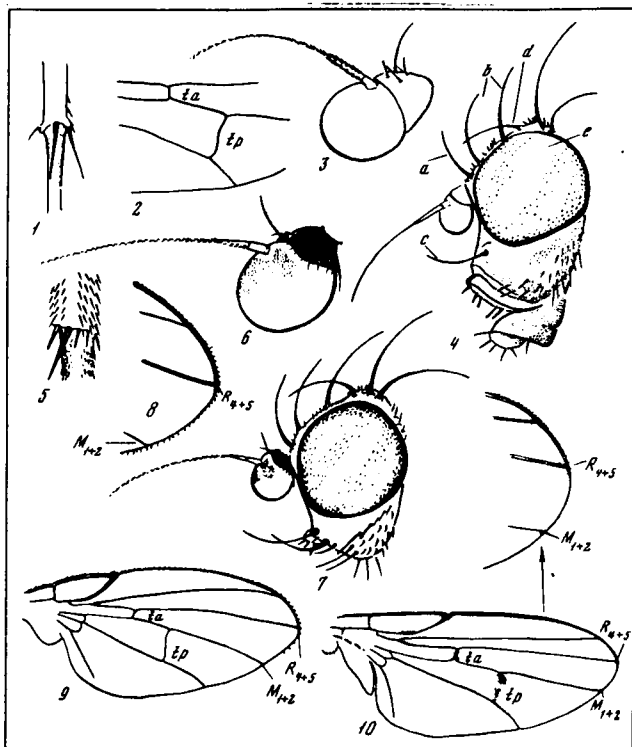
Грудь сверху темно-серая, с узкой продольной срединной полоской и более широкими полосками ближе к боковой стороне, начинающимися над плечевыми бугорками и проходящими через всю среднегрудь к скутеллуму. Затемнение в области нотоплевральных щетинок отсутствует. Верхняя боковая полоса груди широкая, ее передний конец проходит над переднегрудным дыхальцем. Под ней расположена серебристая несколько более широкая полоса. Далее вся нижняя часть плевритов и стернальный отдел груди темные, черноватые. Темные также ноги, усики (кроме основания аристы), щеки и щупики. Волоски на 2-м членике усиков короткие, снизу не выступают и не образуют кисточки. Акростихальные щетинки довольно многочисленны и расположены равномерно, образуя до 8 рядов. Две последние акростихальные (прескутеллярные) щетинки, как и у видов рода *Odinia*, длинные. Снаружи от дорсоцентральных расположены многочисленные мелкие щетинки, не образующие четких групп.

Лоб черноватый, орбиты серебристые. Передний край лба слегка желтоватый. Ширина лба на уровне переднего глазка заметно менее чем в 2 раза превосходит расстояние от глазка до переднего края лба. Лобная и первая орбитальная щетинки сближены; лобная удалена от края усиковой впадины. Волоски на лбу расположены на уровне орбитальных щетинок (рис. 1, 4). Усики равномерно зачернены, 3-й членик усика широко закруглен (рис. 1, 3).

Средние голени с двумя длинными равными шпорами, значительно превосходящими ширину голени в основании. Кроме того, с внешней стороны в основании голени имеется одна короткая торчащая предвершинная щетинка (рис. 1, 1). Крыло со слабым затемнением на поперечных жилках (рис. 1, 2), но без заметного пятна на костальном крае. Внешне вид наиболее похож на *O. maculata* Meig. (наличие широкой полосы на боковых отделах среднеспинки).

Вид известен из Ленинградской области и Приморского края (коллекции Зоологического института, г. Ленинград). Один экземпляр этого вида пойман нами в Тувинской АССР (сборы Н.П. Кривошеиной).

Нами имаго выведено из-под коры ветровального тополя лавролистного. Во влажном лубе личинки жили совместно с личинками львинок *Neopachygaster* Aust., журчалок *Hammer-schmidtia* Schumm. и других двукрылых. Детально образ жизни *N. formosus* не изучен. *N. seamansi* Shewell выведен из пупариев, собранных в ходах *Cryptorhynchidius lapathi* L. на тополе [Shewell, 1960]. На основании анализа приведен-



Р и с. 1. Детали строения имаго (самцы) *Neoaalticomerus formosus* Loew (1-4), *Odinia boletina* Zett. (5-9), *Turanodinia coccidarum* Stack. (10)

1, 5 - конец средних голени со шпорами; 2 - участок крыла со средней и задней поперечными жилками; 3, 6 - два последних членика усика снаружи; 4, 7 - голова сбоку; 8 - конец крыла; 9, 10 - крыло

a - лобная щетинка; b - орбитальные щетинки; c - вибрисса; d - глазная щетинка; e - глаза; M_{1+2} , R_{4+5} - жилки крыла; ta, tp - средняя и задняя поперечные жилки

ных в этой работе рисунков можно отметить, что личинки очень близки к личинкам *Odinia* Rob.-Desv. Имеются характерные для одиниид 6 ползательных валиков с полями шпиков. Поля образованы несколькими рядами мелких и крупных шпиков. На дорсальной стороне 8-го брюшного сегмента puparia явственное продольное углубление. Сходное образование, но поперечное имеется у некоторых видов *Odinia* Rob.-Desv. Наличие пигментных пятен на вентральных отростках ротоглоточного аппарата, положение задних дыхалец puparia на удлинённых бугорках - признаки, характерные также для некоторых видов *Odinia* Rob.-Desv., например *O. meijerei* Coll.

ПОД ODINIA ROB.-DESV.

Немногочисленные представители рода известны из разных районов северного полушария, Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии. Еще совсем недавно число видов в каждой из зоогеографических областей, в том числе в Палеоарктике, сводилось к 1-2 [Hennig, 1938; Kato, 1952]. К настоящему времени в роде известно до 20 видов. В одной из последних работ по семейству [Prado, 1973] ошибочно указывается 31 вид. В работе, на которую ссылается последний автор [Shewell, 1960], говорится о 13 видах.

Вследствие слабой разработанности систематики группы многие имеющиеся в литературе сведения не совсем достоверны. Наибольшее значение для правильного подхода к изучению группы имеют работы двух авторов [Collin, 1952; Sabrosky, 1959]. В результате этих исследований было установлено, что в Европе под названием *O. maculata* Meig. рассматривалось несколько видов, в том числе *O. xanthocera* Coll., *O. hendeli* Coll., *O. czernyi* Coll. Детальное исследование неарктических материалов показало, что под названием *O. maculata* Meig. в Северной Америке фигурирует, по меньшей мере, 3 вида - *O. betulae* Sabr., *O. conspicua* Sabr. и *O. mejerei* Coll., а *O. maculata* Meig., очевидно, отсутствует.

Следует отметить, что слабая изученность группы, определенная ее специфика, выражающаяся в сильном варьировании многих признаков, используемых в настоящее время большинством авторов в качестве основных диагностических признаков, и отсутствие материалов хорошей сохранности по ряду видов сильно затрудняют введение новых признаков. Изучение наших материалов, собранных в различных районах, в первую очередь в Хабаровском и Приморском краях, дает возможность расширить список видов рода для территории нашей страны до девяти.

На основании изучения больших серий отдельных видов, в первую очередь *O. czernyi* Coll., *O. ? ornata* Zett., *O. foliata* Kriv., составлена приводимая ниже определительная таблица видов рода. В нее включены, помимо палеоарктических видов, некоторые наиболее близкие виды из Неоарктики. В то же время целый ряд вопросов, на которые будет обращено внимание при рассмотрении отдельных видов, остался нерешенным.

Несомненно, большое значение будет иметь в дальнейшем детальное исследование преимагинальных фаз. Даже небольшие полученные нами материалы свидетельствуют о большом разнообразии строения личинок рода и о существовании в пределах рода определенных хорошо обособленных групп видов.

Таблица для определения видов рода *Odinia* Rob-Desv.

- 1(8) Два первых членика усиков, как и 3-й, желтые (иногда с темной полосой или пятном различной формы и интенсивности на одном или двух последних члениках).

- 2(3) Крыло без затемнений в области задней поперечной жилки (рис. 5,7). Средняя голень с одной длинной шпорой, ближайшая к ней щетинка составляет менее половины ее длины (рис. 5,6). Волоски на лбу между орбитальными и теменными щетинками отсутствуют. 3-й членик усиков со слабым сероватым удлинненным пятном. Палеоарктика O.xanthocera Coll.
- 3(2) Крыло с явственными темными пятнами в области поперечных жилок (рис. 2,4,8). Шпоры средних голеней равной длины, если неравны, то внутренняя достигает, по меньшей мере, 1/2-2/3 длины наружной. Волоски между теменными и орбитальными щетинками, как правило, развиты.
- 4(5) Крыло затемнено у вершины вдоль жилок. Темная полоса в основании нотоплевральных щетинок отсутствует. Усики целиком желтые. Второй членик усика равномерно дуговидно закруглен по внутреннему краю. Щетинки на внутреннем крае длинные, крепкие, равны по толщине щетинкам наружного края и заметно выступают за край членика. К вибриссам прилегает длинная щетинка. Задние бедра самцов удлинненно-цилиндрические, желтые. Шпоры средних голеней длинные, одна несколько короче другой, их длина превосходит ширину голени в основании. Неоарктика.
. O.conspicua Sabr.
- 5(4) Крыло не затемнено у вершины. Темная полоса в основании нотоплевральных щетинок небольшая, но имеется. Усики с темными пятнами на двух последних или третьем членике. Второй членик усика с заметным, хотя и закругленным выступом в верхней половине. Щетинки на внутреннем крае заметно слабее наружных и, по меньшей мере, в верхней половине не выступают за край членика. К вибриссам прилегают 3 довольно крупные щетинки. Задние бедра самцов или равномерно овальные или сужены у вершины, затемненные.
- 6(7) Пятно на задней поперечной жилке с четким выступом снаружи. 3-й членик усика с клиновидным темным пятном дистальнее аристы. Задние бедра самцов сильно расширены в средней части и сужены у вершины. Среднеспинка серая, с двумя буроватыми полосами между дорсоцентрльными щетинками. Все щетинки в основании без темных пятен. Неоарктика . . . O.betulae Sabr.
- 7(6) Пятно на задней поперечной жилке без выступа снаружи. Два последних членика усика снаружи с темной полосой, прерывающейся на границе члеников. Задние бедра самцов равномерно овальные. Среднеспинка серая, без буроватых полос между дорсоцентрльными щетинками. В основании щетинок небольшие темные пятна. Палеоарктика O.foliata Kriv.
- 8(1) Два первых или, по меньшей мере, второй членик серо-черные или черные.
- 9(10) Глаза опушены длинными волосками (рис. 3,3), длина которых не менее чем в 3 раза превосходит ширину глазных фасеток. Все пространство лба между глазами

- на уровне орбитальных щетинок в густых волосках. Палеоарктика O. hendeli Coll.
- 10(9) Глаза голые или с микроскопическими редкими волосками, длина которых не превосходит диаметр фасеток. Волоски на лбу имеются, но не образуют густого равномерного покрова на всем пространстве между глазами на уровне орбитальных щетинок.
- 11(14) Среднеспинка с широкой темно-коричневой полосой, начинающейся над плечевыми бугорками и проходящей над основанием крыла к скутеллуму. Третий членик усика снаружи с широкой темной полосой, параллельной верхнему и нижнему краям членика и занимающей более половины верхнего отдела, кроме светлого участка за основанием аристы. Темная полоса доходит до границы со 2-м члеником (рис. 4, 3, 8). Ноги черные на большем протяжении.
- 12(13) Волоски на лбу расположены на уровне орбитальных щетинок. Мелкие щетинки в пространстве между передней границей скутеллума и парой крупных концевых акростихальных (прескутеллярных) щетинок отсутствуют. 3-й членик усиков с внутренней стороны с темным неправильной формы (иногда клиновидным) пятном, простирающимся вниз на расстояние, превышающее 2/3 высоты членика. 2-й членик усика по верхнему краю серый. Палеоарктика
. O. maculata Meig.
- 13(12) Волоски густо покрывают лоб, включая пространство до теменных щетинок. Мелкие щетинки в пространстве между передней границей скутеллума и парой крупных концевых акростихальных (прескутеллярных) щетинок имеются. 3-й членик усиков с внутренней стороны зачерчен в верхней половине (небольшая светлая полоса лишь по верхнему краю усика за аристой). 2-й членика усика по верхнему краю черный, с легким сероватым оттенком. Палеоарктика
. O. maculata var. loewi Coll.
- 14(11) Среднеспинка без широкой коричневой полосы, иногда имеются неправильной формы удлиненные пятна, начинающиеся над плечевыми буграми и оканчивающиеся перед основанием крыла. Третий членик усика снаружи с клиновидным или удлиненным пятном меньших размеров, расположенным в верхней половине усика и, как правило, направленным под углом к верхнему и нижнему краям усика. Пятно не доходит до границы со 2-м члеником (рис. 1, 6).
- 15(16) Поперечные жилки крыла без пятен. Лоб на всем протяжении серый. Палеоарктика . . . O. boletina Zett.
- 16(15) Поперечные жилки крыла затемнены. Если пятно на задней поперечной жилке относительно слабое, лоб светлый, желтоватый.
- 17(18) Первый членик усика светлее 2-го, желтоватый. Такой же светлый край 2-го членика с внутренней стороны. Задняя поперечная жилка крыла с темной параллельносторонней полосой (рис. 2, 4). Среднегрудь

- сверху с широкими размытыми коричневыми полосами между дорсоцентральными щетинками. Лоб между орбитальными и теменными щетинками с волосками. Между передним краем скутеллума и длинными прескутеллярными щетинками имеются короткие щетинки. Палеоарктика O. czernyi Coll.
- 18 (17) Оба первых членика усика черные. Верхний отдел второго членика несколько светлее остальной поверхности, слегка сероватый. Задняя поперечная жилка крыла с темным неправильной формы (расширенным в среднем отделе) пятном (рис. 3,7). Среднегрудь сверху между дорсоцентральными щетинками серая, без коричневатых полос. Лоб между орбитальными и теменными щетинками без волосков. Короткие щетинки между передним отделом скутеллума и длинными прескутеллярными щетинками отсутствуют.
- 19 (20) Лоб желтый. Средние голени с двумя шпорами, резко различающимися по длине (рис. 3,5). У самок длина меньшей внутренней шпоры не достигает 2/3 длины наружной. Размеры длинной шпоры превосходят ширину голени в основании. Верхняя боковая полоса груди широкая, почти достигает ширины светлого участка между верхней и нижней полосами. 3-й членик усика с крупным темным пятном (рис. 3,8), в ряде случаев снаружи расширяющимся на всю верхнюю половину членика. Голарктика O. mejerei Coll.
- 20 (19) Лоб серый. Средние голени с двумя относительно короткими шпорами равной длины (рис. 5,4). Их длина не превышает ширину голени в основании. Верхняя боковая полоса груди узкая, заметно уже нижележащей светлой полосы. 3-й членик усика снаружи с небольшим клиновидным темным пятном. Палеоарктика O. ? ornata Zett.

Odinia boletina Zett. (рис. 1, 5-9)

Грудь сверху серая, с легким желтоватым налетом в задней половине. Желтоватое размытое пятно имеется на среднеспинке за плечевыми бугорками и узкая полоска на границе с плейригами, в основании нотоплевральных щетинок. Верхняя боковая темная полоса груди широкая, оканчивается на уровне среднего отдела переднегрудного дыхальца. Ее ширина в отдельных участках почти достигает ширины светлого участка между полосами. Нижняя темная полоса груди доходит до основания передних кокс. Акростихальные щетинки образуют один четкий срединный ряд, раздваивающийся в заднем отделе. Между ним и дорсоцентральными щетинками еще по 2-3 нечетких ряда акростихальных щетинок. Снаружи от дорсоцентральных - редкие разобщенные щетинки, не образующие четких групп. Стерноплекры с тремя-четырьмя длинными щетинками.

Лоб темно-серый, с более светлыми серебристыми орбитами и светло-желтой лункой. Ширина лба на уровне переднего глазка в 2 раза превосходит расстояние от глазка до

лунки. Лобная щетинка расположена на уровне верхнего края усиковой впадины (вид спереди) и почти на равном расстоянии от основания усика и 1-й орбитальной щетинки (вид сбоку). Расстояние между лобной и 1-й орбитальной щетинкой в 1,5 раза меньше расстояния между орбитальными щетинками. Волоски на лбу расположены только на уровне орбитальных щетинок. Около вибрисс 2 более короткие щетинки. Два первых членика усика темные; 3-й членик (рис. 1,6) снаружи с темным пятном, занимающим несколько менее верхней половины членика, с внутренней стороны размер пятна меньше. Ариста желтая на небольшом протяжении в основании. Щупики желтые.

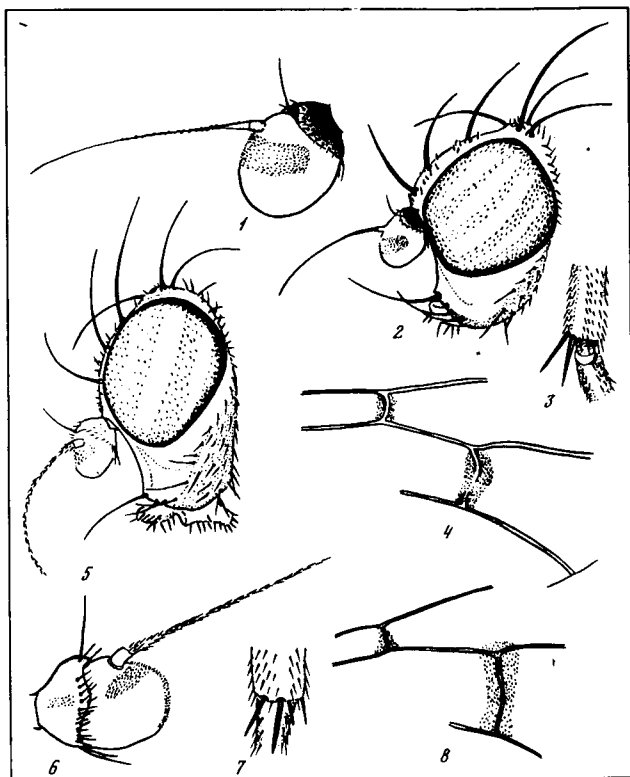
Бедро затемнены, голени с небольшим светлым участком в центре. Средние голени с двумя неравными шпорами, длина меньшей едва достигает половины второй (рис. 1,5). Крыло без пятен на поперечных жилках (рис. 1,9).

Описание приведено по трем экземплярам самцов (Museum für Naturkunde, Berlin, этикетка: Wustung, Habelschwerdt, I. Duda). Сходными признаками обладает самка, пойманная на вскрытом стволе березы 12.VII. 1974 г. в Иштии-Хеме Тувинской АССР (желтые щупики, относительно небольшое темное пятно на 3-м членике усика). Только средние голени с одной длинной массивной шпорой, превосходящей шпору голени. Все окружающие ее концевые щетинки более чем в 3-4 раза уступают размерам шпоры.

В материалах, определяющихся как *O. boletina*, имеется серия из 5 самок (сборы А.А. Штакельберга), характеризующихся темными щупиками и сильно затемненным 3-м члеником усиков. У всех экземпляров 3-й членик снаружи зачернен на 3/4 высоты, с внутренней стороны темное пятно конусовидное, не доходит до заднего края членика. Ариста практически на всем протяжении темная, кроме очень небольшого участка в основании. Средние голени с одной длинной шпорой.

В первоописании *O. boletina* Zett. [Zetterstedt, 1838] говорится о желтых щупиках, в то же время Генниг [Hennig, 1938] указывает, что щупики у *O. boletina* Zett. темные, почти черные. Различие в строении шпор и окраске усиков и щупиков дает возможность предположить, что в Палеоарктике имеются 2 вида *Odinia* без пятен на поперечных жилках. В настоящей статье в определительную таблицу под названием *O. boletina* Zett. включены экземпляры с желтыми щупиками и слабоокрашенными усиками.

O. szernyi Coll. (рис. 2, 1-4). Грудь сверху серая, с широкими размытыми коричневыми полосами в заднем отделе с внутренней стороны от дорсоцентральных щетинок. Скутеллум сверху серый со слегка коричневатым оттенком. Вершина скутеллума желтая. Легкая размытая коричневатая полоска идет от заплечевых щетинок к надкрыловым и очень узкая слабая полоска имеется в области нотоплевральных щетинок. Боковые темные полосы груди относительно узкие. Расстояние между ними не менее чем в 2-2,5 раза превышает ширину полос. Верхняя темная полоса оканчивается перед нижним краем переднегрудного дыхальца. Стерниты груди сероватые, значительно светлее нижней темной боковой



и с. 2. Детали строения имаго *Odinia czernyi* Coll., самка (1-4), и *O. foliata* Kriv., самец (5-8)

1, 6 - два последних членика усика снаружи; 2, 5 - голова сбоку; 3, 7 - конец средних голени со шпорами; 4, 8 - участок крыла со средней и задней поперечными жилками

полосы. Акростиальные щетинки довольно густые, образуют не менее 7 рядов. Снаружи от дорсоцентральных мелкие щетинки расположены так же густо, как акростиальные. Между скутеллумом и длинными прескутеллярными щетинками расположены 1 или несколько мелких щетинок. В верхнем отделе стерноплекры 3 крупные и 1-2 более мелкие щетинки.

Лоб темно-серый, орбиты несколько светлее. Передний край лба и лунка желтоватые. Ширина лба на уровне переднего глазка в 2 раза более расстояния от глазка до лунки. Лобная щетинка расположена почти на уровне верхней границы лунки и приближена к 1-й орбитальной щетинке, находится на равном расстоянии от основания усиков и 1-й орбитальной щетинки. Расстояние между орбитальными щетинками (рис. 2, 2) в 2 раза превышает расстояние между 1-й орбитальной и лобной щетинками. Волоски в средней части лба относительно редкие, на орбитах более густые, расположены не только между орбитальными щетинками, но и между

последними и теменными. Лицо светлое, щеки серые. Вибриссы длинные, из трех прилежащих к ним щетинок самая длинная заметно короче вибриссы. Первый членик и передний край внутренней стороны 2-го членика усика желтоватые, второй членик на остальном протяжении черный. 3-й членик усика рыжий, с темным пятном перед основанием аристы, не достигающим заднего края членика. Ариста в основании на расстоянии до $1/4$ длины со светлым опушением (рис. 2,1).

Ноги светлые. Передние и задние бедра снаружи затемнены. Голен с двумя темными перевязями. Шпоры средних голеней почти равной длины (рис. 2,3), несколько превышающей ширину голеней в основании. Крыло с четкой темной параллельносторонней полоской на поперечных жилках (рис. 2,4).

Вид описан по единственному экземпляру из Центральной Европы [Collin, 1952]. Настоящее описание приведено по самкам из Ленинградской области (сборы А.А. Штакельберга). Не отличаются по рассматриваемым признакам и отнесены нами к этому же виду экземпляры, собранные в Пермской области (сборы К.Б. Борисовой), а также в Тувинской АССР (сборы Н.П. Кривошеиной). Имаго в Пермской области выведены из пупариев, собранных под корой березы, а в Тувинской АССР собраны на сокоточивых участках березовых стволов.

Пупарии (рис. 7), к сожалению, не очень хорошей сохранности, но можно отметить следующие наиболее характерные признаки. Спереди пупарий слегка уплощен, сзади закруглен, с небольшими округлыми вздутиями, находящимися в небольшом углублении на конце тела. Последний сегмент сверху с небольшим поперечным вдавлением. Сегменты тела выпуклые, с заметными вдавлениями в пограничных участках, образующими как бы перетяжки. На вентральной стороне 2-7-го брюшных сегментов тела имеются хорошо развитые ползательные валики, несущие две группы шпиков. Мелкие шпики, образующие один ряд, окольцовывают более крупные шпики, расположенные равномерно по всей поверхности валиков в шахматном порядке. Передние дыхальца поперечные, веерообразные, их высота значительно уступает ширине. Дыхальце несет до 13 коротких округлых дыхальцевых выступов. Задние дыхальца в виде небольшого бугорка, несущего не менее трех округлых дыхальцевых выступов. Дыхальца снаружи незаметны, так как смещены на внутреннюю сторону концевых вздутий, плотно примыкающих друг к другу.

***Odinia foliata* Kriv. (рис. 2, 5-8)**

Грудь серая, с небольшими нечетко выступающими пятнами. По желтоватому пятну имеется перед скутеллумом с внутренней стороны от дорсоцентральных щетинок; несколько небольших размытых пятен - снаружи от дорсоцентральных щетинок. Тонкая коричневая полоска заметна в области нотоплевральных щетинок. Верхняя из боковых темных полосок груди узкая, небольшая, ограничена, как правило, лишь областью мезоплекры, где расположена на уровне нижней границы переднегрудных дыхалец. Полоска часто очень короткая

и значительно не доходит до дыхалец. Ее ширина почти в 2 раза уступает расстоянию до нотоплевральных щетинок и не менее чем в 5 раз — расстоянию до нижней темной полосы груди. Акростихальные щетинки, хотя и не ориентированы, образуют не менее 7 рядов. Две последние акростихальные щетинки (прескутеллярные), расположенные перед скутеллумом, значительно длиннее остальных. Между ними и скутеллумом мелкие щетинки отсутствуют. Снаружи от дорсоцентральных щетинок расположены довольно многочисленные мелкие щетинки. Заплечевые щетинки сгруппированы. Стерноплевры с четырьмя-пятью крупными щетинками.

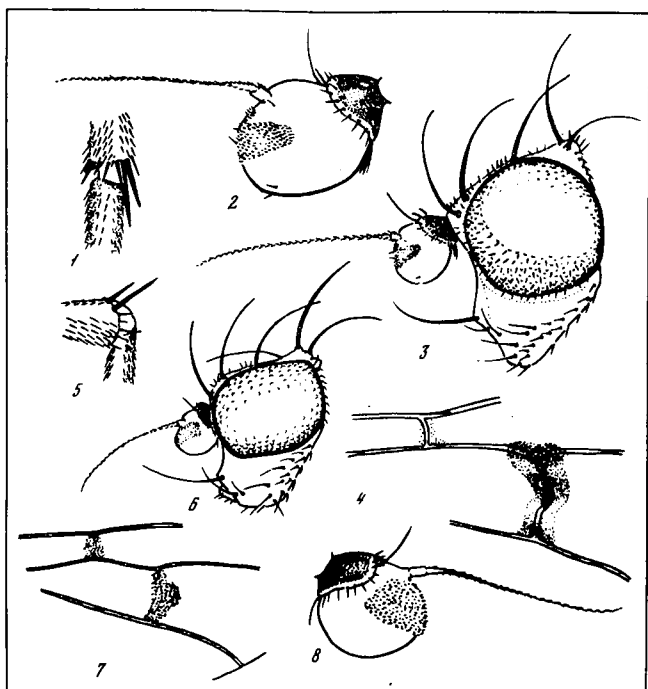
Лоб и орбиты серебристо-серые, на лбу 2 более темные продольные полосы, разделенные светлой полосой по средней линии. Передний край лба по границе с серебристо-белой лункой ярко-желтый. Ширина лба на уровне переднего глазка почти в 2 раза превосходит расстояние от глазка до лунки. Лобные щетинки расположены значительно выше усиковой впадины. Расстояние между лобной, орбитальными щетинками и усиковой впадиной одинаковые (вид сбоку) (рис. 2, 5). Волоски на лбу расположены не только на уровне орбитальных щетинок, но и в пространстве до теменных щетинок. К длинным вибриссам примыкает по 3 небольшие щетинки с каждой стороны. Глаза опущены несколько более длинными, чем у большинства видов, волосками. Усики и щупики желтые. Ариста желтая в основании, не менее чем на $1/4-1/3$ длины. На внешней стороне 2-го и 3-го члеников узкая темноватая полоска, начинающаяся перед основанием аристы и прерванная на границе члеников (рис. 2, 6). С внутренней стороны 3-го членика небольшое темное пятно перед основанием аристы. Щетинки, покрывающие 2-й членик, снаружи образуют четкий двойной ряд, снизу удлинены, составляют более половины длины 3-го членика.

Ноги относительно темные. Средние и задние голени самок с четкими перевязями у вершины. Шпоры средних голеней обычно неравной длины (рис. 2, 7), внутренняя составляет от $2/3$ до $3/4$ наружной. Крыло с явственным затемнением у костального края, в области двух поперечных жилок и в основании крыла (рис. 2, 8).

Вид описан [Кривошеина, 1979] по материалам из Хабаровского и Приморского краев (сборы А.И. Зайцева, Н.П. Кривошеиной, Б.М. Мамаева). Наиболее близок к видам *O. xanthocera* Coll., *O. betulae* Sabr. и *O. conspicua* Sabr. Знакомление с экземплярами *O. conspicua* Sabr. и *O. betulae* Sabr. позволило уточнить и дополнить приведенные в литературе описания этих видов и ввести новые признаки в определительную таблицу, что было необходимо для выявления отличий этих видов от *O. foliata* Kriv.

По образу жизни вид сходен с *O. conspicua* Sabr. Последний паразитирует в личинках чернотелок, обитающих в разлагающейся древесине тополя. Личинки *O. foliata* Kriv. развиваются в теле личинок длинноусых двукрылых (*Hesperinus* Walk., *Pachyneura* Zett.), встречающихся в толще древесины различных лиственных пород.

Пупарий (рис. 8, 1-4) с закругленными передним и задним отделами. Ползательные валики развиты слабо, с очень мел-



Р и с. 3. Детали строения имаго (самка) *Odinia hendeli* Coll. (1-4) и *O. meijerei* Coll. (5-8)

1,5 - конец средних голеней со шпорами; 2,8 - два последних членика усика снаружи; 3,6 - голова сбоку; 4,7 - участок крыла со средней и задней поперечными жилками

кими микроскопическими однородными шипиками, образующими многочисленные ряды. Шипики заметны лишь при сильных увеличениях микроскопа. Для ротоглоточного аппарата характерны удлиненные и заостренные ротовые крючья. Дорсальные отростки фарингеального склерита короткие. Передние и задние дыхальца трубковидные. Передние дыхальца со скошенной вершинной частью, где по периферии расположено до 13 дыхальцевых отверстий. Бугорки задних дыхалец по периферии с многочисленными (до 12) дыхальцевыми отверстиями, окружающими несколько вдавленный вершинный отдел бугорка.

O. hendeli Coll. (рис. 3, 1-4). Грудь сверху серая, с небольшими темными пятнами в основании дорсоцентральных щетинок. Узкие коричневатые полосы расположены ближе к боковой стороне, между заплечевыми и надкрыловыми щетинками и в основании нотоплевральных щетинок. Боковые темные полосы груди широкие; ширина светлого участка между ними в 2 раза превышает ширину полосы. Верхняя из двух боковых темных полос впереди перед переднегрудным дыхальцем слегка сужена и оканчивается у его нижнего края. Стерниты груди в сероватом налете. Среднегрудь сверху в мно-

гочисленных мелких щетинках, расположенных более или менее равномерно. Акростихальные щетинки образуют до 10 рядов. Заплечевые щетинки многочисленны, но не образуют густых скоплений. Между длинными прескутеллярными щетинками и скутеллумом имеется несколько мелких щетинок. В верхнем отделе стерноплекры, помимо трех крупных щетинок, несколько волосков, часть из которых расположена в один ряд со щетинками, а несколько — под ними.

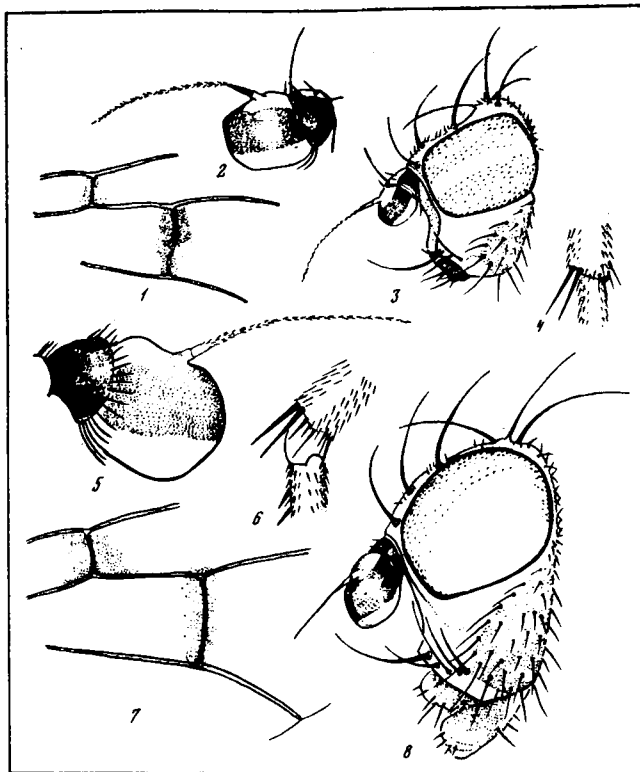
Лоб на всем протяжении рыжевато-желтый, орбиты слегка сероватые, лунка желтоватая. Лоб густо покрыт мелкими волосками. Относительно длинные волоски покрывают глаза. Лобная щетинка расположена заметно выше уровня усиковых впадин, приблизительно на равном расстоянии от 1-й орбитальной щетинки и основания усиков (рис. 3,3). 2-я орбитальная щетинка сильно удалена от 1-й. Вибриссы массивные. Соседние с ними щетинки небольшие и разрозненные. Два первых членика усика черные, со слегка сероватым оттенком в верхнем и нижнем отделах 2-го членика. 3-й членик ярко-рыжий, с наружной и внутренней сторон с небольшими черными треугольными пятнами равных размеров перед аристой (рис. 3,2). Ариста в основании на 1/3 длины желтая. Лицо и щеки светлые, серебристые. Щупики рыжие.

Ноги желтые, с небольшими размытыми темными пятнами на наружной поверхности бедер и у вершин голеней. Средняя голень с двумя шпорами, из которых внутренняя несколько слабее, составляет до 2/3 длины наружной (рис. 3,1). Помимо этого, имеется еще несколько крепких щетинок. Крыло с широкой полосой на задней поперечной жилке и небольшой затемненной полоской в основании крыла (рис. 3,4).

Описание приведено по экземпляру самки (Museum für Naturkunde, Berlin, этикетка: Schönebeck, 7.VI. 1925, O. (Milichia) maculata det. M.P. Riedel), указанной в материалах, использованных при первоописании [Collin, 1952]. Признаки рассмотренного экземпляра полностью соответствуют приведенному в литературе описанию вида, но средние голени не с одной, а с двумя шпорами.

Личинки зарегистрированы в древесине ильма совместно с личинками Oedemeridae [Collin, 1952].

O. maculata Meig. (рис. 4, 1-4). Грудь сверху серая, с широкими размытыми, но довольно четкими коричневатыми полосами, расположенными между дорсоцентральными щетинками и особенно явственными на уровне 4-й и 5-й дорсоцентральных щетинок. Средний отдел скутеллума также коричневатый. Ближе к боковой стороне расположены широкие коричневатые полосы, начинающиеся в области заплечевых щетинок и доходящие до скутеллума. В области нотоплевральных щетинок узкие коричневатые полоски. Боковые темные полосы груди широкие, разделены равной им по ширине серебристой полоской. Верхняя темная полоса груди спереди подходит к верхнему концу переднегрудных дыхалец. Акростихальные щетинки образуют 4 полных срединных ряда и 2 более коротких боковых. Две последние акростихальные (прескутеллярные) щетинки длинные, между ними и скутеллумом мелкие щетинки отсутствуют. Снаружи от дорсоцент-



Р и с. 4. Детали строения имаго *Odinia maculata* Meig., самец (1-4), и *O. maculata* var. *loewi* Coll., самка (5-8)

1, 7 - участок крыла со средней и задней поперечными жилками; 2, 5 - два последних членика усика снаружи; 3, 8 - голова сбоку; 4, 6 - конец средних голеней со шпорами

ральных все мелкие щетинки, кроме заплечевых, редкие или единичные.

Лоб темно-серый, орбиты серебристые. У самок край лба по границе с лункой рыжеватый. Лунка светлая, слегка желтоватая. Ширина лба на уровне переднего глазка менее чем в 2 раза превосходит расстояние от глазка до границы с лункой. Лобная щетинка расположена на уровне усиковой впадины. Расстояние между лобной и 1-й орбитальной щетинками в 2 раза менее расстояния между орбитальными щетинками (рис. 4, 3). Волоски на лбу расположены на уровне орбитальных щетинок. Вибриссы длинные, заметно крупнее прилежащих к ним щетинок. Два первых членика усиков темные, второй - с серой широкой полосой по верхнему краю. 3-й членик желтый, с темной широкой полосой (рис. 4, 2), идущей от вершины членика к его заднему краю. На внутренней стороне членика массивное неправильной формы или клиновидное темное пятно, достигающее 2/3 высоты членика. Ариста темная почти на всем протяжении, кроме небольшо-

го участка в основании, составляющего не более 1/9-1/10 длины аристы. Щупики самца на вершине буроватые, но лишь слегка темнее светлой части 3-го членика усиков.

Ноги и стерниты груди темные. На внутренней стороне голени 2 длинные шпоры почти равной длины или одна несколько короче (рис. 4,4). Их длина несколько превосходит ширину голени в основании. Кроме того, имеется 2-3 более короткие щетинки. На 3-м тергите брюшка срединное темное пятно переходит в узкую боковую полосу. Два первых тергита брюшка блестящие, с очень слабым опушением. Сходное строение первых тергитов брюшка у *O. hendeli* Coll.

Крыло с четкими затемнениями на костальном крае и вдоль поперечных жилок (рис. 4,1).

Описание приводится по самцу и самке из коллекции Н. Loew (Berlin, Museum für Naturkunde, det. J.E. Collin). Очень четкий вид, резко отличающийся от всех известных к настоящему времени видов широкой коричневатой полосой на боковых отделах среднеспинки. Сходная окраска среднеспинки у *Neoalticomerus formosus* Loew. В сборах с территории нашей страны пока отсутствует. Один экземпляр самки этого вида не очень хорошей сохранности из сборов Вагнера имеется в коллекциях Зоологического института. У этого экземпляра 3-й членик усика с широкой срединной полосой как с наружной, так и с внутренней стороны.

Во многих работах [Hennig, 1938; 1952; Зубков, Ковалев, 1975 и др.] под названием *O. maculata* Meig. рассматриваются личинки из ходов *Cryptorhynchidius lapathi* L. Между тем при ревизии европейских материалов [Collin, 1952] было установлено, что имеющиеся в литературе сведения о личинке *O. maculata* Meig. [Vos-de Wilde, цит. по Hennig, 1938] следует отнести к *O. xanthocera* Coll.

***O. maculata* var. *loewi* Coll. (рис. 4, 5-8)**

Грудь сверху серая, с размытыми по краям, коричневатыми продольными полосами вдоль средней линии груди и дорсоцентральных щетинок. Средний отдел скутеллума с легким коричневатым оттенком. Широкая темно-коричневая полоса идет через заплечевые щетинки до края скутеллума и узкая полоска - через основание нотоплевральных щетинок. Верхняя из двух боковых темных полос груди широкая, заметно сужается к переднему концу, оканчиваясь у нижнего края переднегрудных дыхалец. Нижняя полоса также широкая. Обе темные полосы разделены светлым участком, ширина которого в 1,5 раза превышает ширину одной из полос. Стерниты груди светлые, сероватые. Акростихальные щетинки вблизи шва образуют до 9 рядов. Между последней парой длинных прескутеллярных щетинок и краем скутеллума имеется несколько мелких щетинок. Снаружи от дорсоцентральных - четкая группа заплечевых щетинок. В верхнем отделе стерноплевры 4 крупные щетинки.

Лоб черно-серый, по переднему краю рыжеватый, орбиты серебристые. Лунка серовато-желтая. Глазковый бугорок черный. Ширина лба на уровне переднего глазка почти в 2

раза превосходит расстояние от глазка до лунки. Лобная щетинка расположена слегка выше уровня верхнего края усиковой впадины. Расстояние между лобной и 1-й орбитальной щетинкой (рис. 4, 8) несколько менее расстояния между орбитальными. Волоски густо покрывают лоб, включая пространство до теменных щетинок. Лицо светло-серое, щеки серые, скулы и медиана серебристые. К длинным вибриссам примыкают лишь слегка уступающие им по длине 4 щетинки, образующие четкий ряд. Первые два членика усика интенсивно черные на всем протяжении. 3-й членик рыжий, с черной верхней половиной и черной аристой (рис. 4, 5). Несколько светлее лишь небольшой участок в ее основании. Внутренняя поверхность 2-го членика с двумя рядами мелких щетинок лишь по краю членика. Внутренняя поверхность 3-го членика с черным пятном в верхней половине, расположенным параллельно нижнему краю членика.

Ноги темные, черноватые. Небольшие светлые перевязи заметны в средних отделах особенно задних голеней. Средние голени с двумя внутренними сближенными шпорами почти равной длины (рис. 4, 6), достигающими или слегка превышающими ширину голени в основании. Помимо этого, имеется до 4 довольно длинных щетинок, превышающих по длине половину длины внутренних шпор. Крыло с обычными тремя пятнами: по краю костальной жилки и на поперечных жилках (рис. 4, 7)

Описание приводится по экземпляру самки из коллекций M.P. Riedel (Museum für Naturkunde, Berlin, det. J.E. Collin). В коллекциях Зоологического института имеется экземпляр самки этого подвида (сборы Порчинского, определение А.А. Штакельберга). В наших сборах отсутствует. Образ жизни не известен.

Odinia meijerei Coll. (рис. 3, 5-8). Грудь сверху серая, с небольшими размытыми рыжеватыми пятнами в области заплечевых и нотоплевральных щетинок. Верхняя боковая темная полоса груди примыкает к границе мезоплевры со среднеспинкой, ее ширина почти достигает ширины светлого участка между верхней и нижней темными полосами груди. Нижняя полоса доходит до основания передних кокс. Акростихальные щетинки разбросаны в беспорядке, образуют не более 6 рядов. Снаружи от дорсоцентральных - редкие разобщенные, кроме заплечевых, щетинки, не образующие четких групп. Стерноплевры с четырьмя хорошо развитыми щетинками разной длины.

Лоб желтовато-бурый, орбиты серые, лунка светло-желтая. Ширина лба на уровне переднего глазка в 2 раза превосходит расстояние от глазка до лунки. Лобная щетинка находится на уровне верхнего края усиковой впадины и от 1-й орбитальной - на расстоянии, в 1,5 раза меньшем расстояния между 1-й и 2-й орбитальными щетинками (рис. 3, 6). Волоски расположены только на уровне орбитальных щетинок. Вибриссы длинные и толстые, 2 прилежащие к ним щетинки меньших размеров и разной длины. Два первых членика усика черные, второй сверху темно-серый. 3-й членик с крупным темным пятном (рис. 3, 8), расположенным в верхней половине членика между основанием аристы и его

вершиной. Иногда пятно удлиненное, достигает заднего края членика. Ариста в основании на протяжении от $1/4$ до $1/3$ желтая. Опушение аристы относительно длинное, хорошо заметно. Щупики желтые, с тремя длинными и несколькими короткими хорошо заметными щетинками.

Бедра затемнены снаружи. Задние голени с двумя четкими перевязями, средние с одной более широкой, сдвинутой к среднему отделу голени. Средние голени с двумя шпорами, из которых внутренняя составляет около $2/3$ длины наружной (рис. 3,5). Крыло с небольшими обычными пятнами, но пятно на задней поперечной жилке с четким выступом снаружи (рис. 3,7).

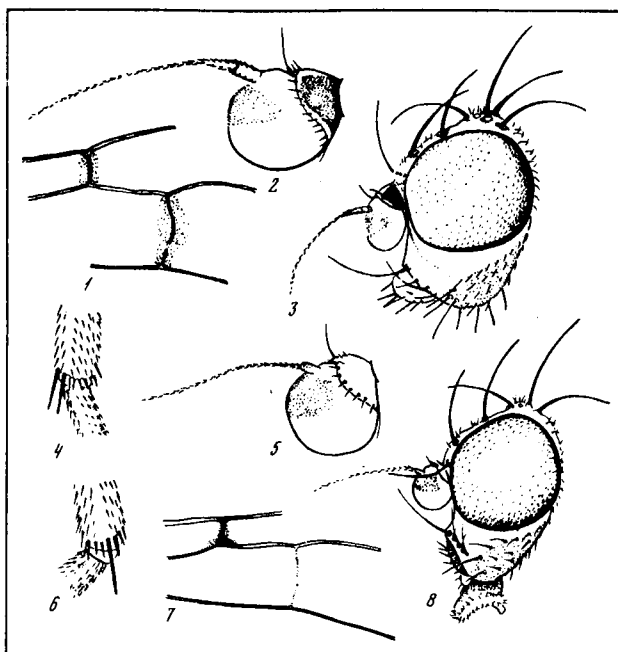
Описание приводится по трем самкам, выведенным из пупариев из ходов *Scolytus scolytus* на вязе (Январцево Казахской ССР, сборы К.Я. Грунина). Для вида в Западной Европе также характерна приуроченность к ходам *Scolytus* на вязе [Collin, 1952].

К сожалению, сохранились лишь остатки пупариев. Можно только отметить, что ползательные валики с четкими рядами шипиков. Поля образованы крупными, расположенными в шахматном порядке шипами, ограниченными по периферии на протяжении всего поля одним рядом мелких шипиков. Конец последнего сегмента в верхнем отделе с небольшим овальным хорошо обособленным бугорком. Передние и задние дыхальца выступающие. Передние - в виде широкого конуса с шестью-семью дыхальцевыми отверстиями, задние - в виде цилиндрических коротких бугорков, несут 3 дыхальцевых выступа, расположенных на плоскости, обращенной к средней линии тела. Ротоглоточный аппарат (судя по остаткам на пупарии) с хорошо развитыми дорсальными и вентральными отростками, вентральные - с четким выступом в передней четверти и темным пигментированным овальным пятном в заднем отделе.

***O. ? ornata* Zett. (рис. 5, 1-4)**

Грудь сверху серая, без коричневатых полос. Размытое коричневатое пятно, не достигающее до основания крыла, расположено за плечевыми бугорками, кроме того, узкая коричневатая полоска - вдоль границы с плеиритами груди. Верхняя из двух коричневатых боковых полос груди относительно узкая. Ее ширина составляет не более $1/3$ расстояния до нижней полосы и равна расстоянию до границы со среднеспинкой. Полоска идет параллельно этой границе и оканчивается у нижнего края переднегрудных дыхалец, с другой стороны простирается под основание крыла. Нижняя темная полоса доходит до основания передних кокс. Среднеспинка с семью нечеткими рядами акростихальных щетинок. Мелкие щетинки снаружи от дорсоцентральных в виде отдельных изолированных групп. Стерноплевры с тремя-четырьмя длинными щетинками.

Лоб черно-серый, с более светлыми серебристыми орбитами. Лунка беловато-желтая. Ширина лба на уровне переднего глаза в 2 раза превосходит расстояние от глазка до



Р и с. 5. Детали строения имаро *Odinia ? ornata* Zett., самка (1-4), и *O. xanthocera* Coll., самец (5-8)

1, 7 - участок крыла со средней и задней поперечными жилками; 2, 5 - два последних членика усика снаружи; 3, 8 - голова сбоку; 4, 6 - конец средних голени со шпорами

лунки. Лобная щетинка находится над основанием усиков почти на равном расстоянии от усиковой впадины и 1-й орбитальной щетинки. Это расстояние заметно меньше расстояния между орбитальными щетинками. Волоски расположены только на уровне орбитальных щетинок (рис. 5, 3). Вибриссы длинные, примыкающие к ним 3 щетинки значительно короче, неравной длины. Два первых членика усика черные, 3-й с клиновидным черным пятном перед основанием аристы (рис. 5, 2). Основная четверть аристы желтоватая. Щупики желтые.

Бедра желтые, передние снаружи с сероватым налетом. Передние и средние голени с четкими перевязями у вершины. Средние голени с двумя шпорами равной длины, составляющей не более ширины голени у вершины (рис. 5, 4). Крыло с хорошо развитыми обычными пятнами. Темное пятно на задней поперечной жилке характерной формы, довольно широкое и дуговидно выгнуто снаружи (рис. 5, 1).

Описание приводится по самкам из Ленинградской области (сборы А.А. Штакельберга). Определение проведено на основании анализа признаков, характерных для экземпляров одной из серий, собранных в Финляндии и хранящихся в коллекциях Зоологического музея в г. Хельсинки под названи-

ем *O. ornata* Zett. К *O. ? ornata* Zett. нами также отнесены серии имаго, собранные в Пермской области (сборы К.Б. Борисовой) и в Тувинской АССР (сборы Н.П. Кривошеиной). Выведенные из пупариев экземпляры этих серий отличаются несколько более светлым буроватым лбом.

Сравнительно недавно вид рассматривался в качестве синонима *O. maculata* Meig. [Hennig, 1938]. Затем было высказано предположение о его самостоятельности [Collin, 1952], но типовые экземпляры до сих пор не ревизованы, что вносит определенные трудности в определение. Нами под названием *O. ? ornata* рассматриваются экземпляры наиболее обычного и чаще всего встречающегося в коллекциях вида, характерного для северных районов нашей страны. Вид хорошо отличается от описанного сравнительно недавно *O. czernyi* Coll., обычно встречающегося с ним совместно. Наиболее близок к виду *O. meijerei* Coll.

В нашем распоряжении имеются несколько экземпляров пупариев и 2 личинки, относящиеся к сериям из Пермской области и Тувинской АССР. Личинки собраны в срубленных стволах березы. В Тувинской АССР личинки зарегистрированы в ходах жуков-сверлильщиков, короедов-древесинников и личинок комаров болотниц *Libnotes* Westw. (Limoniidae).

Личинки наиболее близки по строению к *O. meijerei* Coll. Для личинок и пупария характерны хорошо развитые ползательные валики, несущие 2 группы шипов. Крупные расположены в шахматном порядке, мелкие образуют один ряд по периферии. Пупарий с четкими перетяжками по границам сегментов. На дорсальной стороне предпоследнего сегмента широкая квадратная площадка с глубоким поперечным вдавлением в центре. Бугорок, несущий дыхальца, не выступает за края последнего сегмента (вид сбоку). Дыхальца бугорковидные. Передние закруглены, с шестью дыхальцевыми отверстиями. Задние цилиндрические, с тремя дыхальцевыми отверстиями, расположенными на внутренней поверхности цилиндрического бугорка. Поля шипиков без сильной перетяжки в центре, где расположены 2 сближенных относительно крупных шипа вдоль заднего края и несколько более мелких вдоль переднего, образующие как бы второй ряд за группой мелких шипиков. Для ротоглоточного аппарата характерны относительно длинные дорсальные отростки, почти достигающие по длине вентрального отростка. Дорсальные отростки ротоглоточного аппарата пупариев короче. Вентральные отростки с крупными тупыми выступами, четко склеротизованными по переднему краю, и темными овальными пятнами.

Наши данные о связи вида с березой совпадают с имеющимися по этому поводу в литературе высказываниями [Collin, 1952].

В отечественной литературе описан пупарий двукрылых из ходов гравера обыкновенного из-под коры ели, отнесенный к *O. ornata* Zett. [Зубков, Ковалев, 1975]. Пупарий строением задних дыхалец отличается не только от пупариев рассматриваемого нами вида, но и всех остальных одиинид. К сожалению, авторами не приведен ряд существенных морфо-

логических признаков (строение шпор голеней, опушение и окраска усиков, форма пятен крыла). Между тем такой признак, как отсутствие расширения на темном пятне задней поперечной жилки, - признак более характерный для *O. szernyi* Coll. Точная идентификация материалов особенно важна в связи с тем, что развитие *O. ornata* связывается с безрезой [Collin, 1952].

***Odia xanthocera* Coll. (рис. 5,5-8)**

Грудь сверху серая, со слегка желтоватым оттенком между 4-й и 5-й дорсоцентральной щетинками. Явственная темная полоска начинается за плечевым бугорком в области заплечевых щетинок и оканчивается перед основанием крыла. В области нотоплевральных щетинок полоска едва намечена. Верхняя из двух темных боковых полос груди хорошо выражена, начинается под основанием крыла и направлена косо в верхний угол мезоплекры, оканчиваясь перед переднегрудным дыхальцем. Ее ширина составляет не более 1/3 расстояния до нижней относительно узкой темной полосы. Акростиальные щетинки редкие, образуют 6-7 нечетких рядов. Между двумя длинными прескутеллярными щетинками и передним краем скутеллума мелкие щетинки отсутствуют. Заплечевые щетинки многочисленны и образуют обособленную группу. Стерноплекры с тремя длинными щетинками.

Лоб серый с легким желтым оттенком, по границе с лункой желтый. Лобная щетинка расположена почти на уровне, лишь слегка выше верхней границы усиковой впадины. Основание лобной щетинки находится от 1-й орбитальной на расстоянии, в 2 раза превышающем расстояние до основания усика (рис. 5,8). Сумма этих расстояний несколько уступает расстоянию между 1-й и 2-й орбитальными щетинками. Волоски на лбу расположены только на уровне орбитальных щетинок. К. длинным вибриссам примыкают 4 более слабо развитые щетинки. Усики и щупики желтые. Ариста в основном затемнена, светлый лишь небольшой участок аристы в основании. 3-й членик усика с темной косою полоской, начинающейся перед аристой и не доходящей до границы со 2-м члеником ни снаружи, ни внутри. У самок пятно на 3-м членике усика снаружи более интенсивно окрашено, а два первых членика слегка буроватые.

Передние и задние бедра затемнены. Голеня более интенсивно затемнены у основания. Средние голени с одной длинной шпорой, длина которой превосходит ширину голени у вершины. Ближайшая к ней шпора составляет не более 2/5 ее длины. Два первых членика брюшка сверху опушены, темно-серые. На 3-5-м тергитах по 4 изолированных друг от друга темных пятна. Крыло с небольшим затемнением у кости и первой поперечной жилки (рис. 5,7).

Описание приведено по самцу из коллекции М.Р. Riedel (Museum für Naturkunde, Berlin, det. J.E. Collin). В нашем распоряжении имелись 1♂, 1♀ из Ленинградской области (сборы А.А. Штакельберга) и полностью им идентичные 2♀♀ из Приморского края (сборы З.А. Коноваловой, коллекций

Зоологического института). Все 4 экземпляра были определены А.А. Штакельбергом.

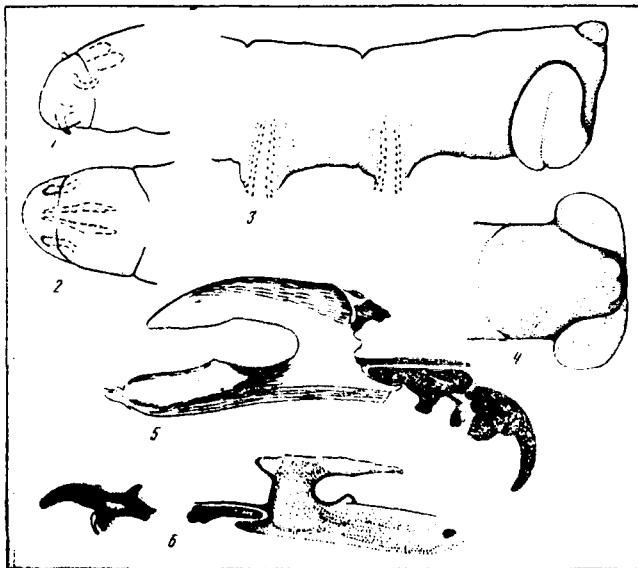
Личинки этого вида собраны в ходах *Cryptorhynchidius lapathi* L., встречаются в веточках ольхи, ивы и тополя. Ошибочно описаны в литературе под названием *O. maculata* Meig. [Vos-de Wilde, цит. по Hennig, 1938].

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК

На основании анализа имеющихся в литературе сведений и в большей мере изучения наших, хотя и небольших, материалов возможно составление общей характеристики личинок семейства. Следует отметить, что сравнение по личиночным признакам с представителями других семейств круглошовных двукрылых сильно затруднено вследствие ограниченности сведений по многим семействам. Но уже имеющиеся к настоящему времени материалы свидетельствуют о большом морфологическом своеобразии группы.

Тело личинок (рис. 6-8) удлиненное, сужено к переднему концу и тупо обрублено сзади. Головной отдел тела непосредственно на вершине закруглен. Сегменты тела относительно короткие, их высота заметно превосходит длину. У свободноживущих личинок на 2-7-м брюшных сегментах имеются массивные ползательные валики, несущие крупные шипики. У паразитических форм на тех же участках тела имеются очень мелкие микроскопические шипики, практически не заметные на пупариях.

Передние дыхальца несколько смещены на дорсальную сторону тела, но не сближены в такой степени, как это наблюдается у личинок *Agromyzidae*. Задние дыхальца расположены на конце последнего сегмента тела. Участок поверхности тела, несущий дыхальца, четко отделен от остальной части сегмента глубокой кольцевой складкой. Дыхальца личинок *Odiniidae* своеобразного строения. Для них характерно относительно большое число дыхальцевых отверстий. На основании литературных данных по *O. xanthocera* Coll. [Vos-de Wilde, цит. по Hennig, 1938] и *Traginops irrorata* Coq. [Shewell, 1960], а также наших материалов можно говорить о том, что передние дыхальца не уплощены, имеют форму цилиндрических или конусовидных бугорков. Каждый бугорок несет от 6 до 12 дыхальцевых отверстий. Характерным является то, что тип строения задних дыхалец мало отличается от такового передних. У всех изученных видов они представлены небольшим трубковидным бугорком различной длины, несущим по периферии по несколько дыхальцевых отверстий. На основании изученных нами видов можно сказать, что число отверстий варьирует от 3-5 до 15-16. Анальная щель поперечная (что особенно хорошо заметно на пупариях) и окружена анальными долями различной длины. У отдельных видов, как, например, у *O. xanthocera* Coll. [Vos-de Wilde, цит. по Hennig, 1938], анальные доли крупные, образуют своеобразные выросты. В этих случаях между анальными долями образуется хорошо заметная продольная складка, а анальная щель маскируется.

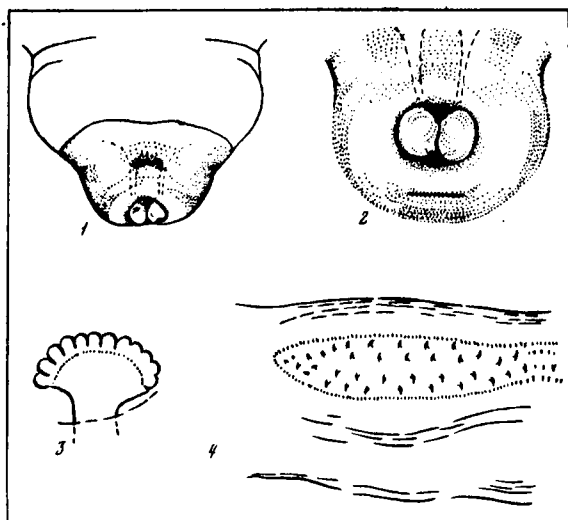


Р и с. 6. Детали строения личинок *Odinia* sp. (1-5) и пупария *O. meijerei* Coll. (6)

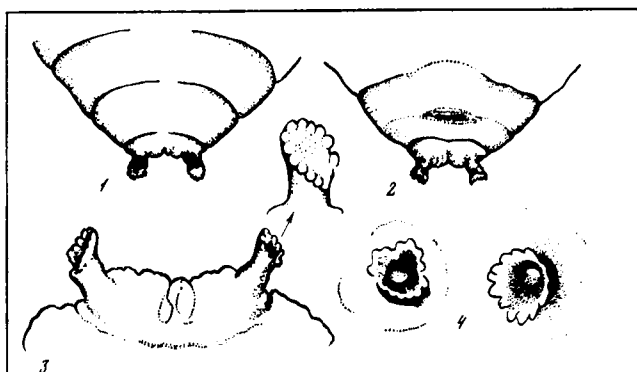
1, 2 - передний конец тела сбоку и сверху; 3, 4 - задний конец тела сбоку и сверху; 5, 6 - ротоглоточный аппарат

Ротоглоточный аппарат (рис. 6, 5, 6) с хорошо развитой фарингеальной мембраной, образующей вентральную стенку глотки. У личинок круглошовных двукрылых [Зимин, 1948] с внутренней стороны она может быть гладкой, и тогда просвет глотки свободен, или разделена продольными стержневыми складками (ребрышками, по Л.С. Зимину) на отдельные продольные каналы. В верхних отделах складок расположены группы щетинок. Все эти структуры создают образование, именуемое фильтрационным аппаратом.

По теории Кейлина [Keilin, 1915], фильтрационный аппарат характерен для личинок-сапрофагов и отсутствует у различных плотоядных форм. Но уже имеющиеся, хотя и незначительные материалы по круглошовным двукрылым свидетельствуют о том, что, по-видимому, прямой связи с типом питания не существует. Так, оказывается, что фильтрационный аппарат характерен для личинок *Phoridae*, ведущих паразитический образ жизни, но отсутствует у личинок *Psilidae*, преимущественно являющихся фитофагами. В то же время у ряда личинок *Chloropidae* тело глотки гладкое, а у многих фитофагов, широко известных как вредители сельского хозяйства, тело глотки с фильтрационным аппаратом. Не полностью подтверждаются теоретические предпосылки Кейлина на примере отдельных групп *Muscidae* и *Anthomyiidae* [Hennig, 1952]. Фильтрационный аппарат присущ рассмотренным нами личинкам *Odinia* Rob.-Desv. и *Turanodinia* Stack., хотя у последних развит слабее. Возможно, это



Р и с. 7. Детали строения пупария *Odinia czernyi* Coll.
 1, 2 - задний конец тела сверху и сзади; 3 - переднее дыхальце; 4 - поле шипиков 5-го брюшного сегмента



Р и с. 8. Детали строения пупария *Odinia foliata* Kriv.
 1, 2 - задний конец тела сверху и снизу; 3 - передний конец тела сверху; 4 - задние дыхальца

объясняется вообще более слабой склеротизацией элементов ротоглоточного аппарата *Turanodinia coccidarum* Stack.

В целом личинки *Odinia* Rob.-Desv. образуют несколько морфологических групп, что в значительной степени связано с их образом жизни. Особенно резко различаются группы обитателей ходов различных ксилофильных насекомых и группы, ведущие паразитический образ жизни.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ОДИНИИД С КСИЛОФИЛЬНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

В целом в литературе нет достаточно точных данных об образе жизни личинок одиинид. Однако интересна одна общая для большинства видов закономерность - тесная связь с определенными видами насекомых-ксилобионтов.

К настоящему времени известно, что отдельные виды одиинид характерны для поселений короедов. Так, *O. meijerei* Coll. были найдены на листовенных породах в ходах различных видов *Scolytus* [Collin, 1952; Sabrosky, 1959]. Пупарии вида, отнесенного авторами к *O. ornata* Zett. [Зубков, Ковалев, 1975], собраны в ели в ходах гравера обыкновенного.

Пупарии некоторых видов обнаружены в живых тонких ветках, пораженных различными насекомыми. Так, личинки *O. xanthocera* Coll. собраны в ходах *Cryptorhynchidius lapathi* L. на иве, ольхе и тополе [Hennig, 1938]. Этот же вид встречается в ходах *Saperda populnea* L. [Collin, 1952], вызывающего галлообразные вздутия на ветвях осин, тополей и ив. В ходах чешуекрылых *Gelechiidae*, поражающих верхушечные побеги грецкого ореха (*Juglans regia* L.), развивается вид, отнесенный к *O. boletina* Zett. [Kato, 1952]. Под этим же названием вид фигурирует в более поздних работах [Cogan, 1975]. Необходимо отметить, что приведенные признаки [Kato, 1952] со всей определенностью показывают, что вид не может быть отнесен к *O. boletina* Zett. Такие черты, как желтоватый лоб, наличие пятен на поперечных жилках крыла, форма пупария, свидетельствуют о близости вида в наибольшей степени к *O. meijerei* Coll.

В специфических условиях в ходах амброзийных насекомых на березе развиваются *O. betulae* Sabr. [Sabrosky, 1959]. Для *O. maculata* Meig. приводятся данные о связях с дубом, пораженным *Cossus* [Collin, 1952]. В толще древесины вяза совместно с личинками жуков *Oedemeridae* развиваются *O. hendeli* Coll. [Collin, 1952], а в тополе среди поселений личинок чернотелок *Scotobates calcaratus* F. - *O. conspicua* Sabr. [Sabrosky, 1959].

Не менее четкие связи с ксилофильными насекомыми прослеживаются у изученных представителей других родов этого семейства. Личинки *Turanodinia coccidarum* Stack. развиваются в яйцекладках червеца Комстока - *Pseudococcus comstocki* Kuw. [Штакельберг, 1944]. Пупарии *Neoalticomerus seamansi* Shewell были обнаружены, как и *O. xanthocera* Coll., в ходах *Cryptorhynchidius lapathi* L. на тополе [Shewell, 1960].

Полученные нами сведения по отдельным видам *Odinia* Rob.-Desv. (*O. foliata* Kriv., *O. meijerei* Coll., *O. czernyi* Coll., *O. ? ornata* Zett.) также свидетельствуют о четко выраженной связи личинок с определенными группами ксилофильных насекомых. В древесине листовенных пород в Приморском и Хабаровском краях среди скоплений личинок двукрылых - *Hesperinus rohdendorfi* Kriv. et Mam., *Pachyneura oculata* Kriv. et Mam., *Plecia nigra* Lund. - неод-

нократно собирались пупарии *O. foliata* Kriv. В ходах различных насекомых (короедов-древесинников, комаров-болотниц) в березе в Тувинской АССР зарегистрированы личинки и пупарии *O. ? ornata* Zett. Совместно с ними в тех же условиях неоднократно встречались пупарии *O. czernyi* Coll. Пупарии *O. meijerei* Coll. обнаружены в Северном Казахстане в ходах *Scolytus scolytus* на вязе (сборы К.Я. Грунина, Зоологический институт). Эти данные полностью совпадают с имеющимися в литературе сведениями об образе жизни вида [Collin, 1952].

Таким образом, в настоящее время можно с уверенностью говорить о тесной взаимосвязи местообитаний одиниид и различных ксилофильных насекомых. Полученные к настоящему времени данные указывают на два более или менее четко различающихся направления экологической специализации одиниид.

Одна группа видов приурочена к насекомым, заселяющим сравнительно свежую древесину. Так, виды *O. xanthocera* Coll., *O. meijerei* Coll., *O. czernyi* Coll., *O. ? ornata* Zett., *N. seamansi* Shewell заселяют древесину на начальных этапах ее разложения, проникая в ходы таких насекомых, как короеды-древесинники, жуки-долгоносики *Cryptorhynchidius lapathi* L., жуки-сверлильщики и др. К этой же группе мы относим виды, личинки которых обнаружены в скоплениях сока, как, например, *Traginops irrorata* Coq., развивающийся в натеках на ильме [Shewell, 1960]. Различные на первый взгляд среды (ходы насекомых и натеки) имеют много общего в связи с тем, что в ходах насекомых при поражении живых деревьев скапливается сок. На примере других групп насекомых, например комаров-болотниц рода *Libnotes* Westw., показано, что одни и те же виды развиваются в скоплениях сока и под корой [Кривошеина, 1975].

Другие виды связаны с ксилофильными насекомыми, заселяющими относительно сильно разложившуюся древесину на стадии светлых и бурых гнилей. К ним в первую очередь следует отнести *O. foliata* Kriv., развивающийся в скоплениях личинок двукрылых - *Hesperinus rohdendorfi* Kriv. et Mat., *Pachyneura oculata* Kriv. et Mat. и *Plectiscia nigra* Lund. Личинки двух первых видов заселяют прочную, но относительно сильно разложившуюся древесину различных лиственных пород (ильма, тополя, ольхи, маакии) на стадии светлых и черенных гнилей. Личинки *P. nigra* Lund. заселяют сильно разложившуюся древесину самых разнообразных лиственных пород, встречаясь большими скоплениями (гнездами). Нахождение *O. foliata* Kriv. в разлагающейся древесине различных лиственных пород, их связь с определенными группами ксилобионтов, развивающихся на стадии бурых и светлых гнилей, свидетельствуют о том, что определяющее значение для данного вида в выборе мест обитания имеет не только порода дерева, но также и формирующиеся в ней комплексы насекомых-ксилобионтов.

К этой группе следует также отнести *O. hendeli* Coll., развивающийся в сообществе с личинками жуков *Oedemeridae* [Collin, 1952], и *O. conspicua* Sabr., зарегистрирован-

ный в сообществе с личинками жуков-чернотелок Tenebrionidae [Sabrosky, 1959].

В настоящее время нет достаточных данных, позволяющих решать вопрос о связях отдельных видов с определенными породами. Но имеющиеся сведения свидетельствуют о наличии определенных связей, например *O. meijerei* Coll. с вязом, *O. czernyi* Coll. и *O. ? ornata* Zett. с березой, *O. maculata* Meig. с дубом. Не совсем ясен пока вопрос о заселении одиночками хвойных пород. В наших сборах имеется большая серия имаго, выведенная из-под коры кедра. Вид очень близок *O. czernyi* Coll., но отличается более темной окраской. Вопрос о видовой принадлежности этой серии окончательно не решен.

Большинство авторов в настоящее время склоняются к мысли о сапрофагии одиночек [Hennig, 1952; Sabrosky, 1959; Согоп, 1975]. Последний автор подчеркивает, что личинки скорее всего мицетофаги, развивающиеся на древесных грибах или грибах, связанных с продуктами переработки ксилофильных насекомых.

Вопрос о хищничестве личинок видов *O. xanthocera* Coll., *O. czernyi* Coll., *O. meijerei* Coll., развивающихся в ходах, пока не решен. Мы не располагаем наблюдениями, которые свидетельствовали бы как о хищничестве, так и об его отсутствии.

Более уверенно можно говорить о явлениях паразитизма. Так, личинки *O. foliata* Kriv. развиваются в теле личинок длинноусых двукрылых. Личинки хозяина внешне не отличаются от здоровых насекомых. Личинка паразита покидает тело хозяина, от которого остается лишь пустая шкурка, перед окукливанием. В природных условиях часто можно наблюдать, как, например, в ходе личинки *Hesperinus* Walk. рядом с пустой шкуркой лежит пупарий *O. foliata* Kriv. Вид в обследованных районах (в Приморском и Хабаровском краях) не редок. В ряде случаев зараженными оказываются целые популяции *Hesperinus* Walk. или *Pachyneura* Zett. (до 50 и более личинок). Явления паразитизма доказаны также для *O. conspicua* Sabr., выведенных из личинок чернотелок [Sabrosky, 1959].

Тесная связь личинок одиночек с конкретными группами ксилофильных насекомых, наличие видов, ведущих паразитический образ жизни, указывают на возможность широкого распространения среди них зоофагии как типа питания. Группа, несомненно, играет большую роль в ксилофильных сообществах и заслуживает самого серьезного изучения.

Литература

Зимин Л.С. Определитель личинок синантропных мух Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.

Зубков Г.А., Ковалев В.Г. Новые данные о развитии мух семейства Odiniidae (Diptera). - Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, 1, с. 14-19.

Кривошеина Н.П. Формирование комплексов двукрылых насекомых в сапробиотических средах - натеках сока на стволах де-

ревьев. - В кн.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке, вып. 3. Владивосток, 1975, с. 70-75.

Кривошеина Н.П. Новые данные о паразитических двукрылых рода *Odinia* Rob.-Desv. (Diptera, Odiniidae). - В кн.: Новые виды насекомых фауны СССР. Труды ВЭО, т. 61, Л.: Наука, 1979, с. 201-204.

Штакельберг А.А. О новом истребителе червеца Комстока из отряда двукрылых (Diptera, Odiniidae). - ДАН СССР, 1944, 44, № 3, с. 137-139.

Штакельберг А.А. Семейство Odiniidae. - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Двукрылые, ч. 2. Л.: Наука, 1970, с. 232-233.

Cogan B.H. New taxa in two families previously unrecorded from the Ethiopian region (Diptera: Odiniidae and Diastatidae). - Ann. Natal Mus., 1975, 22(2), p. 471-488.

Collin J.E. On the European species of the genus *Odinia* R.-D. (Diptera, Odiniidae). - Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 1952, 21, 7/8, p. 110-116.

Hennig W. Odiniidae. - In: E. Lindner. Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 1938, Bd. 6, 1.

Hennig W. Die Larvenformen der Dipteren. Berlin, 1952. Bd. 3.

Hennig W. Neue Gattungen und Arten der Acalypteratae. - Canad. Entomol., 1969, 101, 6, p. 589-633.

Kato S. Odiniidae of Japan, with descriptions of a new species and a new subspecies. - Insecta Matsumurana, 1952, 18, 1/2, p. 1-8.

Keilin D. Recherches sur les larves de Diptères Cyclorhaphes. - Bull. sci. France et Belg., 1915, 49, p. 15-198.

Prado Pires do A. Contribuição ao conhecimento da familia Odiniidae (Diptera, Acalypteratae). - Stud. entomol., 1973, 16, 1/4, p. 481-510.

Sabrosky C.W. Flies of the genus *Odinia* in the Western Hemisphere (Diptera, Odiniidae). - Proc. U.S. Nat. Mus., 1959, 109, 3414, p. 223-236.

Shewell G.E. Notes on the family Odiniidae with a key to the genera and descriptions of new species (Diptera). - Canad. Entomol., 1960, 92, 8, p. 625-633.

Zetterstedt J.W. Insecta Lapponica. Lipsiae, 1838, p. 787.

АНАТОМИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЛИЧИНОК ЗЛАТОК (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE)

М. Л. Данилевский

Авторы, изучавшие строение пищеварительной системы златок, работали в основном с имагинальным материалом. Работы по отдельным видам появляются уже в прошлом веке [Dufour, 1824, 1843, 1857; Laboulbène, 1857a,b]. Обзор этих во многом несовершенных исследований можно найти в статье Гебхардта [Gebhardt, 1931], который, описав кишечный тракт восьми видов златок, подытожил для своего времени работы такого рода. Недавно опубликован большой анатомический обзор Касаба и Кроусона [Kasab, Crowson, 1975] в целом по Elateriformia.

Кишечник имаго златок средних размеров. Он превышает длину тела примерно в 2-3 раза. Передняя кишка имеет зоб и иногда глоточные дивертикулы. Средняя кишка с парой слепых выростов и с криптами в средней части. Имеются 6 крипто-нефрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника самостоятельно и не образующих перед контактом с прямой кишкой единых стволов.

Работы по анатомии личинок златок почти отсутствуют. Имеется только очень старое исследование Хаммершмидта [Hammerschmidt, 1873].

Мы приносим сердечную благодарность А.В. Алексееву за определение имагинального материала, Б.М. Мамаеву за предоставление большей части личиночного материала и за всестороннюю помощь при окончательном оформлении работы и Г.Б. Титковой за подготовку рисунков.

Материал для нашей работы выбирался с таким расчетом, чтобы представить возможно большее число триб семейства (табл. 1). Личинок из подсемейств Sternocerinae и Trachinae в нашем распоряжении, к сожалению, не имеется. Материал до вскрытия фиксирован в 70%-ном спирте с предварительным обвариванием в воде. Часть личинок каждой серии воспитывалась до имаго в лаборатории с целью идентификации.

ПОДСЕМЕЙСТВО АСМАЕОДЕРИНАЕ

Astaeodera sp₁ (рис. 1,1). Длина тела 17 мм, длина кишечника 19,3 мм, длина задней кишки 6 мм.

Передняя кишка имеет большой зоб. Пищевод длинный, поэтому зоб далеко отодвинут от головы, его передняя граница находится на уровне передней границы среднегруди, а задняя - у задней границы заднегруди.

Т а б л и ц а 1

| Подсемейство и триба | Вид | Кормовая порода и место развития | Район сбора |
|-----------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|
| Асмаеодеринае | <i>Асмаеодера</i> sp ₁ | В ветке инжира | АзССР, Гирканский гос. заповедник |
| | <i>Асмаеодера</i> sp ₂ | Под корой карагача | ТССР, Копет-Даг, Ипай-Кала |
| Buprestinae | <i>Cratomerus fariniger</i> Kr. | В ветке ореха | ТССР, Копет-Даг, Ипай-Кала |
| Anthaxiini | <i>C. elaeagni</i> Rich. | " лоха | ТССР, Акибай |
| | <i>Anthaxia quadripunctata</i> L. | Под корой сосны | КазССР, Наурзумский гос. заповедник |
| Melanophilini | <i>Phaenops guttulata</i> Gebl. | " лиственницы | Тувинская АССР, Ишти-Хем |
| Ancylocheirini | <i>Melanophila picta</i> Pall. | " туранги | ТССР, Дайнау |
| | <i>Ancylocheira araratica</i> Mars. | В древесине пихты | Краснодарский край, Гузерипль |
| | <i>A. sibirica</i> Fl. | " березы | Красноярский край, пос. Первомайский |
| | <i>Eurythyrea quercus</i> Hbst. | Под корой дуба | Воронежская обл., Теллерман |
| Sphenopterini | <i>Sphenoptera koznakovi</i> Jak. | Под корой урюка | ТССР, Акибай |
| | <i>S. orichalcea</i> Pall. | В корнях анабазиса | КазССР, Бугунь |
| | <i>S. potanini</i> Jak. | " саксаула | ТССР, колодец Донгусбурун |
| Capnodini | <i>Dicerca acuminata</i> Pall. | Древесина березы | Тувинская АССР, Ишти-Хем |
| | <i>Lampetis argentata</i> Mank. | " саксаула | ТССР, Мары-Джар |
| | <i>Lamprea virgata</i> Motsch. | Под корой дуба | Амурская обл., Кундур |
| | <i>Capnodis miliaris</i> Klug. | " нвы | ТССР, Копет-Даг, Ипай-Кала |
| Buprestini | <i>Buprestis marlana</i> L. | В древесине пихты | Краснодарский край, Гузерипль |
| Chrysobothrini Agrilinae | <i>Chrysobothris affinis</i> L. | Под корой бука | То же |
| | <i>Agrilus viridis</i> L. | " " | " |
| | <i>A. biguttatus</i> F. | " дуба | Воронежская обл., Теллерман |

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых отростка, направленных вперед. Они не очень длинные, слабо извиты и покрыты крупными криптами. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у середины 8-го сегмента брюшка. Имеется только 4 криптонефрических мальпигиевых сосуда, вливающих в пилорический отдел кишечника тесно сближенными группами по два сосуда в каждой, причем один сосуд в каждой паре тонок, а другой толст. Толстые сосуды значительно длиннее тонких. Они доходят до задней границы зоба. Короткие и тонкие сосуды поворачивают назад в четвертом сегменте брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 8-го сегмента брюшка, а второй - у середины 7-го. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Ее основание окружено кольцом белых гранул. Отчетливого разделения ее на отделы незаметно. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке в месте второго изгиба и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки очень плотные, но имеют небольшую амплитуду.

Личинки *Astaeodera* sp₂ имеют пищеварительный тракт аналогичного строения.

ПОДСЕМЕЙСТВО BUPRESTINAE

Триба *Anthaxiini*: *Cratomerus fariniger* Kr. Длина тела 17 мм, длина кишечника 18,5 мм, длина задней кишки 6 мм.

Передняя кишка имеет большой зоб. Пищевод короткий, поэтому зоб касается головной капсулы, а сзади оканчивается на уровне задней границы заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они весьма длинные, сильно извитые, заходят за головную капсулу. Их поверхность покрыта густыми крупными криптами. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у задней границы 6-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника двумя группами по три сосуда в каждой. Сосуды примерно одинаковой толщины. Четыре сосуда доходят до задней границы 1-го брюшного сегмента, а два других несколько короче - достигают только середины третьего сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 7-го сегмента брюшка, а второй - у его передней границы. Заканчивается задняя кишка широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком тонкостенных пальцеобразных отростков, направленных вперед. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке перед вторым изгибом и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки широкие и очень плотные.

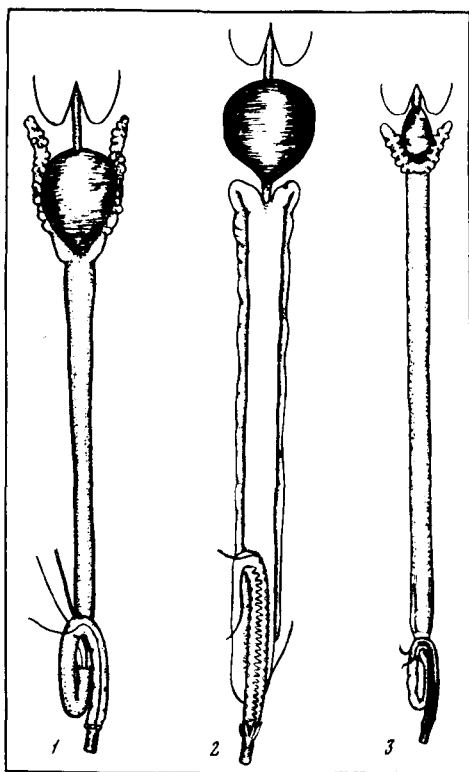
Пищеварительный тракт личинок *C. elaeagni* Rrich. и *Anthaxia quadripunctata* L. имеет аналогичное строение.

р и с. 1. Пищеварительный канал личинок *Asmaeoderinae* и *Vuprestinae*
 1 - *Asmaeodera* sp.;
 2 - *Ancylocheira araratica* Mars.; 3 - *Sphenoptera orichalcea* Pall.

Триба *Melanophilini*:
Phaenops guttulata Gebl.
 Длина тела 18 мм, длина кишечника 20 мм, длина задней кишки 6 мм.

Передняя кишка имеет очень длинный зоб. Пищевод очень короткий, так что зоб заходит в вырез головной капсулы, а сзади достигает задней границы заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они прямые и короткие, но густо покрыты крупными криптами. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у середины 7-го сегмента



брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника примерно на равном расстоянии друг от друга. Сосуды имеют почти одинаковую длину и не отличаются по толщине и достигают середины 3-го сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 8-го сегмента брюшка, а второй - у его передней границы. Заканчивается задняя кишка широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком тонкостенных пальцеобразных выростов, направленных вперед. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке за вторым изгибом и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки рыхлые и редкие. Концевые части сосудов образуют плотные клубки.

Пищеварительный тракт личинок *Melanophila picta* Pall. имеет аналогичное строение.

Триба *Ancylocheirini*: *Ancylocheira araratica* Mars. (рис. 1, 2). Длина тела 40 мм, длина кишечника 54 мм, длина задней кишки 19 мм.

Передняя кишка имеет большой округлый зоб. Пищевод длинный, поэтому зоб отодвинут от головной капсулы и оканчивается у середины первого сегмента брюшка.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных назад. Они прямые и очень длин-

ные, почти равны по длине средней кишке и достигают передней границы 7-го сегмента брюшка. Их поверхность гладкая. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у задней границы 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающихся в пилорический отдел кишечника примерно на равном расстоянии друг от друга. Сосуды одинаковой толщины. Четыре сосуда доходят до середины второго сегмента брюшка, два других - короче, они доходят только до середины третьего сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 8-го сегмента брюшка, а второй - у задней границы 6-го сегмента брюшка. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком тонкостенных пальцеобразных выростов, направленных вперед. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке перед ее вторым изгибом и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки очень редкие, концевые части образуют плотные клубки.

Пищеварительный тракт личинок *A. sibirica* Fl. и *Eurythya quercus* Hbst. имеет аналогичное строение.

Триба Sphenopterini: *Sphenoptera orichalcea* Pall. (рис. 1, 3). Длина тела 35 мм, длина кишечника 41 мм, длина задней кишки 11 мм.

Передняя кишка имеет небольшой зоб. Пищевод короткий, поэтому зоб касается головной капсулы, а сзади доходит до середины заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они прямые и очень короткие, покрыты редкими криптами. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у задней границы 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающихся в пилорический отдел кишечника почти на равном расстоянии друг от друга. Они лишь слегка сближены по три. Сосуды примерно одинаковой толщины и длины. Заканчиваются у середины 3-го сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 8-го сегмента брюшка, а второй - у его передней границы. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком тонкостенных пальцеобразных отростков, направленных вперед. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке значительно раньше ее второго изгиба и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки широкие и очень плотные. Концевые части мальпигиевых сосудов образуют плотные клубки.

Пищеварительный тракт личинок *S. rotanini* Jak. и *S. koznaki* Jak. устроен аналогично, только последняя имеет более длинные извитые выросты средней кишки.

Триба Carnodini: *Dicerca acuminata* Pall. Длина тела 46 мм, длина кишечника 54,5 мм, длина задней кишки 14 мм.

Передняя кишка имеет большой зоб. Пищевод короткий, поэтому зоб почти касается головной капсулы, а сзади оканчивается у передней границы заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они очень длинные, сильно извитые, заходят за головную капсулу. Их поверхность имеет множество резких перехватов. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается перед задней границей 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптоэфрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника примерно на равном расстоянии один от другого. Сосуды примерно одинаковой толщины. Два самых длинных сосуда доходят до передней границы 3-го сегмента брюшка, средняя пара поворачивает назад перед его задней границей, а два коротких сосуда доходят только до задней границы 4-го сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у задней границы 8-го сегмента брюшка, а второй - у его задней границы. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком тонкостенных пальцеобразных выростов, направленных вперед. Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке в месте ее второго изгиба, а перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки редкие.

Пищеварительный тракт личинок *Capnodis miliaris* Klug., *Lampetis argentata* Mank., *Lampira virgata* Motsch. имеет аналогичное строение.

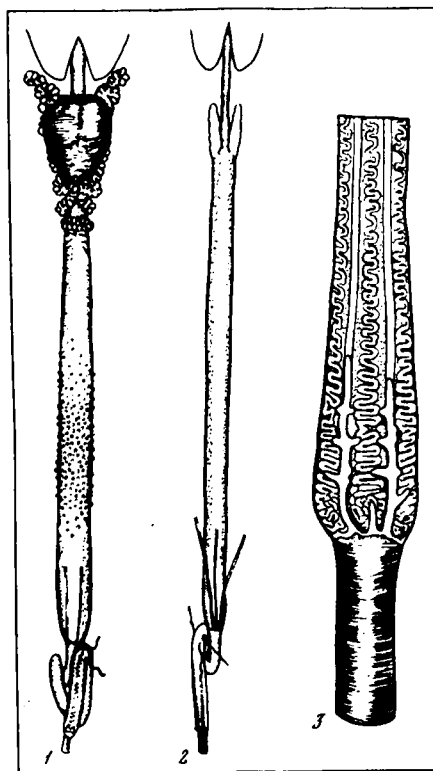
Триба *Buprestini*: *Buprestis mariana* L. (рис. 2,1). Длина тела 56 мм, длина кишечника 70 мм, длина задней кишки 25 мм.

Передняя кишка имеет большой зоб. Пищевод короткий, поэтому зоб почти касается головной капсулы, а сзади доходит до задней границы заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они очень длинные, сильно извитые, заходят за головную капсулу. Их поверхность покрыта множеством крипт. Сзади от места отхождения слепых выростов средняя кишка окружена кольцом гранул, очень напоминающих мицетомы личинок древесных жуков других семейств. В области 4-6-го сегментов брюшка средняя кишка покрыта густыми криптами. Оканчивается средняя кишка у задней границы 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптоэфрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника примерно на равном расстоянии друг от друга. Сосуды примерно одинаковой толщины. Четыре длинных сосуда достигают задней границы первого сегмента брюшка, а два коротких поворачивают назад у середины второго сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет четыре изгиба. Все они находятся в пределах 8-го сегмента брюшка. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Пальцеобразные выросты перед ним очень короткие. Мальпигиевые сосуды подходят к задней кишке перед ее вторым изгибом и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки очень редкие. Концевые части сосудов образуют плотные витки.

Триба *Chrysobothrini*: *Chrysobothris affinis* F. Длина тела 29 мм, длина кишечника 36 мм, длина задней кишки 11 мм.



Р и с. 2. Пищеварительный канал личинок Buprestinae и Agrilinae

1 - *Buprestis mariana* L.;
2 - *Agrilus viridis* L.; 3 -
задняя кишка личинки *Chrysobothris affinis* F.

Передняя кишка имеет небольшой зуб. Пищевод короткий, поэтому зуб почти касается головной капсулы, а сзади оканчивается на уровне задней границы среднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых отростка, направленных вперед. Они очень длинные, сильно извитые, заходят за головную капсулу. Их поверхность покрыта резкими перетяжками. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка не имеет крипт в средней части. Она оканчивается у задней границы 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливаю-

щихся в пилорический отдел кишечника двумя группами по 3 сосуда в каждой. Сосуды примерно одинаковой толщины. Четыре сосуда доходят до задней границы первого сегмента брюшка, а два других - лишь незначительно короче.

Задняя кишка имеет четыре изгиба, находящихся в пределах 8-го сегмента брюшка. Задняя кишка заканчивается широким сфинктером. Перед ним она окружена венчиком очень длинных, тонкостенных, ветвящихся выростов, направленных вперед (рис. 2, 3). Мальпигиевы сосуды подходят к задней кишке перед ее вторым изгибом и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки относительно плотные.

ПОДСЕМЕЙСТВО AGRILINAE

Agrilus viridis L. (рис. 2, 2). Длина тела 16 мм, длина кишечника 18,5 мм, длина задней кишки 4,5 мм.

Передняя кишка простая, без зуба. Пищевод достигает кардиального клапана на уровне задней границы заднегруди.

Средняя кишка прямая. Ее передний конец имеет два слепых выроста, направленных вперед. Они очень короткие, с гладкой поверхностью. Мицетомы отсутствуют. Средняя кишка без крипт в средней части. Она оканчивается у середи-

ны 7-го сегмента брюшка. Имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, вливающих в пилорический отдел кишечника двумя группами по 3 сосуда в каждой. Сосуды примерно одинаковой толщины. Четыре сосуда достигают задней границы груди, а два коротких — поворачивают назад у середины 3-го сегмента брюшка.

Задняя кишка имеет два изгиба. Первый изгиб находится у середины 8-го сегмента брюшка, а второй — у середины 7-го. Она заканчивается широким сфинктером. Перед ним задняя кишка окружена венчиком коротких тонкостенных пальцеобразных отростков, а у его основания имеется кольцо белых округлых гранул. Мальпигиевые сосуды подходят к задней кишке в месте ее второго изгиба и перед контактом с ней не сливаются между собой. Их витки узкие и очень рыхлые.

Пищеварительный тракт личинок *A. biguttatus* F. имеет аналогичное строение.

* * *

В целом для личинок златок характерен короткий кишечный тракт, лишь немного превышающий длину тела.

Как правило, имеется большой зоб. Этот орган можно называть и желудком, так как его мышечные стенки сильно утолщены, а интима имеет вооружение, состоящее из микроскопических шпиков. Показано [Солдатова, 1973], что характер этого вооружения может отличаться даже у близких видов. У личинок *Agrilus* Curt. зоб отсутствует.

Средняя кишка у всех личинок златок прямая, поэтому ее длина несколько уступает длине тела. Ее передний конец всегда имеет два слепых отростка. Ранние авторы считали эти органы железистыми образованиями, приписывая им слюноотделительную функцию [Ramdohr, 1811; Dufour, 1857], что было связано отчасти с неправильными представлениями о принадлежности слепых отростков к передней кишке. Сейчас очевидно, что основной функцией слепых отростков является увеличение активной поверхности средней кишки, тем более что они не отличаются от нее по строению эпителия [Gebhardt, 1931]. Степень развития слепых отростков связана с характером питания личинок. Наибольших размеров отростки достигают у личинок, питающихся сильно разложившейся древесиной в трибах *Ancylochirini* и *Vuprestini*. Однако увеличение поверхности слепых отростков осуществляется двумя способами. У *Ancylochirini* увеличивается только их длина, так что отростки проходят вдоль всего тела в виде прямых тяжей. У *Vuprestini* и в других трибах с сильным развитием слепых отростков последние не выходят из груди, они сильно извиты и покрыты большим числом глубоких перетяжек или даже хорошо оформленных крипт. С другой стороны, личинки родов *Agrilus* Curt. и *Sphenoptera* Sol., питающиеся живыми или недавно отмершими тканями деревьев и травянистых растений, как правило, имеют очень короткие прямые отростки, почти лишенные крипт и перетяжек. Слепые отростки средней кишки *Asmaeodera* Esch. занимают промежуточное положение. Интересно, что аналогичный ряд уменьшения поверхности средней кишки при

переходе от гнилой древесины к свежей наблюдался нами и у личинок дровосеков [Данилевский, 1975], но здесь это происходило только за счет уменьшения длины средней кишки. Личинки златок, как правило, не имеют на средней кишке мицетомов, столь характерных для личинок, питающихся древесиной, в целом ряде других семейств жуков. Только у *Vuprestis mariana* L. мы наблюдаем органы, внешне очень напоминающие такие мицетомы. Хейтц [Heitz, 1926] и Бюхнер [Buchner, 1930] сообщили о наличии бактерий в клетках слепых отростков средней кишки личинок златок. Однако у имаго в клетках слепых отростков бактерии обнаружены не были [Kasap, Crowson, 1975]. В отличие от имаго у личинок златок, как правило, нет крипт на средней кишке. Они обнаружены нами только у личинок *Vuprestis mariana* L. Эти крипты имеют совершенно иной характер, чем крипты слепых отростков. Они более мелкие и правильные. Здесь также можно провести аналогию с личинками дровосеков, имеющими крипты только в группах, питающихся разлагающейся древесиной (подсемейства *Lepturinae*, *Aseminae*).

Как и у имаго [Poll, 1932; Stammer, 1934], у личинок златок почти всегда имеются 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов. Эти сосуды одинаковой толщины, немного различаются по длине. Обычно четыре сосуда несколько длиннее двух остальных. Только личинки *Asmaeodera* Esch. имеют четыре сосуда, причем два длинных значительно толще коротких. В пилорический отдел сосуда вливаются самостоятельно. В трибе *Anthaxiini* и в родах *Asmaeodera* Esch., *Chrysobothris* Esch. и *Agrilus* Curt. они собраны в две группы. Гистологическое строение мальпигиевых сосудов личинок златок описано Маркусом [Marcus, 1930].

Задняя кишка личинок златок значительно тоньше средней и не подразделяется на отделы. Она имеет 2 изгиба, а у *Vuprestis* L. и *Chrysobothris* Esch. даже 4. По длине задней кишки личинки златок распадаются на 3 группы. У большинства задняя кишка примерно в три раза короче тела. Но у личинок, питающихся сильно разложившейся древесиной (*Ancylochirini* и *Vuprestini*), она значительно длиннее, примерно в два раза короче тела. Подкорные личинки *Chrysobothris* Esch. занимают промежуточное положение. Наоборот, у личинок *Agrilus* Curt. задняя кишка очень коротка, почти в четыре раза короче тела. Аналогичное уменьшение длины задней кишки отмечалось нами и у личинок дровосеков при переходе к развитию в живой древесине.

Наиболее сильно развита криптонефрия у личинок *Asmaeodera* Esch., *Sphenoptera* Sol. и в трибе *Anthaxiini*, а наиболее слабо - у *Agrilus* Curt. При подходе к задней кишке мальпигиевы сосуды не сливаются между собой.

Перед сфинктером задняя кишка окружена венчиком пальцевидных выростов, которые у *Chrysobothris* Esch. достигают наибольшей длины и ветвятся. Строение этих органов было изучено у имаго златок [Poll, 1933]. Показано, что полости отростков открываются в просвет кишечника у границы со сфинктером, таким образом они представляют собой настоящие дивертикулы задней кишки.

у *Asmaeodera* Esch. и *Agrilus* Curt. основание сфинктера окружено кольцом белых гранул. Очевидно, аналогичные органы ("ректальные подушки") были исследованы гистологически Р.М. Салиной [1968] у имаго *Julodis variolaris* Pall. Выявлено весьма сложное, слоистое строение этих образований.

- Литература

- Данилевский М.Л. Сравнительная анатомия пищеварительной системы личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae). - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1975, с. 123-135.
- Салина Р.М. Морфология пищеварительной системы *Julodis variolaris* Pall. - В кн.: Биология и география, вып. 5. Алма-Ата, 1968, с. 117-120.
- Солдатова Э.А. Особенности строения желудка личинок златок, относящихся к трибам Anthaxiini, Kisanthobiini и Melanophilini (Coleoptera, Buprestidae). - Энтомол. обозр., 1973, 52, 3, с. 582-585.
- Buchner P. Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin, 1930.
- Dufour L. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. - Ann. sci. natur., 1824, 3, p. 215-242, 476-491.
- Dufour L. Mémoire sur les vaisseaux biliaires ou les foies des insectes. - Ann. sci. natur. Sér. 2, 1843, 19, p. 145-182.
- Dufour L. Fragment d'anatomie entomologique sur les Buprestides. - Thomson arch. entomol., 1857, 1, p. 373-381.
- Gebhardt A. Beitrag zur Anatomie des Darmkanals der Buprestiden (Coleoptera). - Sb. entomol. Odd. Nár. Mus. Praze, 1931, 9, p. 99-129.
- Hammerschmidt. Anatomie der Buprestidenlarven. - Mitt. Sitzung. naturwiss. Ges. "Isis", 1873, 5.
- Heitz E. Über intracelluläre Symbiose bei holzfreundenden Käferlarven. I. - Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1926, 7, S. 279-305.
- Kasab H., Crowson R.A. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dasciloidea (Coleoptera). - Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1975, 126, 4, p. 441-495.
- Laboulbène A. Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du Buprestis manca L. - Thomson arch. entomol., 1857a, 1, p. 204-235.
- Laboulbène A. Recherches sur l'anatomie du Buprestis gigantea L. - Thomson arch. entomol., 1857b, 1, p. 466-487.
- Marcus B.A. Untersuchungen über die malpighischen Gefäße bei Käfern. - Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1930, 19, S. 609-677.
- Poll M. Contribution à l'étude des tubes de Malpighi des Coléoptères. - Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau, 1932, 4, p. 47-80.
- Poll M. Les rapports du tube digestif avec les tubes de Malpighi chez les Buprestides. - In: Congr. intern. d'entomol. Paris, 1933, vol. 2, 5, p. 317-127.
- Ramdohr C.A. Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle, 1811.
- Stammer H.I. Bau und Bedeutung der malpighischen Gefäße der Coleoptera. - Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1934, 29, S. 196-217.

КСИЛОФИЛЬНЫЕ ЛИЧИНКИ ПАЛЕОАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ЛОЖНОСЛОНИКОВ (COLEOPTERA, ANTHRIBIDAE)

Б. М. Мамаев, Н. П. Кривошеина, С. Г. Королев

Семейство ложнослоников представляет особый интерес, так как в надсемействе Curculionoidea относится к числу наиболее примитивных групп. Поэтому углубленное изучение этого семейства закладывает необходимую основу для характеристики закономерностей эволюции Curculionoidea в целом, куда, кроме Anthribidae, относятся Curculionidae, Brentidae, Scolytidae, Platypodidae и др.

Представители ложнослоников близки к жукам-долгоносикам (Curculionidae) и ранее рассматривались в пределах этого семейства в качестве самостоятельного подсемейства. К ложнослоникам относится более 2000 видов, преимущественно тропических. В Палеоарктике известны в настоящее время представители 8-10 родов, при этом в фауне СССР — до 20 видов. В лесных районах нашей страны наиболее обычны *Platyrhinus resinosus* Scop., *Anthribus albinus* L., виды родов *Tropideres* Schönh. и *Brachytarsus* Schönh. [Арнольди, 1953]. Для более южных районов характерен *Choragus sheppardi* Kirby [Тер-Минасян, 1965].

Большинство видов, в первую очередь виды родов *Anthribus* F., *Tropideres* Schönh., *Platyrhinus* Clairv., в своем развитии связано с разлагающейся древесиной лиственных пород. В разлагающихся стволах и ветвях деревьев развиваются неарктические представители родов *Euparius* Schönh., *Ischnocerus* Schönh., *Discotenes* Labrumet Imhoff. и др. [Anderson, 1947a], а также характерные для Юго-Восточной Азии виды, например представители рода *Rawasia* Roel. и др. [Gardner, 1936; Mathur, 1950, 1957]. Некоторые виды обитают в плодовых телах грибов-трутовиков. Есть виды, связанные с лишайниками [Beverley, 1970].

Виды рода *Brachytarsus* Schönh. развиваются в колониях червецов *Lecaniidae* [Арнольди, 1953; Тер-Минасян, 1965] и ложнощитовок [Förster, 1973].

Личинки некоторых ложнослоников, например неотропических видов родов *Ormiscus* Waterh., *Trigonorhinus* Woll., а также *Araecerus* Schönh., развиваются в плодах различных растений, например кофейного дерева, зерновых, бобовых, хлопка и др. Представитель рода *Araecerus* Schönh. — *A. fasciculatus* Deg. широко распространен на земном шаре, наиболее обычен в зернах кофе [Anderson, 1947a; Peterson, 1960; Тер-Минасян, 1965]. Вследствие развития в плодах различных фруктовых деревьев вид может легко завозиться с различными тропическими растениями и должен рассматриваться в качестве карантинного объекта.

Наиболее фундаментальной ревизией семейства Anthribidae остается сводка Андерсона [Anderson, 1947a], в которой характеризуется 21 род преимущественно неоарктических ложнослоников. Исследованы также 2 палеоарктических рода: *Anthribus* F. (с видом *A. albinus* L.) и *Platyrrhinus* Clairv. (с видом *P. resinosus* Scop.), а также голарктический род *Choragus* Kirby.

Сведения об отдельных видах семейства имеются в более ранних работах различных авторов [Böving, Craighead, 1931; Anderson, 1943]. Достаточно детально исследованы ложнослоники Юго-Восточной Азии. В работах индийских энтомологов описаны личинки 21 рода [Gardner, 1932, 1936, 1937; Mathur, 1950, 1957], в числе которых род *Tropideres* Schönh., широко распространенный также и в Палеоарктике. Морфологические основы диагностики личинок *Rhynchophora* в целом разработаны Эмденом [Emden, 1938].

Таким образом, достаточно подробно охарактеризованы в первую очередь личинки неоарктических и ориентальных видов. Работы по личинкам ложнослоников Палеоарктики отсутствуют. Известные из рассмотренной выше литературы описания четырех родов, распространенных в европейской части СССР, далеко не исчерпывающие, а личинки восточно-палеоарктических ложнослоников остаются пока еще не изученными.

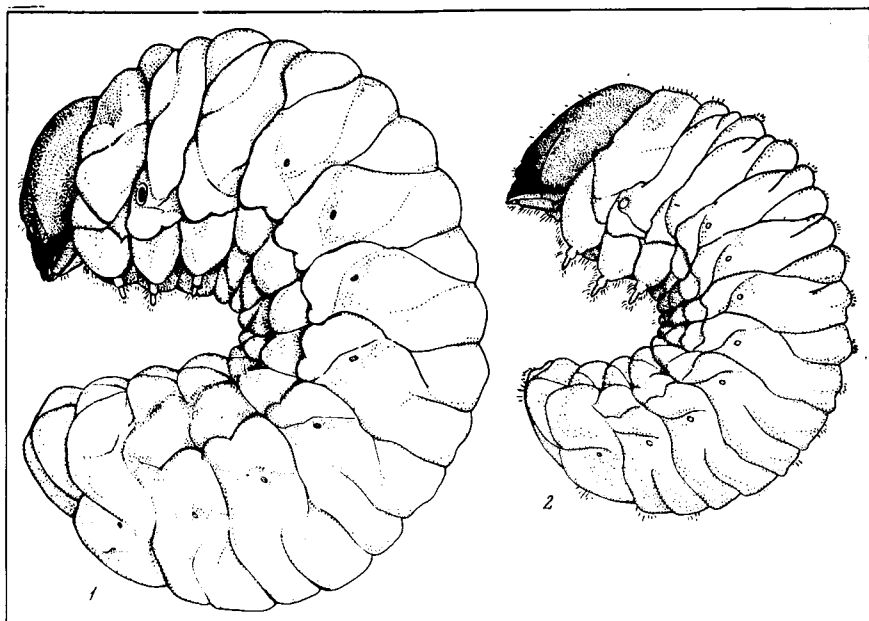
В настоящей работе использованы материалы сотрудников лаборатории экологии сообществ наземных беспозвоночных ИЭМЭЖ, собранные в различных районах нашей страны. Авторы искренне признательны М.Е. Тер-Минасян за целый ряд ценных советов в период подготовки публикации и В.В. Жерихину, определившему дальневосточные виды.

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА

Личинки ложнослоников обладают рядом признаков, сближающих их с *Rhynchophora* и отличающих от других *Polyphaga*: урогомфы отсутствуют (рис. 1), ноги, если развиты, то без коготков, клипеус четко обособлен (рис. 2,2). Личинки *Anthribidae*, по Андерсону [Anderson, 1947a], отличаются от других *Rhynchophora* такими особенностями: два первых членика максиллярных щупиков со щетинками, тормы верхней губы хорошо выражены, ноги обычно развиты.

Тело личинок слегка или сильно С-образно изогнуто (рис. 1; 2,1). Голова гипогнатическая или занимает промежуточное положение между гипо- и прогнатической.

Головная капсула (рис. 2,2; 7,1) не втянута в переднегрудь, широкая, ее длина, как правило, не превосходит ширину. Обычно теменной шов и эндокарина хорошо развиты. Лобные швы не всегда хорошо выражены. Длина головы самое большее лишь слегка уступает ширине. Эпистома не всегда четко очерчена. Глазки в виде одного овального или полукруглого пятна. Усики в виде светлого участка с маленькой папиллой и несколькими микроскопическими сенсиллами. По-



Р и с. 1. Общий вид личинок *Platyrrhinus resinosus* Scop. (1) и *Tropideres albirostris* Hbst. (2)

верхность головы, как правило, с большим числом щетинок.

Клипеус (рис. 2,2) хорошо выражен и четко обособлен от лба. Верхняя губа по переднему краю закруглена или тупоугольная с несколькими тонкими щетинками сверху и четыре-пять парами толстых щетинок по переднему краю. Эпифаринкс ограничен группами мелких редких или, наоборот, многочисленных щетинок и сенсилл. Тормы (рис. 3,5) – боковые склериты у границы клипеуса и верхней губы – хорошо выражены.

Мандибулы массивные, у всех изученных видов с тремя хорошо выраженными вершинными зубцами и в ряде случаев хорошо обособленной молой. Вершинный выступ молы, напоминающий зубец, в ряде случаев приближен к вершинным зубцам мандибулы (рис. 4,2).

Максиллы (рис. 3,3) представлены кардо, стипесом, несущим 2- или 3-члениковый щупик, и внутренней, обращенной к средней линии тела жевательной пластинкой, которая представляет собой отчасти слившиеся галею и лацинию. В дальнейшем терминами галеа и лациния мы обозначаем гомологичные участки жевательной пластинки. Галеа слабо склеротизована и густо усажена щетинками. Лациния слегка выступает в виде лопасти и несет склеротизованный зубец. Основные членики щупиков, кроме вершинного, с хорошо развитыми одиночными щетинками.

Склерит гифофаринкса (рис. 3,1) хорошо развит. Нижняя губа (рис. 3,2) перепончатая, состоит из трех отделов: прементума, ментума и субментума, особенно хорошо выраженных у личинок *Anthribus* F. Задний край прементума почти прямой, не образует сильно вытянутого угловидного выступа, как, например, у личинок жуков-долгоносиков. Прементальный склерит обычно хорошо развит. Прементум несет 1- или 2-члениковые щупики.

Тело состоит из трех грудных и десяти брюшных сегментов. Грудные сегменты начиная со 2-го сверху подразделены на 2 отдела. Первые 3 брюшных сегмента разделены на 3 отдела, при этом срединный сильно сужен вблизи средней линии. Следующие брюшные сегменты (до 8-го включительно) сверху состоят из двух отделов. Боковые стороны сегментов тела, кроме переднегруди, состоят из нескольких отделов. Снизу их замыкает массивная pedalная доля. Pedальные доли грудных сегментов несут укороченные ноги. Между pedalными долями на вентральной стороне тела расположены небольшие стерниты. На средне-, заднегруди и первых восьми брюшных сегментах они разделены поперечной складкой на 2 более или менее явственных отдела. 8-й брюшной сегмент со слабо намеченными складками, 9-й без складок, 10-й сегмент небольшой, смещен на вентральную сторону тела, с характерными х-образно расположенными складками, ограничивающими анальное отверстие.

Ноги различной формы, от округлых небольших 1-члениковых до удлинённых 2-члениковых, но всегда без коготков. У личинок *Araecerus fasciculatus* ноги отсутствуют [Gardner, 1937; Anderson, 1947a; Peterson, 1960]. Этот признак характерен для личинок трех родов *Choraginae* - *Deropygus* Sharp., *Araecerus* Schönh. и *Caranistes* Schönh. [Gardner, 1937]. У всех изученных нами видов ноги хорошо развиты, 2-члениковые. Тело личинок покрыто тонкими рассеянными щетинками, более густыми на вентральной стороне грудных сегментов.

Имеется 9 пар дыхалец (одна пара грудных и 8 пар брюшных). Грудные расположены на среднегруди или на границе передне- и среднегруди, брюшные - в среднем или переднем отделе боковой стороны первых восьми брюшных сегментов. Дыхальца (рис. 7,11,12) овальные или округлые, как правило, несут по 1-2 дыхалецовой отверстию. В редких случаях их число достигает 8-12, например у личинок *Rawsia annulipes* Jord. [Mathur, 1950]. Дыхальцевые отверстия расположены на небольших выступах, находящихся на краю перитремы дыхальца и обычно не превышающих по длине ширину перитремы. Иногда выступы вытянуты, образуют удлинённые трубки, имеющие в ряде случаев гофрированные стенки. У личинок неоарктических видов рода *Toxonatus* Lacord. и ориентального вида *Phloeobius alternans* Wied. дыхальца без выступов [Anderson, 1947a; Mathur, 1950].

Ниже наиболее полно приводится описание типового рода *Anthribus* F., а остальные рода рассматриваются в сравнительном плане.

ПОД ANTHRIBUS F.

Характеристика рода приводится на основании анализа признаков личинок типового вида *A. albinus* L.

Тело личинок (рис. 2,1) массивное, серповидно изогнутое, с заметно увеличенной переднегрудью; следующие грудные и первые четыре брюшных сегмента меньше переднегруды, но крупнее (шире) остальных брюшных сегментов. Ноги развиты, 2-члениковые.

Голова (рис. 2,2) округлая, окрашена равномерно в светлые желто-коричневые тона. На эпикраниуме заметны 2 пары более темных полос, идущих параллельно теменному шву. Эндокарина хорошо выражена, но без четкого разветвления на переднем конце. Ее длина достигает половины длины лобной пластинки. Лобные швы выражены слабо, в виде небольшого вдавления. Они отходят от теменного шва в задней четверти головной капсулы, делают плавный изгиб к центру лобной пластинки на уровне середины головной капсулы и оканчиваются снаружи от дорсального сочленения мандибул. Темноокрашенная эпистоста резко выделяется на более светлом фоне лобной пластинки. Головная капсула спереди слегка уплощена. Ее край не возвышается над клипеусом, расположен на одном с ним уровне. Поверхность головной капсулы равномерно покрыта довольно многочисленными волосковидными щетинками. Длина их различна, но в среднем равна длине эпистомы.

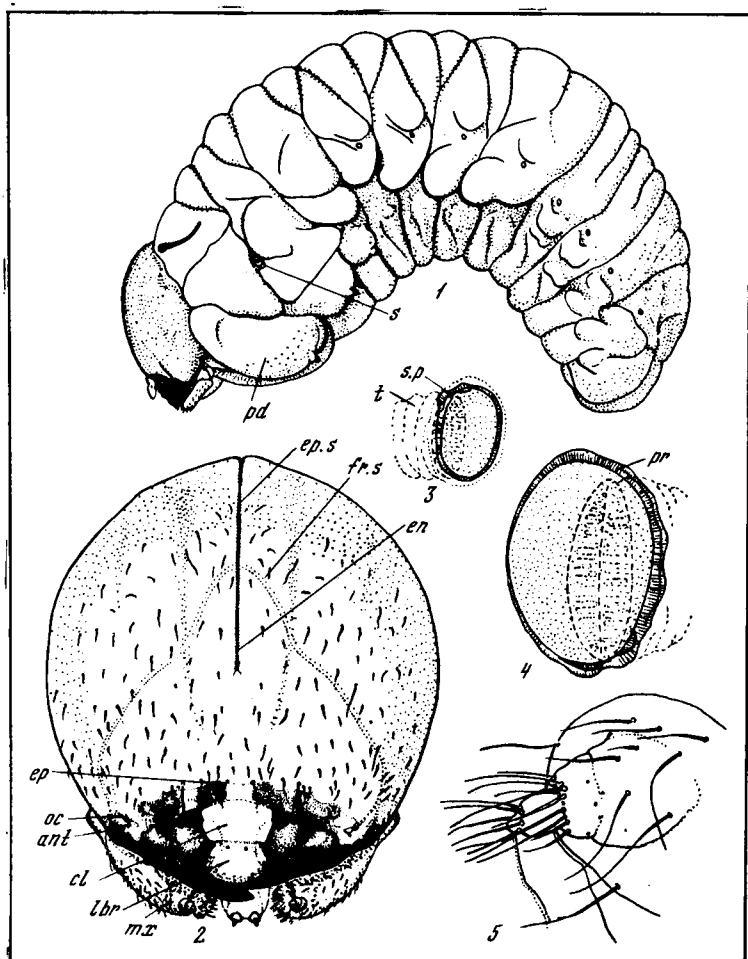
Антенны 1-члениковые, расположены между краями эпистомы и передними концами лобных швов. Каждая представляет собой слегка выпуклую перепончатую пластинку с сидящей на ней сенсорной папиллой и семью трихоидными сенсиллами. Глазки в виде полулунных коричневатых пятен, плохо заметные у отдельных экземпляров, расположены вблизи антенн снаружи от лобного шва.

Клипеус трапециевидный, с небольшими выемками на боковых сторонах, светлоокрашен, без щетинок и волосков на поверхности.

Верхняя губа (рис. 3,4,5) светлоокрашенная, с закругленным передним краем, несколько уже клипеуса. Ее ширина менее чем в 2 раза превышает длину. Передний край губы с многочисленными тонкими щетинками.

Мандибулы (рис. 3,6) темноокрашенные, с тремя вершинными зубцами и обособленной молдой. На дорсальной стороне мандибулы между вершиной и вентральным мышцелком имеется вдавление, в котором находятся 2 короткие щетинки.

Максиллы и нижняя губа (рис. 3, 1-3,7), сливаясь основаниями, образуют единый лабио-максиллярный комплекс, прикрывающий ротовую полость снизу. Максиллы светлые, слегка затемнены только у основания, с 3-члениковыми щупиками. Кардо хорошо обособлен, лишен щетинок и волосков, стипес покрыт многочисленными щетинками. Зубец лацинии коричневатый, закругленный на конце, относительно небольшой, его длина менее половины длины окружающих щетинок. Галеа с густо расположенными щетинками, особенно на вентральной стороне, где они образуют четкую полосу. Щетинки, сидящие на стипесе у основания максил-



Р и с. 2. Общий вид и детали строения личинки *Anthribus albinus* L.

1 - общий вид сбоку; 2 - голова сверху; 3, 4 - брюшное и грудное дыхальца; 5 - нога

ant - усик; *cl* - клипеус; *en* - эндокарина; *ep* - эпистома; *ep.s* - эпикраниальный шов; *fr.s* - лобный шов; *lbr* - верхняя губа; *mx* - максилла; *oc* - глазки; *pd* - педальная доля; *pr* - перитрема; *s* - дыхальце; *s.p* - дыхальцевые выступы; *t* - трахея

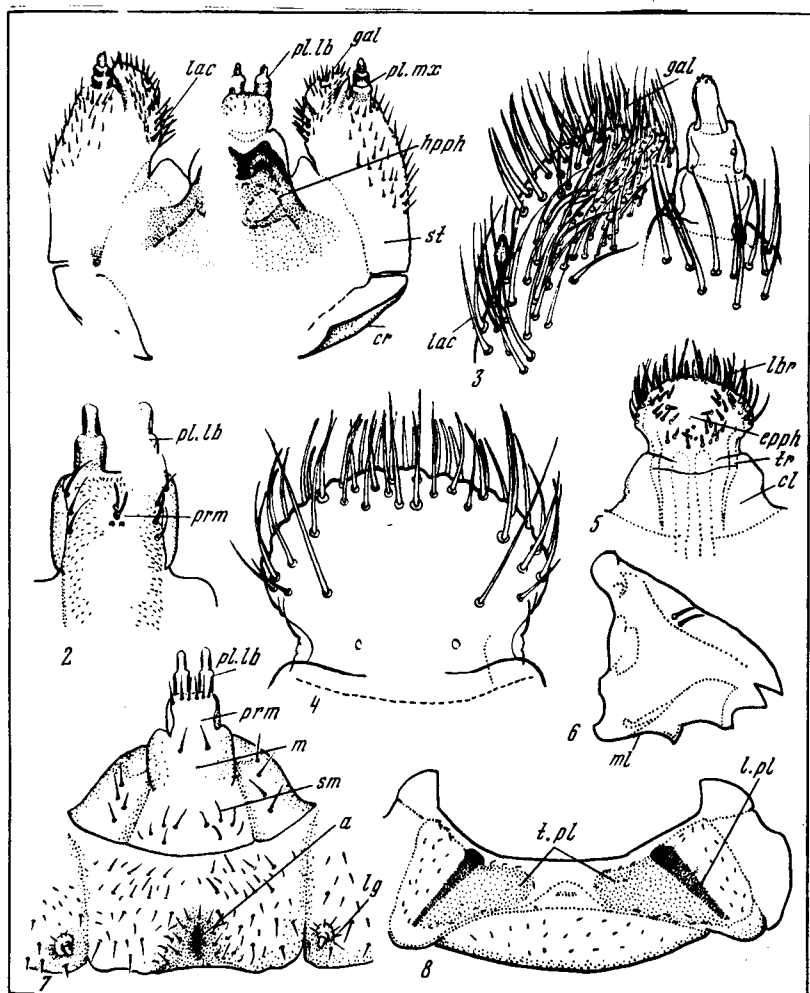
Лярного щупика, довольно длинные, достигают основания вершинного членика, но не образуют четкого ряда. Апикальный членик с несколькими сенсиллами. Максилла соединена с нижней губой перепончатой сочленовной долей, на ventральной стороне которой расположена группа щетинок.

Нижняя губа (рис. 3,7) заметно вытянута, слегка выступает за передний край максиллы, несет хорошо обособленные 2-члениковые щупики. Прементум пятиугольный, с тупым угловидным выступом в основании, направленным к основанию губы. Его длина, как и ментума, почти равна или несколько уступает ширине. Поверхность прементума светлая, прементальный склерит не выражен. На вентральной стороне прементума у основания щупиков 3-4 пары длинных щетинок. Дорсальная сторона прементума с группами щетинок и сенсилл, а также многочисленными мелкими волосками на большей части поверхности (кроме среднего отдела; рис. 3,7). Ментум снизу с двумя парами длинных щетинок, лежащих при основании прементума. Постментум снизу с тремя-пятью парами крупных и одной-двумя парами очень коротких щетинок, расположенных перед остальными. Лабиальные щупики светлые, лишь незначительно окрашены у основания, их основания сильно сближены: промежуток между ними равен половине ширины оснований их апикального членика. По длине 2-члениковые лабиальные щупики приблизительно равны 3-члениковым максиллярным. Первый членик лабиальных щупиков несет на внутренней стороне сенсиллу. Апикальный членик с несколькими сенсиллами. Склерит гипофаринкса (рис. 3,1) представляет собой массивную пластинку с широкой дуговидной выемкой на вершине.

Переднегрудь сверху с двумя склеротизованными узкими коричневыми продольными полосками, идущими косо наружу от переднего края переднегрудки (рис. 3,8). Полоски ограничивают более светлоокрашенную желтоватую поперечную пластинку, широко разобленную вдоль средней линии. Плевральные доли переднегрудки треугольной формы. Снизу к плевральной доле примыкает массивная сильно выпуклая pedalная доля. Ширина стернита переднегрудки превышает его длину. У основания стернита имеется характерное углубление (рис. 3,7). Среднегрудь короче переднегрудки. Тергиты, как и стерниты средне- и заднегрудки, разделены на 2 отдела - передний и задний. Первые 4 брюшных сегмента заметно крупнее остальных, при этом размеры тергитов и плевральных долей заметно возрастают от 1-го к 4-му. Плевральные доли сильно выпуклые, крышеобразно нависают над pedalными долями.

Ноги 2-члениковые (рис. 2,5), расположены на pedalных долях грудных сегментов, перепончатые. Границы между сегментами в виде перетяжек. Первый членик в среднем с 11 щетинками, длина которых в 1,5-2 раза превышает длину второго, последний - с пятью щетинками, слегка превышающими его по длине. Вершина членика закруглена. Ноги всех сегментов груди направлены косо назад, имеют однотипное строение и приблизительно одинаковые размеры. Передняя пара ног кажется маленькой в связи с тем, что слегка погружена в выемку pedalной доли.

Дыхальца (рис. 2,3,4) со светлой перитремой, без четких дыхальцевых выступов. Вход в трахею заметен лишь в виде желтоватого овального пятна на дне атриума. Грудные дыхальца расположены на границе передне- и среднегрудки.



Р и с. 3. Детали строения личинки *Anthribus albinus* L.

1 - нижняя губа, гипофаринкс и максиллы; 2 - передний отдел нижней губы; 3 - передний отдел максиллы; 4 - верхняя губа; 5 - клипеус и верхняя губа; 6 - мандибула; 7 - нижняя губа и переднегрудной отдел; 8 - переднегрудной отдел (1-4, 8 - сверху; 5, 7 - снизу)

a - впадина переднегруды; *cr* - кардо; *epph* - эпифаринкс; *gal* - галеа; *hpph* - склерит гипофаринкса; *lac* - лациния; *lg* - нога; *l.pl* - продольная полоска; *m* - ментум; *ml* - мола; *pl.lb* - нижнегубные щупики; *pl.mx* - максиллярные щупики; *prm* - прементум; *sm* - субментум; *st* - стипес; *t.pl* - поперечная склеротизованная пластинка; *tr* - торма.

Остальные обозначения, как на рис. 2

Личинки строением тела (вздутая переднегрудь) и ротовых частей (удлиненная нижняя губа, лишенная склеритов, обилие щетинок на максиллах и верхней губе) заметно отличаются от личинок других родов.

У личинок *A. albinus* L. в качестве видовых могут быть рассмотрены следующие признаки. Длина тела в вытянутом состоянии до 12 мм. Передний край верхней губы с семью парами длинных щетинок. Эпифаринкс с группой густых щетинок по бокам от средней линии. Максиллы с многочисленными щетинками, особенно густыми на вершине галеа. Щетинки расположены более или менее равномерно и отсутствуют лишь на наружной стороне галеа, непосредственно прилегающей к щупикам. Верхняя сторона прементума с многочисленными мелкими волосками и тремя группами длинных щетинок, расположенных в центре и вблизи боковых строн.

Личинки *A. albinus* L. развиваются под гниющей корой [Бау, 1914] в разлагающейся древесине лиственных пород: в ветвях липы [Anderson, 1947a], в березе, ольхе, иве, дубе [Тер-Минасян, 1965]. Нами личинки этого вида обнаружены в древесине бука, клена, ивы, ветках каштана в предгорных и горных районах Краснодарского края; в буке в Закарпатской области; в березовых пнях в Ярославской и Тульской областях (сборы Б.М. Мамаева, Н.П. Кривошеиной).

РОД *VLAVIRHINUS* SHARP.

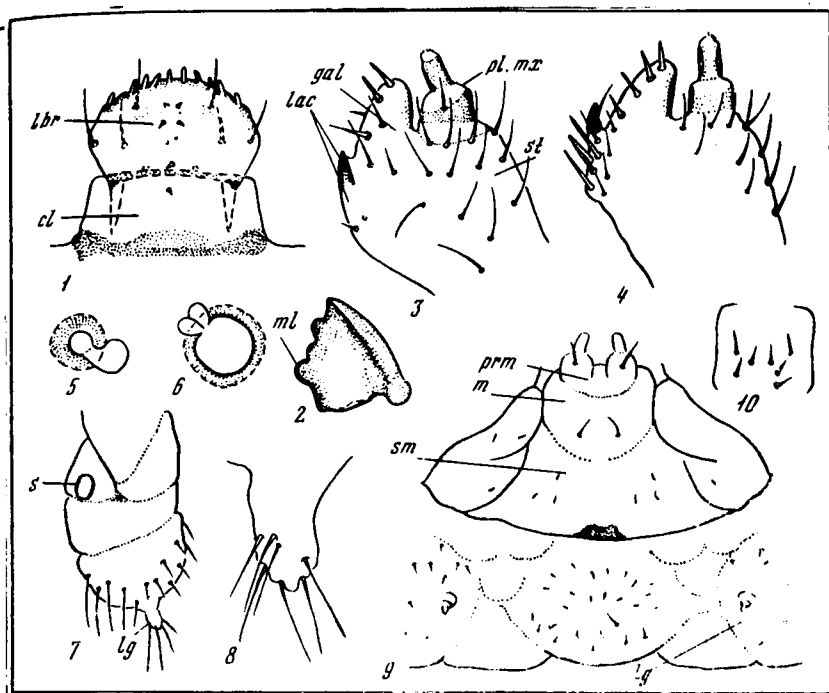
Личинки желтоватые, С-образные, с несколько вздутыми вентральными отделами грудных сегментов. Ноги одинаковых размеров, 2-члениковые, небольшие, расположены на сильно вздутых бугорках.

Голова направлена вперед и вниз, частично втянута в грудные сегменты, светло-желтая, по окраске не отличающаяся от окраски сегментов тела. Эпистома на большем протяжении светлая, лишь по самому переднему краю затемнена. Мандибулы и передний край головной капсулы коричневатые, зубцы мандибул более темные. Передний край капсулы не возвышается над клипеусом, оба расположены на одном уровне. Голова спереди не уплощена. Теменной шов четкий, лобные швы очень слабые, плохо заметны. Эндокарина хорошо развита, на переднем конце без заметного разветвления. Головная капсула сверху с мелкими светлыми беспорядочно разбросанными щетинками. Глазки хорошо развиты, черные, овальные. Клипеус (рис. 4,1) с затемненным основанием.

Верхняя губа по длине и ширине почти равна клипеусу, ее ширина в 2 раза превосходит длину. Передний край губы с массивными щетинками.

Мандибулы (рис. 4,2) с тремя зубцами и выраженным моллярным выступом.

Максиллы (рис. 4,3) светлые, но несколько темнее нижней губы, с двучлениковыми щупиками. Последние в основа-



Р и с. 4. Детали строения личинки *Blabirhinus dorsalis* Sharp.

1 - верхняя губа и клипеус; 2 - мандибула с внутренней стороны; 3, 4 - передний край максиллы снизу (снаружи) и сверху; 5, 6 - брюшное и грудное дыхальца; 7 - среднегрудной отдел, несущий дыхальца; 8 - вершина ноги; 9 - нижняя губа и переднегрудь снизу; 10 - прементум сверху. Обозначения, как на рис. 2, 3

нии с ориентированными в четкие ряды щетинками. Лацияния с широким массивным зубцом. Галеа и стипес покрыты относительно редкими щетинками.

Нижняя губа (рис. 4, 9) относительно короткая, вершины нижнегубных одночлениковых щупиков не достигают основания максиллярных щупиков. Длина прементума и ментума менее их ширины. Прементум без четких склеритов, светлый, с внутренней стороны с группой длинных щетинок. Субментум снаружи с несколькими светлыми мелкими слабозаметными щетинками.

Переднегрудь сверху слегка окрашена, но без четкой склеротизованной пластинки. На вентральной стороне переднегруды продольное углубление отсутствует (рис. 4, 9). Тело со светлыми, небольшими редкими щетинками на всей поверхности, включая вентральную сторону грудных сегментов. Ноги небольшие, 2-члениковые (рис. 4, 9). Дыхальца (рис. 4, 5, 6) очень светлые, почти незаметные, грудное -

с двумя дыхальцевыми выступами, брюшные - с одним более крупным. Грудное расположено на плевритах среднегруди и удалено от переднего края сегмента (рис. 4,7).

Видовая характеристика *V. dorsalis* Sharp включает следующие признаки: длина тела до 3,5-4 мм; верхняя губа с пятью парами утолщенных шиповидных щетинок по краю и тремя парами тонких щетинок сверху на боковых сторонах; эпифаринкс с несколькими сенсиллами вблизи средней линии; галеа с единичными крупными щетинками; стипес с относительно редкими щетинками, расположенными лишь в переднем отделе.

Личинки обнаружены в коре ореха маньчжурского (Уссурийский заповедник Приморского края, сборы Б.М. Мамаева).

РОД *SACCORHINUS* SHARP

Личинки желтоватые, тело на всем протяжении приблизительно одинакового диаметра. Ноги хорошо выражены, равной длины, четко 2-члениковые; конечный членик со средним выступом (рис. 5,9).

Голова направлена вниз, относительно темная, коричневатая, равномерно окрашена, эпистома четко очерчена, более темная, мандибулы по краю темно-коричневые. Край капсулы слегка возвышается над клипеусом. Голова спереди слегка уплощена. Лобный шов выражен очень четко, в виде светлой полосы, лобная пластинка без заметного сужения в верхней трети. Эндокарина хорошо выражена, с четким развилком, но очень короткая, составляет не более 1/5 длины лобной пластинки. Голова сверху с многочисленными щетинками различной длины. Глазки светлые, плохо заметны.

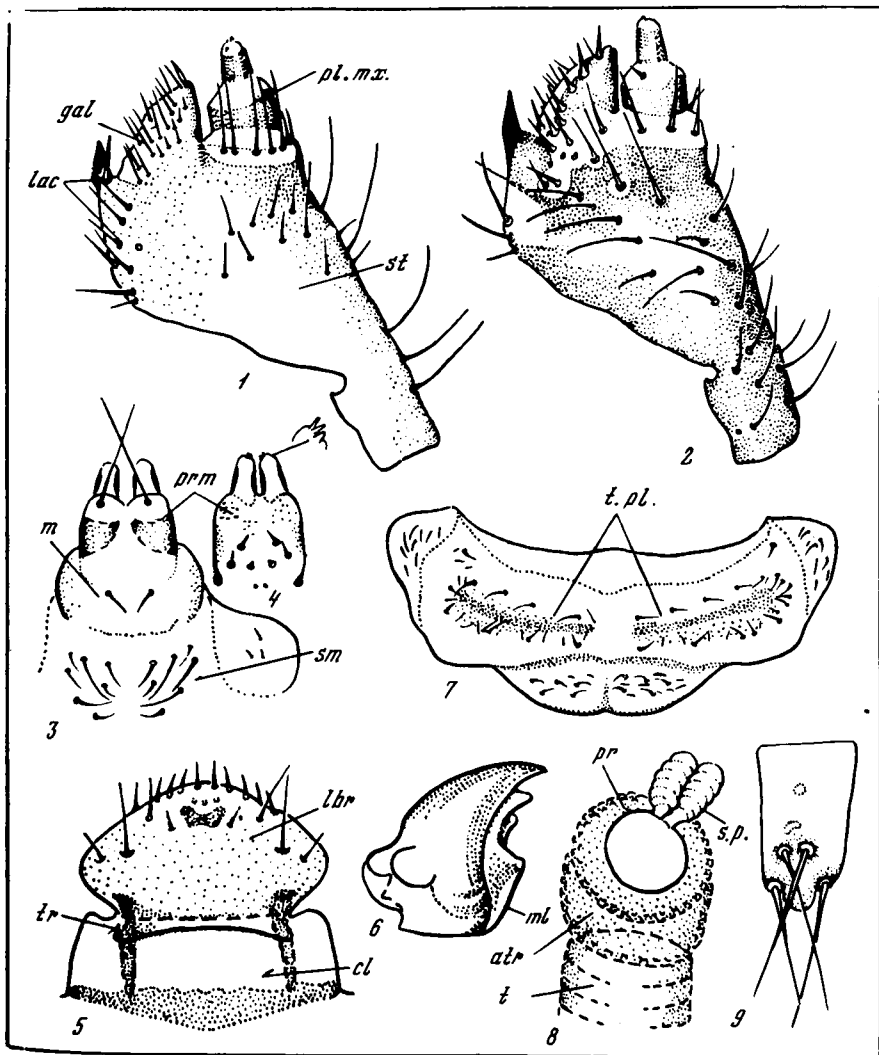
Клипеус (рис. 5,5) на большом протяжении светлый. Верхняя губа (рис. 5,5) сужена спереди, ее передний край образует тупой или прямой угол. Ширина губы в 2 раза превосходит ее длину.

Мандибулы с тремя зубцами по переднему краю и нечетко выраженной молой. Максиллы (рис. 5,1,2) затемнены, коричневатые, с 2-члениковыми щупиками. У их основания четкий ряд щетинок. Лациния с массивным широким зубцом. Густые щетинки расположены на галеа с нижней стороны.

Нижняя губа (рис. 5,3) светлая, перепончатая, с одночлениковыми щупиками, несущими на вершине папиллы. Прементум с четким склеритом и двумя длинными щетинками у основания щупиков. Субментум с группами длинных хорошо выраженных щетинок.

Переднегрудь (рис. 5,7) сверху с коричневатой пластинкой, разделенной вдоль средней линии. Пластинка ограничена рядом щетинок. На вентральной стороне переднегруди, у ее заднего края, углубление отсутствует. Тело довольно равномерно покрыто щетинками, более густыми на вентральной стороне грудных сегментов.

Дыхальца (рис. 5,8) со светлыми, но хорошо заметными двумя дыхальцевыми выступами и светлой слабозаметной пе-



Р и с. 5. Детали строения личинки *Caccorhinus oculatus* Sharp.

1, 2 - максилла сверху и снизу (снаружи); 3 - нижняя губа снизу; 4 - прементум сверху; 5 - верхняя губа и клипеус сверху; 6 - мандибула; 7 - переднегрудной отдел сверху; 8 - брюшное дыхальце, полость атриума и часть трахеи; 9 - конец ноги

atr - атриум

Остальные обозначения, как на рис. 2, 3

ритремой. Грудное дыхальце, расположенное на среднегруди, приближено к ее переднему краю.

Предлагаемая нами видовая характеристика *C. oculatus* Sharp включает следующие признаки: длина личинки до 8 мм; верхняя губа по переднему краю с нижней стороны с пятью парами массивных щетинок; 3 пары более тонких щетинок расположены сверху на боковых сторонах губы; эпифаринкс с несколькими небольшими сенсиллами; лациния с массивным зубцом и рядом крепких щетинок, начинающимся у основания зубца; галеа с крепкими щетинками снаружи (снизу) и группами более тонких щетинок с внутренней (верхней) стороны.

Личинки собраны в древесине ольхи под плодовыми телами грибов-трутовиков (заповедник Кедровая Падь Приморского края, сборы Б.М. Мамаева).

РОД CHORAGUS KIRBY

Описание рода приводится по литературным данным [Anderson, 1947a].

Голова сужена сзади, ее длина равна ширине; бока головы в задней половине почти прямые и сближающиеся. Теменной и лобный швы не выражены. Эндокарина имеется, составляет около половины длины лба. Верхняя губа с четырьмя парами толстых щетинок по переднему краю. Максиллярные щупики 2-члениковые, нижнегубные - 1-члениковые. Прементум с одной парой длинных щетинок.

Дыхальца с одним дыхальцевым выступом. Последний не гофрирован, гладкий, его длина не превышает ширину перитремы дыхальца. Ноги редуцированы, в виде невысоких округлых бугорков, несущих по 3 удлинненные щетинки.

Личинки североамериканского вида *Ch. zimmermannii* Lec. зарегистрированы в опавших веточках клена и дуба, пораженных грибами [Anderson, 1947a]. Близкая по признакам личинка, обнаруженная в наших коллекциях, развивалась в светлой гнили дубового пня (Теллермановское лесничество Воронежской области). Голова личинки сужена в задней половине, швы не заметны, эндокарина довольно четкая. Ноги небольшие, одночлениковые, в виде закругленных бугорков, но несут не 3 (как указывается для североамериканского вида), а 5-6 длинных щетинок.

Личинки европейского вида *Ch. sheppardi* Kirby., по данным из Средней Европы [Gymorek, 1963], развиваются в тонких усохших стволиках плюща (диаметром порядка 2 см), разлагающихся по типу светлых гнилей. Их относят к мицетосилофагам, так как самки откладывают яйца на пикнидии несовершенных грибов, покрывающих такие отмершие ветви, а личинки питаются разрушенной грибом древесиной и очень быстро растут.

ПОД PLATYRHINUS CLAIRVILLE

Личинки (рис. 1,1) светлые, беловатые, с равными слегка сужающимися к концу тела сегментами и крупными, развитыми в равной мере тремя парами ног.

Голова светло-коричневая, с двумя более светлыми полосами вблизи средней линии и с темно-коричневым (у взрослых личинок) передним краем головной капсулы. Край капсулы слегка возвышается над клипеусом. У взрослых личинок голова уплощена спереди (вид сбоку). Лобный и теменной швы светлые, хорошо заметны. Эндокарина с хорошо выраженным разветвлением на переднем конце. Ее длина несколько менее длины лобной пластинки. Головная капсула с редкими, относительно короткими темными щетинками. Глаза небольшие, точечные, черные.

Клипеус (рис. 6,3) в основании затемнен, коричневый, далее до середины желтоватый, а на переднем крае беловатый. Верхняя губа слегка затемнена в основании, ее ширина более, чем в 2 раза превышает длину.

Мандибулы (рис. 6,5) с обычными тремя вершинными зубцами и острым моларным выступом.

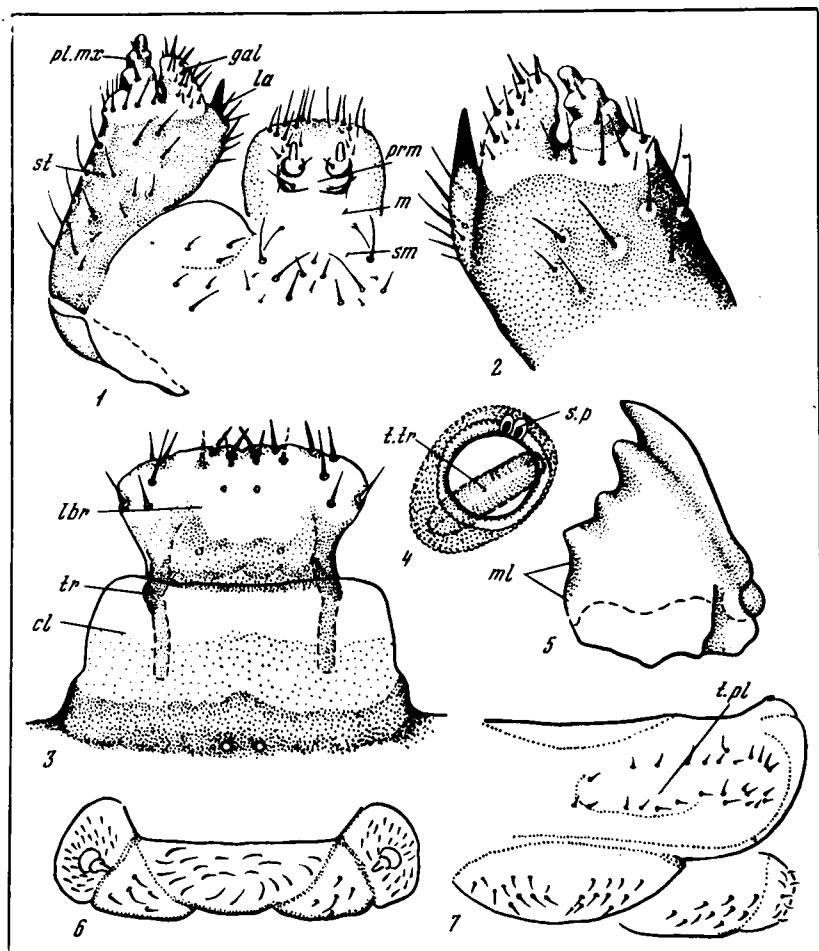
Максиллы (рис. 6,1,2) снаружи снизу затемнены, коричневые, с четкими 3-члениковыми щупиками, окруженными у основания обособленным рядом крепких темных щетинок. Лациния с массивным зубцом, по длине почти равным длине максиллярных щупиков. Галеа с многочисленными разными по длине щетинками.

Нижняя губа (рис. 6,1) относительно короткая, едва достигает основания 2-члениковых щупиков. Прементум короткий, его длина несколько уступает ширине, с четким склеритом. Субментум с несколькими парами щетинок, из которых одна пара заметно длиннее остальных.

Переднегрудь (рис. 6,7) сверху с поперечной разделенной вдоль средней линии желтой пластинкой, по цвету близкой к окраске заднего отдела головы. Пластика с размытыми краями, по периферии ограничена тонкими щетинками, ее длина превышает половину длины переднегрудного отдела. Тело покрыто мелкими слегка желтоватыми щетинками, более густыми на вентральной стороне. Наиболее длинные и густые щетинки - в основании ног и в средних отделах грудных сегментов. Ноги (рис. 6,6) 2-члениковые, равные на всех трех грудных сегментах.

Дыхальца (рис. 6,4) со светло-желтой, но хорошо заметной перитремой и двумя дыхальцевыми выступами, несколько более крупными на брюшных дыхальцах. Грудные дыхальца расположены на среднегрудки, удалены от границы передней и среднегрудки.

К. видовым признакам *P. resinosa* Scop. предположительно относятся следующие: длина тела до 17 мм; клипеус затемнен в основании; верхняя губа по ширине не превосходит или даже несколько уступает ширине клипеуса; передний край губы с пятью парами длинных щетинок; максиллы на большем протяжении снизу (с наружной стороны) затемнены, с крупными светлыми пятнами в основании щетинок;



Р и с. 6. Детали строения личинки *Platyrhinus resinus* Scop.

1 - максилла и нижняя губа снизу; 2 - передний конец максиллы сверху; 3 - верхняя губа и клипеус сверху; 4 - грудное дыхальце; 5 - мандибула; 6 - переднегрудь снизу; 7 - часть передне- и среднегруды сверху

t. tr - вход в трахею на дне атриума
Остальные обозначения, как на рис. 2,3

галеа на большом протяжении (кроме стороны, обращенной к щупику) и участок стипеса у основания щупика светлые; зубец лацинии крупный, конусовидный, его ширина в основании достигает ширины 2-го членика щупиков.

Личинки развиваются в разлагающейся древесине, обычно пораженной грибами, предпочитают древесину бука. В буке личинки собраны в Дании [Anderson, 1947a]. В нашей стра-

не известны из ольхи и бука [Тер-Минасян, 1965]. Нами личинки собраны в древесине ольхи, лещины и под корой бука в предгорных и горных районах Краснодарского края (сборы Н.П. Кривошеиной, Б.М. Мамаева).

ПОД TROPIDERES SCHÖNHERR

Личинки равномерно С-образно изогнуты, желтоватые, с относительно равными сегментами, слегка уменьшающимися к концу тела. Ноги развиты равномерно, сильно выступающие.

Голова (рис. 7,1) направлена вперед и вниз, коричневатая, заметно темнее сегментов тела, интенсивность окраски увеличивается к переднему краю капсулы. В заднем отделе 2 продольные более светлые полосы по бокам от теменного шва. Эпистома и мандибулы темно-коричневые. Край капсулы слегка возвышается над клипеусом. Клипеус и верхняя губа (рис. 7,2,3), вместе взятые, заметно короче мандибул, так что у последних 2 верхних зубца не прикрыты верхней губой. Голова спереди почти не уплощена. Лобные швы, как и теменной, четкие, в виде светлых полосок. Эндокарина с явственным разветвлением на переднем конце. Головная капсула сверху с многочисленными небольшими преимущественно светлыми щетинками. Глазки четкие, черные, овальные. Эпистома светлая, не темнее окружающих участков головы.

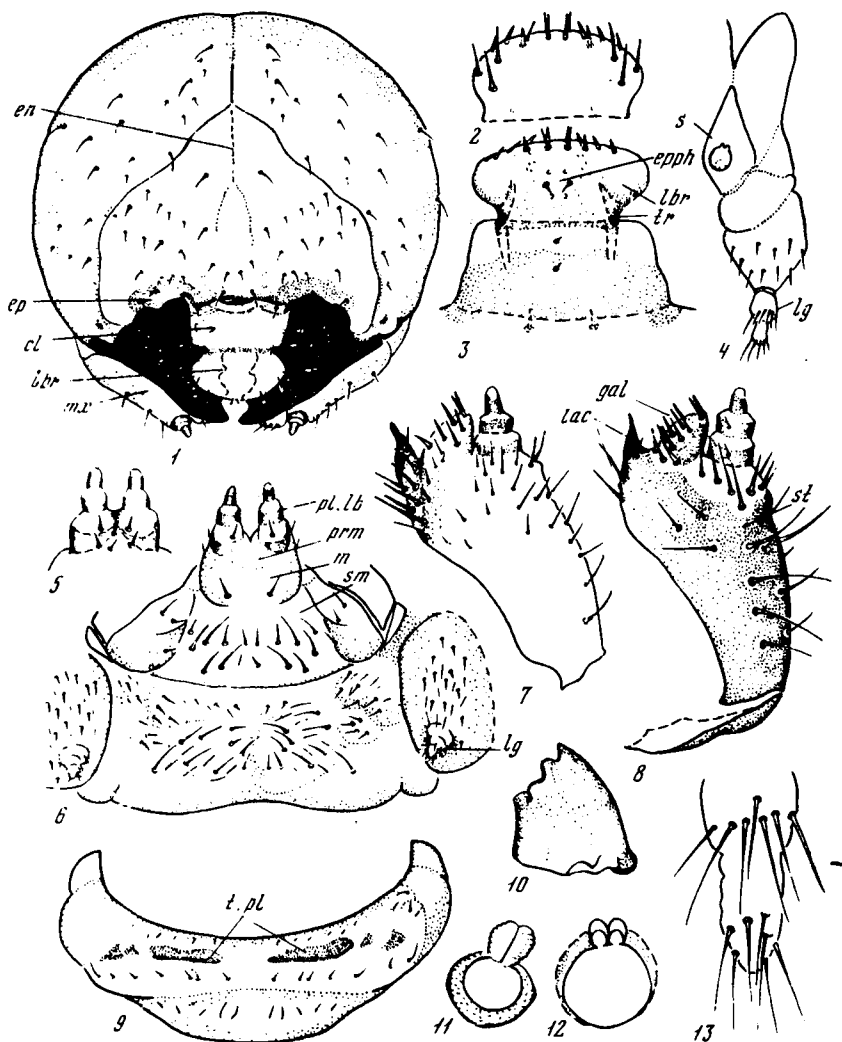
Верхняя губа поперечно-овальная, несколько шире клипеуса, с четкими боковыми выступами, закруглена по переднему краю, где несет массивные шипы. Ее длина несколько меньше длины клипеуса, а ее ширина заметно более чем в 2 раза превышает длину.

Мандибулы (рис. 7,10) с тремя зубцами по внутреннему краю и 4-м моларным зубцом.

Максиллы (рис. 7,7,8) затемненные, коричневатые, заметно темнее нижней губы, с четкими 3-члениковыми щупиками. Окружающие их в основании щетинки образуют четкий обособленный ряд с нижней стороны. Внутренняя сторона максилл с крупным склеротизованным зубцом — лацинией. Массивные щетинки расположены также на галеа и на нижней (наружной) поверхности стипеса.

Нижняя губа (рис. 7,6) относительно короткая. Вершины 2-члениковых лабиальных щупиков едва достигают основания максиллярных щупиков. Прементум с четкими хорошо обособленными склеритами, короткий, его длина, как и ментума, значительно меньше ширины. Поверхность субментума с несколькими парами длинных щетинок.

Переднегрудь сверху (рис. 7,9) с небольшими узкими, слегка сероватыми пластинками, расположенными ближе к переднему краю. Вентральная сторона переднегруды без углубленной бороздки в задней половине. Тело с небольшими редкими и светлыми щетинками, более длинными и густыми на грудных сегментах, особенно снизу, и на бугорках, несущих ноги. Последние равных размеров, двучлениковые, сильно выступающие, несут длинные темные щетинки.



Р и с. 7. Детали строения личинки *Tropideres albirostris* Hbst.

1 - голова сверху; 2 - верхняя губа сверху; 3 - верхняя губа и клипеус снизу; 4 - участок среднегруди, несущий дыхальце; 5 - передний конец нижней губы сверху; 6 - нижняя губа и переднегрудь снизу; 7, 8 - максилла сверху и снизу (снаружи); 9 - передний отдел груди сверху; 10 - мандибула (снаружи); 11, 12 - брюшное и грудное дыхальца; 13 - нога

Обозначения, как на рис. 2, 3

Дыхальца (рис. 7,11,12) со светлой, но хорошо заметной перитремой и светлыми, но также четкими двумя дыхальцевыми выступами. Грудное дыхальце приближено к переднему краю среднегруди (рис. 7,4).

Нами в качестве видовых выделены следующие признаки *T. albirostris* Hbst.: длина тела личинки до 5,5 мм; верхняя губа с шестью парами крупных шипов по переднему краю и несколькими длинными щетинками сверху; эпифаринкс с группами сенсилл вблизи средней линии; максиллы с длинными крупными щетинками с вентральной стороны, образующими четкие ряды, и несколькими значительно более мелкими щетинками с дорсальной, расположенными преимущественно по периферии.

Личинки развиваются под разлагающейся корой [Бау, 1914], нами обнаружены в древесине бука и черешни в горных районах Краснодарского края (сборы Б.М. Мамаева и М.Л. Данилевского).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА ANTHRIBIDAE

- 1(2) Переднегрудь сверху с поперечной слабо склеротизованной пластинкой, ограниченной по краям узкими продольными склеротизованными полосками, снизу с явственным удлинением углублением в заднем отделе, вблизи средней линии. Грудное дыхальце расположена на границе передне- и среднегруди *Anthrribus* F.
- 2(1) Переднегрудь сверху светлая, а если со склеротизованной поперечной пластинкой, то без узких продольных склеротизованных полосок по краям, снизу без углубления в заднем отделе вблизи средней линии. Грудное дыхальце расположено на плейритах среднегруди.
- 3(6) Щупики максилл 3-члениковые, лабиальные щупики 2-члениковые. Переднегрудь сверху со слабо заметной поперечной склеротизованной пластинкой. Переднегрудь снизу с длинными волосками.
- 4(5) Грудное дыхальце удалено от границы между передне- и среднегрудью, расположено в среднем отделе сегмента. Переднегрудь сверху с крупными поперечными коричневыми пластинками. Личинки крупные, длина тела до 15-17 мм *Platyrrhinus* Clairv.
- 5(4) Грудное дыхальце приближено к границе между передне- и среднегрудью. Переднегрудь сверху с небольшими поперечными едва намеченными сероватыми пластинками. Личинки средних размеров, достигают длины 6 мм *Tropideres* Schönh.
- 6(3) Щупики максилл 2-члениковые, лабиальные щупики 1-члениковые. Переднегрудь сверху не склеротизована или с желтоватой пластинкой. Переднегрудь снизу с короткими светлыми почти незаметными волосками.

- 7(8) Грудные и брюшные дыхальца с одним дыхальцевым выступом. Голова в задней половине сужается Choragus Kirby
- 8(7) Грудные дыхальца по меньшей мере с двумя дыхальцевыми выступами. Голова широко закруглена сзади.
- 9(10) Головная капсула коричневая. Лобный шов хорошо выражен, в виде светлой борозды. Эндокарина короткая, ее длина составляет не более 1/5 длины лобной пластинки, с четким развилком на переднем конце. Брюшные дыхальца с двумя дыхальцевыми выступами Caccorhinus Sharp
- 10(9) Головная капсула светлая, желтоватая. Лобный шов нечеткий. Эндокарина длинная, ее длина составляет более половины длины лобной пластинки, без выраженного развилка на конце. Брюшные дыхальца с одним дыхальцевым выступом Blabirhinus Sharp

Литература

- Арнольди Л.В. Жесткокрылые, или жуки (Coleoptera). - В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, 4, с. 434-485.
- Бау А. Определитель жуков средней Европы. СПб., 1914.
- Тер-Минасян М.Е. Семейство Anthribidae. - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Наука, 1965, 2, с. 479-480.
- Anderson W.H. The larva of *Holostilpna nitens* (Lec.) and its relationship (Anthribidae). - Proc. Entomol. Soc. Wash., 1943, 45, p. 171-175.
- Anderson W.H. Larvae of some genera of Anthribidae (Coleoptera). - Ann. Entomol. Soc. Amer., 1974a, 40, p. 489-517.
- Anderson W.H. A terminology for the anatomical characters useful in the taxonomy of weevil larvae. - Proc. Entomol. Soc. Wash., 1974b, 49, p. 123-132.
- Beverley A. A new genus of New Zealand Anthribidae associated with lichens (Insecta: Coleoptera). - N.Z. J. Sci., 1970, 13, N 3, p. 435-446.
- Böving A.G., Craighead F. An illustrated synopsis of the principal larvae forms of the order Coleoptera. - Entomol. amer., 1931, 11, p. 1-351.
- Emden F. van. On the taxonomy of Rhynchophora larvae (Coleoptera). - Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1938, 87, p. 1-37.
- Förster G. Zur Biologie und Morphologie von *Anthribus nebulosus* Förster (Col. Anthribidae). - Entomol. Nachr., 1973, 17, 7/8, S. 117-121.
- Gardner J.C.M. Immature stages of Indian Coleoptera (10). Anthribidae. - Ind. For. Rec. (Entomol. Ser.), 1932, 16, 11, p. 327-334.
- Gardner J.C.M. Immature stages of Indian Coleoptera (19). Anthribidae. - Ind. For. Rec. (New Ser. Entomol.), 1936, 2, 2, p. 99-113.
- Gardner J.C.M. Immature stages of Indian Coleoptera (22). Ind. For. Rec. (New Ser. Entomol.), 1937, 3, 6, p. 127-140.
- Gardner J.C.M. A list of described immature stages of Indian Coleoptera. - Ind. For. Rec. (New Ser. Entomol.), 1948, 7, 5, p. 163-190.

Gymorek S. Über die Biologie und den Genitalbau des Zwergbreit-rüsslers *Choragus sheppardi* Kirby (Coleoptera: Anthribidae). - Entomol. Bl., 1963, 59, 3, S. 151-161.

Mathur R.N. Larvae of two species of Anthribidae. - Ind. For. Rec. (New Ser. Entomol.), 1950, 8, 3, p. 13-16.

Mathur R.N. Immature stages of Indian Coleoptera (28). Anthribidae. - Ind. For. Rec. (New Ser. Entomol.); 1957, 9, 5, p. 127-128.

Peterson A. Larvae of Insects. Pt II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonaptera, Mecoptera, Trichoptera. Columbus, Ohio, 1960, p. 65-66, 136-139.

Quaintance A.L. On the life history of *Brachytarsus alternatus* Say. (Platystomidae). - Entomol. News, 1897, 8, p. 1.

ФАУНА НАЕЗДНИКОВ-ПАЗАРИТОВ СТВОЛОВЫХ ВРЕДИТЕЛЕЙ ЛЕСОВ ЮГА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ, ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

М. А. Кравченко

Паразитические перепончатокрылые имеют важное значение как регуляторы численности большинства видов стволовых вредителей леса.

В настоящее время имеется обширная литература по фауне наездников отдельных регионов, биологии некоторых массовых видов, хозяино-паразитарным отношениям. Наиболее полно изучены паразиты короедов хвойных пород и некоторых видов рогахостов. В то же время паразиты короедов лиственных пород, жуков-дровосеков, двукрылых, развивающихся под корой, и многих других насекомых, связанных с древесиной, остаются еще плохо исследованными. В связи с коренными изменениями в таксономии наездников, происшедшими в последние десятилетия, практически невозможно бывает установить, о каких видах идет речь в ранних работах.

До сих пор остается не выясненной фауна наездников Московской области. Имеется только статья А.И. Никитюка [1952], в которой приводятся сведения о трех наиболее массовых видах наездников. Отдельные данные содержатся в работах Н.Ф. Мейера [1934], Н.А. Теленги [1936], В.И. Тобиаса [1971]. Для многих видов наездников неизвестны ведущие факторы, определяющие тот или иной тип специализации наездников к хозяевам и комплексы паразитов наиболее массовых и опасных вредителей леса.

МЕСТО И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Работа проводилась в 1973-1975 гг. в Малинском лесничестве (Краснопахорский район) и частично в Приокско-Террасном заповеднике Московской области. Территория Малинского лесничества расположена в 50-60 км к югу от Москвы на водоразделе верховий рек Пахры и Десны. Зональным типом растительности являются широколиственно-еловые леса.

В настоящей работе используются данные, полученные на выведенном материале. Чтобы избежать возможности ошибки при определении пищевых связей паразитических перепончатокрылых, применяли метод индивидуального выведения паразитов.

Обнаруженные личинки или куколки паразитов вместе с хозяином помещались в мелкие пробирки на фильтровальную бумагу. Пробирки закрывались очень плотно ватным тампоном и обматывались полиэтиленовой пленкой для предотвращения высыхания. Одновременно брали личинок хозяина, ко-

торых выводили в почвенных стаканчиках или в обрубках древесины. Остатки съеденной личинки хозяина (шкурка, головная капсула) собирали в пробирки и затем определяли в лаборатории. Даже такой метод не дает полной гарантии, что именно это насекомое является хозяином паразита. Поэтому в работе приводятся только те данные, которые имели несколько повторностей.

Паразитические перепончатокрылые определены или проверены К.А. Джанокмен, Д.Р. Каспаряном, М.А. Козловым, В.И. Тобиасом, В.А. Тряпицыным, жесткокрылые - М.Л. Данилевским, Н.Б. Никитским, двукрылые - Е.Б. Антоновой, В.Г. Ковалевым. Пользуюсь случаем выразить указанным лицам свою признательность. Автором статьи проведено определение видов из подсемейств *Xoridinae*, *Ephialtinae* (*Ichneumonidae*) и *Braconinae* (*Braconidae*).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НАЕЗДНИКОВ

В широколиственно-еловых лесах юга Московской области было выявлено 50 видов наездников из 8 семейств, паразитирующих на насекомых-ксилобионтах.

Наибольшее число видов наездников паразитирует на ксилофагах, развивающихся на хвойных. На ели зарегистрировано 15 видов, на сосне - 2 вида и 5 видов встречаются на обеих породах. На лиственных породах выявлено 19 видов и 9 видов встречаются как на хвойных, так и на лиственных.

Комплекс паразитических перепончатокрылых, развивающихся на личинках дровосека *Rhagium inquisitor* L., состоит из двух видов браконид и шести видов ихневмонид. Наиболее массовыми видами являются *Atanycolus initiator* Nees. и *A. neesi* Marsh. (таблица 1). На личинках дровосеков, развивающихся в толще древесины, паразитирует меньше видов, чем у подкорных. Так, на *Tetropium fuscum* F. паразитирует в Московской области только 2 вида, на *T. castaneum* L. - 4 вида. Доминирует везде браконид *Wrogh-tonia dentator* L.

На дровосеках с лиственных пород зарегистрировано: на *Saperda scalaris* L. - 6 видов (все виды, за исключением *Rhimphoctona* sp., не имеют большой численности), на *Nyctidalis major* L. - 2 вида (тоже редки).

На короде *Ips tyrographus* L. паразитируют в Подмосковных лесах 5 видов наездников, доминируют браконид *Coeloides unguularis* Thoms. и птеромалиды - *Roptrocercus xylophagorum* Ratz. и *Rhopalicus tutela* Walker. На *Dryocoetes autographus* L. паразитируют 4 вида наездников, доминирует *Dinotiscus eupterus* Walker. На *Pityogenes chalcographus* L. отмечены 3 вида наездников, доминирует браконид *Esphylus silesiacus* Ratz. На кородедах *Scolytus intricatus* Ratz., *Blastophagus piniperda* L. и *Dryocoetes alni* Georg. паразитируют по два вида наездников, на *Hylorgops palliatus* Gyll. паразитируют 3 вида. Во всех биотопах доминирует *C. unguularis* Thoms.

Комплексы паразитических перепончатокрылых, развивающихся на ксилофильных насекомых

| Хозяин | Паразиты | Длина яйцеклада, мм | Порода | Встре- чае- мость |
|---|--|---------------------------|---------------|-------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Под тонкой корой на короедных личинках: | | | | |
| Pityogenes chal- cographus L. | 1. Ecphyllus si- lesiacus Ratz. | 1-2 | Ель, сосна | +++ |
| | 2. Dinotiscus eupterus Walk. | 1-2 | Ель | + |
| | 3. Roptrocercus xylophagorum Ratz. | 1-2 | " | +++ |
| Scolytus intri- catus Ratz. | 1. Acrocermus se- mifasciatus Thoms. | 4 | Дуб | + |
| | 2. Spathius ru- bidus Rossi. | 5 | " | + |
| Blastophagus pi- niperda L. | 1. Coeloides un- gularis Thoms. | 5(5-7) | Сосна | ++ |
| | 2. C.abdominalis Zett. | 5(4-7) | " | +++ |
| Dryocoetes alni Georg. | 1. Denotiscus eup- terus Walker. | | Ольха | + |
| | 2. Achrocefalus sp. | 12 | " | + |
| Под толстой ко- рой на коро- едных личинках: | | | | |
| Ips tyrographus L. | 1. Coeloides un- gularis Thoms. | 5(5-7) | Ель | +++ |
| | 2. Rhimphoctona sp. | 1-2 | " | ++ |
| | 3. Roptrocercus xylophagorum Ratz. | 1-2 | Ель | +++ |
| | 4. Rhopalicus tu- tela Walker. | 1-2 | " | +++ |
| | 5. Eurutoma arcti- ca Thoms. | 1-2 | " | ++ |
| Hylorgops pal- liatus Gyll. C. unguaris Thoms. | 1. Coeloides sco- liticida Wesm. | 4(3-5) | Сосна | + |
| | 2. C.ungularis Thoms. | 5(5-7) | " | +++ |
| | 3. Eubadison atri- cornis Ratz. | 4(3-5) | " | + |
| Dryocoetes au- tographus L. | 1. Coeloides sco- liticida Wesm. | 4(3-5) | Ель | + |
| | 2. C.abdominalis Zett. | 5(4-7) | " | ++ |
| | 3. Dinotiscus eupterus Walker. | 2 | " | ++ |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-------------------------------------|--|-----------|--------|-----|
| | 4. <i>Rhopetrocerus xylophagorum</i> Ratz. | 2 | Ель | ++ |
| <i>Scolytus radzeburgi</i> Jns. | 1. <i>Coeloides unguulatis</i> Thoms. | 5(5-7) | Береза | +++ |
| | 2. <i>C.abdomilalis</i> Zett. | 5(4-7) | " | + |
| | 3. <i>Dendrosoter protuberans</i> Nees. | 5 | " | ++ |
| на личинках двукрылых: | | | | |
| <i>Trichosia caudata</i> Val. | 1. <i>Acrupista flaviventris</i> Thoms. | 2 | " | + |
| | 2. <i>Acrupista</i> sp. | 2 | " | + |
| <i>Lonchea</i> sp. | 1. <i>Psilus punctatus</i> Kiffer. | | Сосна | + |
| на личинках дровосеков: | | | | |
| <i>Rhagium inquisitor</i> L. | 1. <i>Atanycolus initiator</i> Nees. | 11(9-14) | Ель | +++ |
| | 2. <i>A.neesi</i> Marsh. | 10(8-13) | Сосна | +++ |
| | 3. <i>Dolichomitus</i> sp. | 10 | Ель | + |
| | 4. <i>Rhympoctona</i> sp. | 10 | " | ++ |
| | 5. <i>Xorides propingius</i> Tschek. | 7(6-7) | Ель | + |
| | 6. <i>Neoxorides collaris</i> Grav. | 6 | " | + |
| | 7. <i>Odontocolon appendiculatus</i> Grav. | 17(16-18) | " | + |
| | 8. <i>Ichnocerus rusticus</i> Four. | 8(7-10) | " | + |
| В древесине на личинках дровосеков: | | | | |
| <i>Saperda scalaris</i> L. | 1. <i>Doryctes undulatus</i> Ratz. | 13(10-14) | Береза | + |
| | 2. <i>Achrocephalus</i> sp. | 12 | " | + |
| | 3. <i>Xorides gracilicornis</i> Grav. | 13 | " | + |
| | 4. <i>Coloecentrus exciator</i> Poda. | 19 | " | + |
| | 5. <i>Rhyssa</i> sp. | 30 | Ольха | + |
| | 6. <i>Rhimphoctona</i> sp. | | " | ++ |
| <i>Necydalis major</i> L. | 1. <i>Histeromerus mystacinus</i> Wasm. | 2 | " | + |

Т а б л и ц а 1 (окончание)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-----------------------------|---|-----------|-------|-----|
| Petroplium fus- cum. F | 1. Wroghtonia den- tator L. | 13(7-15) | Ель | +++ |
| | 2. Xorides pro- pingius Tschek. | | " | ++ |
| T. costaneum L. | 1. Wroghtonia dentator L. | 13(7-15) | " | +++ |
| | 2. Doryctodes gallicus Reinch | 9(7-10) | " | + |
| | 3. Rhimphoctona sp. | | " | + |
| | 4. Neoxorides collaris Grav. | 8 | " | + |
| на личинках рогохвостов: | | | | |
| Xiphydryia came- lus L. | 1. Aulacus stri- atus Jans. | | Ольха | +++ |
| | 2. Rhyssella ap- proximator Fabr. | 18(13-19) | " | +++ |
| | 3. Pseudorhyssa sternata L. | 17(16-19) | " | ++ |
| | 4. Xyphdryiophag- us meyrinskii Ratz. | 1-2 | Ольха | +++ |
| | 5. Melittobia acasta Waler. | 1-2 | " | + |
| Urocerus gigas L. | 1. Dolichomitus cephalotes Hl. | 56 | Ель | ++ |
| | 2. Rhyssa per- suasoria L. | 33(31-43) | " | +++ |
| | 3. Megarhyssa emarginato- ria Thumb. | | " | ++ |

На рогохвостах паразитируют 7 видов наездников. Массо-выми паразитами являются *Rhyssella approximata* Fabr., *Xiphydryiophagus meyrinskii* Ratz. и *Rhyssa persuasoria* L., обычны *Dolichomitus cephalotes* Hl. и яйцо-личиночный паразит *Aulacus striatus* Jans.

За небольшим исключением, наездники, паразитирующие на насекомых-ксилобионтах, являются полифагами. Как видно из наших данных и литературных, в круг хозяев-наездников входят жесткокрылые (короеды, златки, дровосеки, слонники), перепончатокрылые (рогохвосты), чешуекрылые (стеклянницы), которые имеют много общего (слабая склеротизация покровов личинок, почти полное отсутствие щетинок, нет защитных приспособлений против паразитов; места обитания). В связи с этим специализацию наездников-ксилобионтов можно рассматривать как морфотипическую. Она характеризуется М.А. Козловым [1970, 1972] как приспособ-

ление наездников в процессе эволюции к паразитированию на далеких в систематическом отношении хозяевах, которые имеют между собой габитуальное сходство или обитают во внешне сходных образованиях.

В экологическом плане наездников паразитов-ксилофагов можно разделить на 3 группы:

Первая группа - паразиты личинок-ксилофагов (средних размеров), развивающихся под тонкой корой. В эту группу входят наездники, имеющие короткие яйцеклады (длиной 2-3 мм). Другой тип заражения - самки разыскивают личинок хозяев по их ходам (например, большинство видов *Pteromalidae*). Наездники этой группы в силу морфологических особенностей (длина яйцеклада) не могут отложить яйца на личинок ксилофагов, находящихся под толстой корой.

Во вторую группу входят виды, способные поражать личинок ксилофагов, развивающихся под толстой корой. Они имеют более длинные яйцеклады (например, у *Diospilus rufipes*, *Coeloides unguularis*, *C. scolyticida*, у видов родов *Atanycolus* и *Coloecentrus* длина яйцекладов составляет 5-14 мм). Иногда наездники этой группы паразитируют на насекомых, развивающихся под тонкой корой.

В третью группу входят наиболее специализированные виды наездников, имеющие длинные яйцеклады (например, *Rhyssa persuasoria* - 30-35 мм, *Megarhyssa emarginatoria* - 32-37 мм, *Dolichomitus cephalotes* - 49-57 мм) и откладывающие яйца в основном на личинок насекомых, развивающихся в древесине.

В результате существования многоярусной структуры снижается конкуренция между видами паразитов и происходит заражение личинок всех видов ксилофагов.

ОБЗОР ПАЗАРИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

В лесах юга Московской области на стволовых вредителях паразитируют перепончатокрылые из семейств: *Braconidae*, *Ichneumonidae*, *Aulacidae*, *Eulophidae*, *Proctotrupidae*, *Pteromalidae*, *Eurytomidae*.

Семейство *Braconidae*

1. *Allodorus lepidus* Hall. - встречается крайне редко. Н.А. Теленга [1941] приводит его как паразита *Pissodes harcyniae* Hbest. (Харьковская область). В Пермской области найден на короеде *Scolytus ratzeburgi* Jans. [Тобиас, 1971]. Нами этот вид выведен из личинок точильщика *Ptilinus fuscus* Geoff. Лёт происходит в конце мая-июне.

2. *Atanycolus initiator* Nees - в Московской области, наиболее массовый паразит дровосека *Rhagium inquisitor* L. Первые взрослые появляются в середине мая. Лёт продолжается до конца июня. Самки откладывают яйца на личинок старших возрастов. Зимуют личинки в коконе. Окукливание происходит весной. В Московской области за 3 года наблюдений паразит имел в год только одну генерацию. Кро-

ме дровосеков из родов *Tetropium*, *Leptura*, *Acantocinus*, паразитирует на златках из рода *Lampra*, короедах *Blastophagus piniperda* L., *Ips subelongatus* Motch. [Тобиас, 1971] и даже на гусеницах бабочек-стеклянниц [Теленга, 1936]. Встречаются на деревьях, заселенных ксилофагами, на опушках и в участках леса с сомкнутостью крон 0,2-0,4.

3. *Atanycolus neesi* Marsh. - по биологии сходен с предыдущим видом. Предпочитает более затененные места, чем *A. initiator*. Лёт происходит в мае-июне.

4. *Coeloides abdominalis* Zett. - наиболее массовый и эффективный паразит большого числа видов короедов. Нами выведен из *Blastophagus piniperda* L. и *Dryocoetes autographus* L. Лёт происходит в мае-июне. По М. Нуортева [Nuorteva, 1957], имеет 2 генерации. Второе поколение развивается в основном за счет *Pissodes pini* L. и *P. harciniae* Hbst. [Харитоновна, 1972]. Зимуют личинки и куколки в коконах, располагающихся в конце личиночного хода короеда. Согласно литературным данным снижает численность *Blastophagus piniperda* L. на 15% [Тарасова, 1965]; по наблюдениям Н.З. Харитоновой [1972], число личинок паразитов колеблется от 32 до 334 особей/м².

5. *Coeloides unguularis* Thoms. - паразитирует на *Scolytus ratzeburgi* Jans., реже заражает *Elateroidea dermestoides* L. Зимует в фазе личинки в коконе. Массовый лёт происходит в мае. Клайне [Kleine, 1944] приводит этот вид как паразита *S. rugulosus* Ratz. и *Hylurgops palliatus* Gyll. В основном этот вид тяготеет к короедам, развивающимся на лиственных породах, и нахождение его на *H. palliatus* - явление довольно редкое.

6. *Coeloides scolyticida* Wesm. - чаще встречается на короедах хвойных пород, реже - на короедах лиственных пород, таких, как *Scolytus scolytus* F. [Теленга, 1936], *S. ratzeburgi* Jans. [Kleine, 1944]; обычен на *Dryocoetes autographus* и *H. palliatus*.

7. *Dendrosoter protuberans* Nees. - массовый паразит *Scolytus ratzeburgi* Jans. Лёт в конце мая - начале июля.

8. *Dorictes mutillator* Thunb. - редкий для юга Подмосковья вид. Выведен из личинок дровосека *Callidium* sp.

9. *Doryctes undulatus* Ratz. - редкий вид. Выведен из личинок дровосека *Saperda scalaris* L. и златки *Agrilus viridis* L. Лёт происходит в конце апреля до начала июня.

10. *Doryctodes gallicus* Renh. - обнаружен в лесах Подмосковья нами только один раз на личинках дровосека *Tetropium castaneum* L. Имаго вывелись 18 мая 1973 г. В Московской области отмечен еще как паразит *Magdalis frontalis* Gyll. [Тобиас, 1971].

11. *Esphylus silesiacus* Ratz. - массовый вид, паразитирующий в Подмосковье на *Pityogenes chalcographus* L. и *Ips tyrographus* L. Известен только как паразит короедов.

В литературе указывается более 20 видов короедов с хвойных и лиственных пород [Теленга, 1941; Зиновьев, 1959; Тобиас, 1971; Харитоновна, 1972; Sachtleben, 1952]. Уничтожает до 70% личинок *Pityogenes chalcographus* [Шиперович, 1962]. Лёт происходит в мае-июне.

12. *Eubadison (=Calyptus) atricornis* Ratz. В.И. Тобиас [1971] приводит его как паразита златок и смолевков. Выведен из личинок *Nylurgops palliatus* Gyll. 18 мая 1973 г. Редок.

13. *Heterospilus* sp. - в Московской области редок. Выведен из личинок *Ptilinus fuscus* Geoffr. Лёт в мае.

14. *Heteromerus mystacinus* Wesm. - редок. Выведен из дровосека *Necydalis major* L. Демелт [Demelt, 1966] приводит его как паразита *Strangalia aurulenta* F.

15. *Spathius rubidus* Rossi. - в Московской области редок. Нами зарегистрирован только как паразит кородея *Scolytus intricatus* Ratz. В.И. Тобиас [1971] отмечает его в Московской области как паразита *Pogonocherus fasciculatus* Dg. и *Magdalis frontalis* Gyll.

16. *Wroughtonia (=Helconidea) dentator* L. - в Московской области массовый паразит личинок дровосеков: *Tetropium fuscum* F., *T. castaneum* L. Лёт в мае-июне. Отдельные особи встречаются до середины июля.

Семейство Ichneumonidae

17. *Achrocephalus* sp. - очень редок. Выведен из личинок *Saperda scalaris* L. Имаго появляются в мае.

18. *Colocentrus excicator* Poda. - паразитирует на дровосеках *Rhagium bifasciatus* F. и *Ergates faber* L. [Demelt, 1966]. В Подмосковье встречается редко. Нами выведен из личинок *Saperda scalatis* L. Вылетают в конце мая - начале июля.

19. *Dolichomitus cephalotes* Hl. - обычен. Выведен из личинок рогохвоста *Urocerus gigas* L. Самка откладывает яйца глубоко в древесину на личинок старших возрастов. Предпочитает заселять зараженные рогохвостами деревья, стоящие на опушке и в участках леса с сомкнутостью крон 0,3-0,5. Массовый лёт происходит в мае-июне.

20. *Dolicomitus* sp. - редок. Выведен из личинок дровосека *Rhagium inquisitor* L. Имаго появляются в конце мая.

21. *Deutoxorides albitarsus* Grav. - выведен из личинок дровосека *Saperda scalaris* L. В Подмосковье встречается редко. Демельт [Demelt, 1966] приводит этот вид как паразита *Promus coriarius* L. и *Saperda populnea* L.

22. *Ichnocerus rusticus* Four. - обычен для юга Московской области. Паразитирует на личинках дровосека *Rhagium inquisitor* L. Лёт происходит в июне-августе.

23. *Mesochorus* sp. - редок. Встречается в ходах *Ips tyrographus* L. и *Ptilinus fuscus* Geoffr. Н.Ф. Мейер [1934] считает виды этого рода вторичными паразитами. Лёт в мае-июне.

24. *Neoxorides collaris* Grav. - выведен из личинок *Rhagium inquisitor* L. Лёт в июне.

25. *Megarhyssa emarginatoria* Thunb. - обычный вид. Паразитирует на личинках рогохвостах, развивающихся на хвойных породах. Нами выведен из *Urocerus gigas* L. и *Xeris spectrum* L.

26. *Odontocolon appendiculatus* Grav. - редок. Выведен из личинок дровосека *Rhagium inquisitor* L. Лёт происходит в мае - начале июня.

27. *Orthocentrus* sp. - выведен из *Xyloseara steleocera* Tuomik.

28. *Perithous albicinctus* Grav. - редкий вид. Выведен из личинок дровосека *Saperda scalaris* L. Имаго появляются в июне. Отдельные особи встречаются и в начале августа.

29. *Pseudorhyssa sternata* L. - обычен. Является клептопаразитом *Rhyssella approximator* Fabr. Массовый лёт происходит в конце мая - начале июня. Зимуют личинки.

30. *Rhyssa persuasoria* L. - наиболее обычный и эффективный паразитксилофагов, развивающийся в древесине. Выведен из рогохвостов *Urocerus gigas* L. и *Xeris spectrum* L., паразитирует также на *Spondulus buprestoides* L., *Cerambyx cerdo* L., *C. scopolii* Fussl., *Monochamus sartor* F., *Tetropium gabrieli* Weise. [Озолс, 1962; Demelt, 1966]. Паразиты предпочитают заселять деревья, стоящие на опушках и в участках леса с сомкнутостью крон 0,3-0,5. Смертность личинок рогохвостов от паразита составляла в среднем 26%, а на отдельных деревьях доходила до 40-50%. Лёт наездников растянут и продолжается с середины мая до конца июля.

31. *Rhyssella approximator* Fabr. - обычный для Подмосковья вид. Паразитирует на личинках рогохвоста *Xiphydria camelus* L. Смертность хозяина от паразита составляла в среднем 19%. Лёт происходит в мае - начале июля.

32. *Rhimphoctona falvipes* Hal. - редок. Куколки и личинки обнаружены в ходах дровосеков под корой сосны. Хозяина вывести не удалось.

33. *Rhimphoctona* sp. - массовый вид. Паразитирует на личинках дровосеков из хвойных пород. Реже встречается на дровосеках из лиственных пород (*Saperda scalaris* L.). Лёт в Московской области зарегистрирован в мае-июне.

34. *Xorides alpestris* Wasm. - редок. Нами выведен из личинок дровосека *Nycidalis major* L. в июне.

35. *Xorides gracilicornis* Grav. - обычен в лиственных лесах юга Московской области. Выведен только из личинок дровосека *Saperda scalaris* L. Массовый лёт происходит в мае.

36. *Xorides irrigator* Fab. - обычен. По литературным данным, паразитирует на дровосеках из родов *Tetropium*, *Plagionotus*, *Mesosa*, *Acantocinus* [Demelt, 1966; Aubert, 1969]. Нами выведен из личинок *Rhagium inquisitor* L.

37. *Xorides propingius* Tschek. - обычен. Паразитирует на личинках дровосеков *Rhagium inquisitor* L., *Tetropium fuscum* F. Лёт происходит в мае.

Семейство Aulacidae

38. *Aulacus striatus* Jans. - яйцеличиночный паразит рогохвостов *Xiphydria camelus* L., *X. picta* Knw. Зараженность *X. camelus* L. в Малинском лесничестве достигает 40%. Зимуют личинки. Массовый лёт отмечен в июле.

Семейство Eulophidae

39. *Melittobia acsta* Walker. - паразитирует на рогахвосте *Xiphydria camelus* L. На одной личинке рогахвоста развивается в среднем по 150 личинок паразита. В Подмосковье встречается редко. Лёт в апреле.

Семейство Proctotrupidae

40. *Acrupista flaviventris* Thoms. - паразит сциариды *Trichosia caudata* Val. Лёт в мае. Обычен.

41. *Acrupista* sp. - выведен из сциариды *Trichosia caudata* Val., развивающейся под корой березы. Редок.

42. *Psilus punctatus* Kiffer. - обычен. Самки откладывают яйца в пупарии *Lonchea colini* Haskm. под корой сосны. Лёт в конце июня - начале июля.

43. *Dendrocercus* sp. - редок. Выведен из пупариев *Phaonia* sp.

Семейство Eurytomidae

44. *Eurytoma arctica* Thoms. - обычен. Выведен из личинок короеда *Ips tyrographus* L., реже паразитирует в Московской области на *Blastophagus piniprda* L. Имаго летают в июне - начале июля.

Семейство Pteromalidae

45. *Acrocormis semifasciatus* Thoms. - редок. Выведен из личинок короеда *Scolytus ratzeburgi* Jns. Лёт в мае.

46. *Dinotiscus eurpeter* Walker. - массовый паразит многих видов короедов хвойных и лиственных пород. Выведен из *Pityogenes chalcographus* L., *Dryocoetes autographus* Ratz. Имаго летают с конца мая до конца июля.

47. *Rhopalicus tutele* Walker. - в Московской области является массовым паразитом короеда *Ips tyrographus* L. и смолевки *Pissodes harsynea* Hbest. По-видимому, имеет две генерации в году. Лёт первой генерации - в мае-июне, имаго второй генерации появляются с конца июля до середины августа.

48. *Roptrocercus xylophagorum* Ratz. - является паразитом короедов *Pityogenes chalcographus* L., *Ips tyrographus* L. В Московской области имаго летают в июле. Самки ищут личинок короедов в их ходах и, парализовав, откладывают яйца [Харитонов, 1972].

49. *Xiphydriophagus meyrinckii* Ratz. - массовый вид. В Московской области является только паразитом рогахвостов. Выведен из личинок *Xiphydria camelus* L. На одной личинке рогахвоста развиваются несколько десятков личинок паразита. Самки по повреждениям и старым летным отверстиям проникают в ходы рогахвостов, разыскивая личинок. По-видимому, имеет две генерации в году. Лёт первой генерации происходит в конце мая и продолжается до середины июня. В конце июля появляются имаго второй генерации.

50. *Rhopalicus brevicornis* Thoms. - обычный паразит короедов. В Московской области чаще наблюдается как паразит *Blastophagus piniperda* L. и *Ips typographus* L. Лёт происходит в мае-июне.

Литература

- Гурьянова Т.М. Экология паразитов рогохвостов *Urocerus argonautarum* (Hymenoptera, Siricidae *Sirex dux*). - Зоол. журн., 1969, 48, 9, с. 1358-1367.
- Зиновьев Г.А. О значении комплекса энтомофагов в ограничении размножения короедов хвойного леса. - Чтения памяти Холодковского. 1956-1957 гг. М.; Л.: Наука, 1959.
- Козлов М.А. Морфо-типическая специализация наездников (Hymenoptera). - Энтотол. обзор., 1970, 49, 1, с. 203-226.
- Козлов М.А. Основные типы специализации наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам. - В кн.: Хозяин-паразитарные отношения у насекомых. Л.: Наука, 1972, с. 5-17.
- Мейер Н.Ф. Паразитические перепончатокрылые сем. Ichneumonidae СССР и сопредельных стран. III. Л.: издание Зоол. ин-та АН СССР, 1934. 271 с.
- Никитюк А.И. Хищные и паразитические насекомые как регуляторы вредной деятельности и распространения короедов хвойного леса. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, 57, 5.
- Озолс О.А. Паразитические перепончатокрылые Латвии. Рига: Зинатне, 1962.
- Тарасова Д.А. Паразиты и хищники стволовых вредителей в сосново-лиственничных лесах Присалаирья. - В кн.: Исследования по биол. методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства, вып. 2. Новосибирск: Наука, 1965.
- Теленга Н.А. Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые, т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 403 с.
- Теленга Н.А. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1941, с. 3-157.
- Тобиас В.И. Паразитические насекомые энтомофаги. - Труды ВЭО, 1971, 54.
- Харитонова Н.З. Энтомофаги короедов хвойных пород. М.: Наука, 1972. 129 с.
- Шиперович В.Я. О возможности использования наездников для биологической борьбы с короедами в лесах Карелии. - В кн.: Вопросы экологии, вып. 8. Киев, 1962.
- Aubert J.F. Les Ichneumonides. Pimplinae, Xoridinae, Acanthinae. Paris, 1969.
- Demelt C. Biologie mitteleuropäischer Bockkäfer (Col. Cerambycidae) unter besonderer Berücksichtigung der Larven. - Tierwelt Deutschlands, 1966, 52, S. 115.
- Kleine R. Die europäischen Borkenkäfer und die bei ihnen lebenden Räuber, Parasiten und Commensalen. - Entomol. Bl., 1944, 40, 3/4.
- Nuorteva M. Über den Fichtenstamm - Bastkäfer - Hylurgops palliatus Gyll. und seine Insektenfeinde. - Acta entomol. fenn., 1957, 13.
- Sachtleben H. Die parasitischen Hymenopteren der Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* L. - Beitr. Entomol., 1952, 2, 2/3.

ЛИЧИНКИ ПАЛЕОАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ РОДА RHYSODES DALM. (COLEOPTERA, RHYSODIDAE)

Б. М. Мамаев, В. А. Потоцкая

Семейство Rhysodidae представлено в Палеоарктике многими видами из родов Rhysodes Dalm. и Clinidium Kby. Наиболее многочисленны представители этих родов в неотропической, индо-малайской и австралийской фаунах. Особый интерес, который представляет это семейство жуков, объясняется тем, что это единственное семейство подотряда Aderhaga (в объеме, принятом Кроусоном) [Crowson, 1955], виды которого развиваются в мертвой древесине, т.е. являются типичными ксилофильными насекомыми, другие представители этого подотряда развиваются в воде или почве.

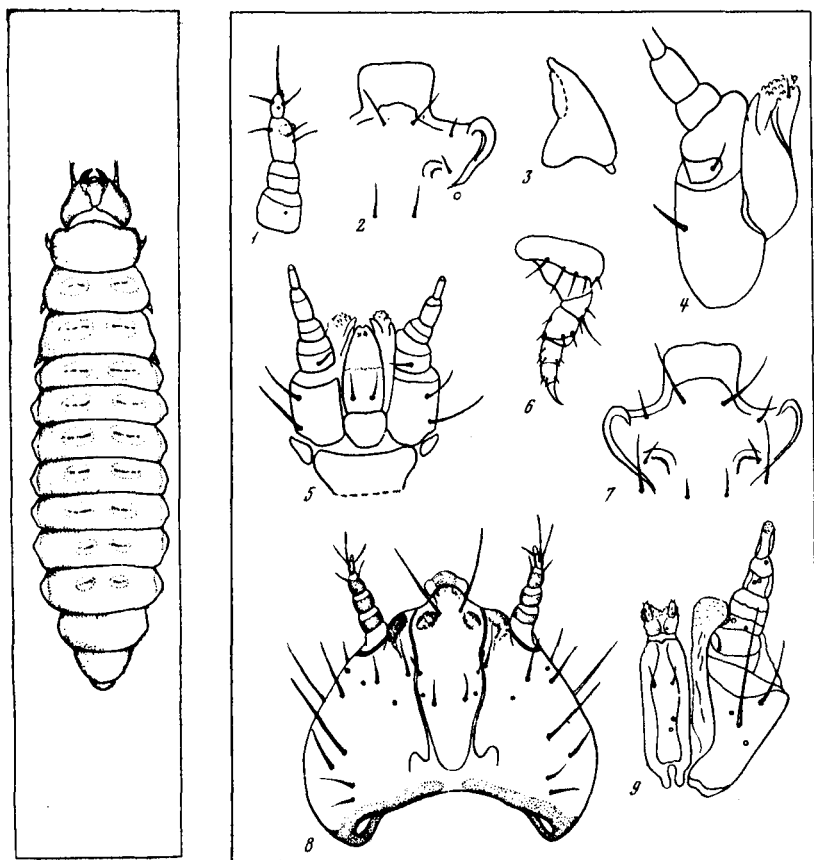
Наиболее серьезный вклад в изучение личинок семейства Rhysodidae был внесен Бевингом и Крайхедом [Böving, Craighead, 1931], охарактеризовавшими личинку Clinidium sculptile Newm., и Гранди [Grandi, 1956], подробно описавшим личинку Rhysodes germari Ganglb. В последней работе приводятся также сведения о ранее описанной личинке Rhysodes тропической фауны [Peyerimhoff, 1903], видовая принадлежность которой разными авторами в дальнейшем трактовалась по-разному [Arrow, 1942]. Тибергин [Tiberghien, 1960, 1969, 1970] обнаружил личинок Rh. sulcatus F. во Франции в сильно разложившейся древесине пихты (*Abies alba*); в его работах приводятся интересные данные по экологии вида, однако личинка не описывается. Краткие сведения о личинках Rhysodidae приводят Кроусон [Crowson, 1955], М.С. Гиляров и Б.Р. Стриганова [1964]. Таким образом личинки палеоарктических видов рода Clinidium Kby остаются пока не изученными, а из рода Rhysodes Dalm. подробно описана личинка Rh. germari Ganglb. и имеются фрагментарные сведения о личинке Rh. sulcatus F.

В нашем распоряжении были личинки Rh. comes Lew., многократно собранные в Южном Приморье (Дальний Восток СССР), и Rh. sulcatus F., обнаруженные на Кавказе. Это дает нам возможность подробно описать ранее неизвестную личинку Rh. comes Lew., составить дифференциальный диагноз личинки Rh. sulcatus F., предложить определительную таблицу трех видов, относящихся к двум разным подотрядам, и обсудить некоторые новые экологические наблюдения.

RHYSODES COMES LEWIS (рис. 1)

Длина личинки последнего возраста 9-10 мм. Тело вальковатое, мясистое, очень слабо склеротизованное.

Голова сильно склеротизована, явственно расширена в задней части, слегка втянута в переднегрудь. Глазки от-



Р и с. 1. Общий вид *Rhysodes comes* Lewis

Р и с. 2. Детали строения *Rhysodes comes* Lewis (1-6), *Rh. sulcatus* F. (7), *Rh. germari* Ganglb. (8,9) [1-7 - ориг., 8,9 - по Grandi, 1956]

1 - усик; 2,7 - лобная пластинка; 3 - жвала; 4 - нижняя челюсть; 5 - нижние челюсти, нижняя губа; 6 - нога; 8 - голова; 9 - нижняя челюсть, нижняя губа

сутствуют. Лобные швы у заднего края головной капсулы неясственные, в передней части отчетливые. Эпикраниум с двумя поперечными рядами щетинок, по 3 щетинки в каждом ряду, один из которых расположен в средней части эпикраниума, а второй немного ниже усиков.

Усики (рис. 2,1) расположены на явственном усиковом бугорке, 4-члениковые. 1-й и 2-й членики цилиндрические, гладкие; 3-й чуть суженный в верхней части, с мутовкой из трех щетинок и округлым выростом, расположенным на вентральной поверхности; 4-й слабо расширяющийся в верх-

ней трети, затем снова суживающийся, с двумя небольшими щетинками в средней части и одной крупной щетинкой и двумя едва заметными прозрачными выростами на вершине. 1-й членик явственно шире остальных, второй примерно в 1,5 раза короче первого, 3-й равен первому по длине, а 4-й членик усика в 1,5 раза короче первого.

Верхняя губа, наличник и лоб слиты в единую пластинку (рис. 2,2), явственно суженную в средней части, доходящую до заднего края головной капсулы. Склеротизация, весьма слабая в задней части, возрастает по мере приближения к переднему краю. Передний край лобной пластинки трехлопастной. Центральная лопасть несет по бокам 2 длинные щетинки. Под центральной лопастью расположен крупный, веерообразный сильно склеротизованный выступ, обычно скрытый скрещенными жвалами, значительно превосходящий по длине среднюю лопасть лобной пластинки. Основание его явственно шире центральной лопасти.

Несколько ниже уровня прикрепления усиков лобная пластинка несет поперечный ряд из четырех щетинок - двух мелких (центральных) и двух крупных (краевых). Несколько ниже и медиальнее поперечного ряда щетинок находятся 2 небольших темных пятна, расположенных на дне небольших углублений.

Жвалы (рис. 2,3) очень сильно склеротизованные, пирамидальные, с массивным основанием. Режущий край с тонкой острой лопастью, слегка зазубренной в нижней части.

Нижние челюсти (рис. 2,4,5). Кардо маленький, треугольный. Стипес прямоугольный, удлинненный, несущий близ наружного края две крупные щетинки. Мала перепончатая, трехраздельная, состоит из конусовидной лопасти, зубчатой лопасти и массивной бугорчатой лопасти. Нижнечелюстные щупики 4-члениковые. 1-й членик самый широкий, три остальных значительно уже его.

Нижняя губа (рис. 2,5). Субментум в виде округлой пластинки, ментум и прементум слившиеся, иногда граница между ними видна в виде перегиба. Гула поперечная, нижний край ее сливается с головной капсулой. Нижнегубные щупики редуцированы.

Грудь. Тергит переднегруды слабо склеротизован, разделен пополам неявственным продольным швом, несет в задней трети поперечный ряд из восьми щетинок. Боковые стороны тергита несут по 2 крупные щетинки, одна из которых расположена у края тергита, а другая - несколько отступя от него.

Склеротизация всех остальных тергитов тела очень слабо выражена и представлена пятнами неправильной формы, разделенными по продольной оси тела широкой несклеротизованной полосой. Тергиты средне- и заднегруды, помимо щетинок несут короткие прерывистые поперечные ряды сильно склеротизованных гранул. Грудные стерниты очень слабо склеротизованы. Стернит переднегруды с крупной треугольной склеротизованной площадкой, к вершине этого треугольника примыкает небольшая округлая склеротизованная площадка, несущая две мелкие щетинки. Склеротизация стернитов средне- и заднегруды едва заметна. Каждый стернит с од-

ной овальной склеротизованной пластинкой, несущей по 4 щетинки. Над местом причленения тазиков на всех стернитах имеется по одной склеротизованной пластинке.

Ноги (рис. 2,6) пятичлениковые. Тазик поперечный. На переднем крае внутренней поверхности расположен ряд из четырех крупных шипов, 1 зубец близ нижнего края тазика и 1 крупный шипик, расположенный на нижнем крае близ места прикрепления вертлуга. Передний край наружной поверхности тазика с небольшим, но явственным зубцом и двумя крупными шипами, расположенными по обе стороны этого зубца. Вертлуг треугольный, с двумя короткими шипиками и одной длинной щетинкой. Бедро, голень и лапка цилиндрические. Бедро несет 2 коротких шипика на внутренней поверхности, 2 более тонких шипика на наружной и один тоненький короткий шипик на верхнем крае близ места прикрепления голени. Голень с шестью короткими шипиками, расположенными на переднем крае на равном расстоянии друг от друга. Лапка с шестью короткими шипиками на переднем крае, расположенными попарно. Коготок сильно суживающийся к вершине, гладкий.

Брюшко. 1-6-й тергиты сходны по строению и состоят из двух слабо склеротизованных склеритов, разделенных по середине широкой несклеротизованной полосой. Каждый склерит состоит из трех бугорков, несущих в средней части ряд сильно склеротизованных гранул. Внутренние и наружные бугорки на нижнем крае с двумя щетинками каждый - одной крупной и одной средней. Срединные бугорки несут по одной-две очень мелких щетинки. Наружные склеротизованные бугорки на 7-м тергите брюшка сливаются с центральными и теряют склеротизованные гранулы. Склеротизация на 8-м тергите брюшка отсутствует, гранулы едва заметны; задний край сегмента с поперечным рядом из шести щетинок. 9-й тергит брюшка несет на заднем крае 2 поперечных ряда длинных щетинок. Верхний ряд состоит из четырех щетинок, нижний - из 6. Эпиплевры в виде округлых валиков, каждый из которых несет по 2 крупные и 2 мелкие щетинки. Стигмы мелкие, круглые, свободные. Стерниты брюшка не склеротизованы. 1-7-й стерниты несут по 4 мелкие щетинки, две из которых расположены в центре, а 2 - ближе к боковым сторонам стернита. 8-й и 9-й стерниты несут в задней трети поперечный ряд из четырех щетинок каждый.

Анальная подпорка короткая, цилиндрическая, мясистая, с четырьмя щетинками на вершине.

Характерные особенности личинок *R. germari* Ganglb. и *R. sulcatus* F. приведены в определительной таблице.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК РОДА RHYSODES DALM.

- 1 (2) Прементум отделен от остальной части нижней губы, нижнегубные щупики имеются, состоят из одного членика. Мала нижних челюстей в виде бугорчатой лопасти (рис. 2,9). Передний край лобной пластинки с одной центральной лопастью, склеротизованный выступ

на переднем крае лобной пластинки поперечный, темные пятна расположены чуть ниже крупных медиальных щетинок (рис. 2,8).

- 2 (1) Прементум слит с остальной частью нижней губы, нижегубные щупики редуцированы. Мала нижних челюстей несет, помимо бугорчатой лопасти, 2 узких выроста (рис. 2,5). Передний край лобной пластинки 3-лопастной, склеротизованный выступ на переднем крае лобной пластинки удлинённый, темные пятна расположены значительно позади крупных медиальных щетинок (рис. 2,7).
- 3 (4) Нижний край гулы отделен от эпикраниума несклеротизованной полоской. Темные пятна на лобной пластинке в виде уголков. Центральная лопасть лобной пластинки почти равна по ширине основанию склеротизованного выступа (рис. 2,7). . . . Rh. (Omoglymmius) germari Ganglb.
- 4 (3) Нижний край гулы сливается с эпикраниумом, темные пятна на лобной пластинке в виде коротких полосок. Центральная лопасть лобной пластинки значительно уже основания склеротизованного выступа (рис. 2,2) Rh. (s.str.) sulcatus F.
- Rh. (s.str.) comes Lew.

ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ

Характерной особенностью экологии *Rhysodes* является то, что в заселенных участках древесины их личинки и имаго обычно встречаются совместно, причем численность таких локальных поселений измеряется десятками, реже - сотнями экземпляров. Расселяющиеся имаго также обычно образуют скопления по несколько экземпляров под отставшей корой или в щелях в древесине. Личинки под корой не встречаются и развиваются только в толще древесины.

Личинки *Rh. sulcatus* F. как в Западной Европе [Tiberghien, 1969], так и на Северном Кавказе были найдены в сильно разрушенной древесине пихты, которая имела коричневатобурый цвет.

Личинки *Rh. germari* Ganglb. были обнаружены в сильно разрушенной древесине бука в болотистой местности [Grandi, 1956]. В таких условиях древесина бывает светлоокрашенной.

Личинки *Rh. comes* Lew. заселяли древесину кедра, пихты, березы, ильма, черемухи, причем окрашенную и в светлые, и в бурые тона, т.е. независимо от характера ее предшествующего разрушения грибами.

Нередко личинки рода *Rhysodes* обитают совместно с личинками других насекомых. В древесине березы они встречались совместно с личинками двукрылых *Hesperinus rohdendorfi* Kriv. et Mam. (*Hesperinidae*), в древесине черемухи - вместе с жуком *Phellopsis amurensis* Heyd. (*Zopheridae*), в древесине бука им сопутствовали многочисленные мелкие личинки семейства *Cecidomyiidae* и т.д. Личинки *Rh. sulcatus* F. на Кавказе обитали в древесине совместно с личинками *Xylobius* sp. (*Eucnemidae*). Возможно,

что личинки рода *Rhysodes* являются факультативными хищниками, но для окончательного решения этого вопроса необходимы дальнейшие наблюдения.

Литература

- Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Таблицы для определения рядов семейств отряда Coleoptera - жесткокрылые. - В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964, с. 64-69.
- Arrow G.J. The beetle family Rhysodidae, with some new species and a key to those at present known. - Proc. Entomol. Soc. Ser. B, 1942, 11, p. 171-183.
- Böving A., Craighead F. An illustrated synopsis of the principal larval forms of order Coleoptera. - Entomol. amer., 1931, 11, p. 1-351.
- Crowson R.A. The natural classification of the families of Coleoptera. London, 1955.
- Grandi G. *Rhysodes germari* Ganglb. (Coleoptera, Rhysodidae). Documenti morfologici ed eto-ecologici. - Boll. Ist. entomol. Univ. studi Bologna, 1956, 21, p. 179-195.
- Peyerimhoff P. Position systématique des Rhysodidae. - Rev. entomol. publ. Soc. franç. entomol., 1903, 22, p. 80-84.
- Tiberghien G. Note sur *Rhysodes sulcatus* F. de la Forêt d'Iraty (Basses Pyrennées) (Col., Rhysodidae). - Entomologiste, 1960, 16, 4, p. 85-86.
- Tiberghien G. Nouvelles observations sur *Rhysodes sulcatus* F. (Col., Rhysodidae). - Entomologiste, 1969, 25, 4, p. 85-92.
- Tiberghien G. Note additive à la connaissance des Rhysodidae (Col.), (3^e partie.). - Entomologiste, 1970, 5/6, p.149-153.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КСИЛОФИЛЬНЫХ ЛЬВИНКАХ РОДА WALLACEA DOL. И РОДСТВЕННЫХ ГРУПП (DIPTERA, STRATIOMYIDAE)

Н. П. Кривошеина

Среди ксилофильных двукрылых подсемейства Pachygasterinae выделяется относительно небольшая своеобразная группа, включающая несколько очень близких родов, характеризующихся веретеновидным, вторично расчлененным третьим члеником усиков и оттянутым краем щитка, несущим многочисленные бугорковидные и зубцевидные выступы. Среди этих родов в настоящее время могут быть названы: *Pseudowallacea* Kert., *Berkshiria* Johns., *Wallacea* Dol., *Argyrobrithes* Grün., *Sternobrithes* Loew и *Gobertina* Big. Положение многих из них к настоящему времени недостаточно четко определено. Так, единственный представитель рода *Pseudowallacea* Kert. - *Ps. hungarica* Kert. - одними авторами сведен в синоним неарктического вида *Berkshiria albistylum* Johns. [Rozkošný, 1973], а другими признается самостоятельным [Мамаев и др., 1977]; род *Gobertina* Big. одними авторами [Kertész, 1909] сведен в синоним *Sternobrithes* Loew, а другими [Lindner, 1966; и др.] признается в качестве самостоятельного.

Анализ имеющихся в литературе сведений показывает, что диагностические характеристики большинства родов очень неполные, а в ряде случаев неверно определен статус отдельных групп. Так, род *Gobertina* Big. отличается от *Sternobrithes* Loew лишь длиной аристы, составляющей половину длины 3-го членика; у *Sternobrithes* Loew [Lindner, 1966] она равна его длине. Для *Argyrobrithes* Grün. характерна широкая и уплощенная, пластинчатая ариста, а у видов *Wallacea* Dol. она более узкая или кажется утолщенной преимущественно за счет густого опушения. Виды рода *Wallacea* Dol. отличаются от *Sternobrithes* Loew тем, что два последних кольца 3-го членика сильно уменьшены в размерах и, вместе взятые, по длине не превосходят предшествующий.

Все эти данные свидетельствуют о необходимости дополнительного исследования материалов для обоснования самостоятельности многих из перечисленных родов.

Большинство представителей рассматриваемой группы львинок приурочено к различным районам восточного полушария. Так, наиболее обычный представитель рода *Argyrobrithes* Grün. - *A. argenteus* Grün. характерен для Центральной и Западной Африки. Отнесенные к этому же роду 3 других вида [Kertész, 1921] тяготеют к районам Юго-Восточной Азии и островам Тихого океана. Представители родов *Gobertina* Big. и *Sternobrithes* Loew характерны для различных районов Африки.

Род *Wallacea* Dol., включающий в настоящее время не более 10 видов, характерен для восточных районов полушария. Тип рода *W. argentea* Dol. описан с территории о-ва Новая Гвинея. Из этих же районов описаны близкие ему виды: *W. dorsalis* James (о-ва Новые Гебриды) [James, 1950b] и *W. connectens* James (Соломоновы острова) [James, 1950b]. *W. albiseta* Meij. описан с о-ва Ява, зарегистрирован в Малайзии (Сингапур), на о-вах Тайвань, Суматра и у берегов Австралии [Meijere, 1907; Kertész, 1909; James, 1950a]. К этому же виду отнесены серии имаго из различных районов Японии - о-вов Хонсю, Кюсю и Рюкю [James, 1950a; Nagatomi, 1975]. Таким образом, вид, очевидно, обычен в различных районах Тихого океана - от Японии до Австралии. Из Японии, с о-ва Сикоку, описан вид *W. edashigei* Nag. [Nagatomi, 1975], с о-ва Тайвань описан *W. tibialis* Kert. [Kertész, 1909]. Один вид - *W. nigrotibialis* Pl. [Плеске, 1930] - отнесен с территории нашей страны из Южного Приморья и зарегистрирован в настоящее время в различных районах Хабаровского края и на Курильских островах (о-в Кунашир).

К роду *Wallacea* Dol. отнесен также вид *W. tsudai* (Ôuchi) [Nagatomi, 1975], определенный первоначально как *W. argentea* Dol. [Ôuchi, 1938], затем описанный в роде *Pseudowallacea* Kert. [Ôuchi, 1940].

Не совсем ясное положение нескольких видов из Юго-Восточной Азии, первоначально описанных в роде *Wallacea* Dol.: *W. albopilosa* Meijere, *W. separata* Meijere, *W. argentifer* Kert., а также в роде *Argyrobrithes* Grün. - *A. insularis* Kert. Эти виды вследствие наличия у них широкой пластинчатой аристы были отнесены к роду *Argyrobrithes* Grün. [Kertész, 1921], широко представленному в Центральной и Западной Африке видом *A. argenteus* Grün. В то же время некоторые из указанных видов, например *W. separata* Meijere, в ряде случаев до последнего времени рассматриваются в роде *Wallacea* Dol. [Lindner, 1955; Nagatomi, 1975].

Вопрос о связях рода *Wallacea* Dol. с представителями фауны Голарктики в литературе не рассматривался. Между тем из Палеоарктики известен вид *Pseudowallacea hungarica* Kert., а из Неоарктики - вид *Berkshiria albistylum* Johns., оба обладают большим сходством с представителями рода *Wallacea* Dol. Это давало основание говорить о близости всех трех родов [Кривошеина, 1973, 1977]. В литературе имеется также указание на полную идентичность *Ps. hungarica* и *B. albistylum* [Rozkošný, 1973]. Значительное сходство родов привело к тому, что в некоторых случаях виды рода *Wallacea* Dol. были ошибочно описаны в роде *Pseudowallacea* Kert. [Ôuchi, 1940].

В нашем распоряжении имеются большие серии имаго *Ps. hungarica* Kert. и *W. nigrotibialis* Pl., собранных на территории нашей страны. Кроме того, в распоряжении автора были две самки *W. albiseta* Meijere (det. A. Nagatomi), переданные автору проф. Нагатоми (A. Nagatomi, Kagoshima University, Japan), одна самка *Berkshiria albistylum*

Johns. (det. M.T. James), любезно присланная проф. Куком (E.F. Cook, University of Minnesota, USA), а также самец и самка того же вида (сборы W.S. Turner, Washington, det. M.T. James), присланные доктором Роскошным (R. Rozkošný, Brno, CSSR). Были изучены также материалы по роду *Wallacea* Dol. из коллекции Фрея (R. Frey, Zoological Museum, Helsinki, Finland), включающие различные виды, стоящие под названием *W. albiseta*, *W. separata* и *W. argentea*. Кроме того, в нашем распоряжении имеется серия имаго, выведенных из папайи из окрестностей Аллахабада (Индия, сборы Б.М. Мамаева), полностью соответствующая экземплярам, описанным под названием *W. argentea* Dol. [Brunetti, 1923].

Наличие данных материалов дает возможность решить некоторые неясные вопросы, касающиеся положения и объема рассматриваемых родов. При изучении этих материалов были выявлены существенные различия между родами *Wallacea* Dol., с одной стороны, и *Pseudowallacea* Kert. и *Berkshiria* Johns. - с другой. В то же время не удалось найти различий того же ранга между двумя последними родами.

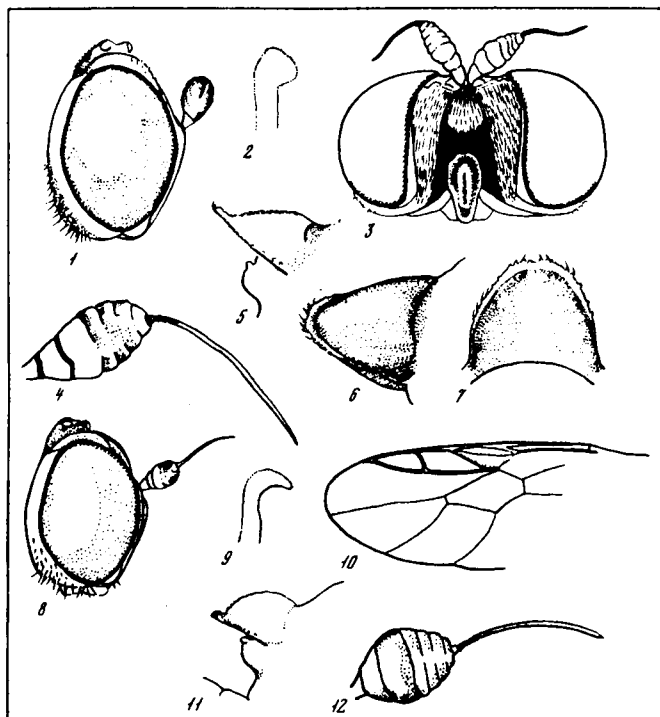
ПОД BERKSHIRIA JOHNS. (PSEUDOWALLACEA KERT., SYN.) (РИС. 1)

Самка. Щиток с оттянутым задним краем, несущим по периферии небольшие тупые бугорки с короткими волосками на вершине (рис. 1, 5-7). Глаза (рис. 1, 1, 8) широкие, в нижнем отделе выпуклые или ровные по заднему краю. Их ширина составляет не более 1,5 высоты глаза. За глазами - массивный валик, несколько увеличивающийся книзу. Лоб широкий. Ротовая впадина слегка расширяется книзу, скулы заметно сужаются по направлению к нижнему краю глаза (рис. 1, 3). Усики коротко-веретеновидные. Длина 3-го членика не более чем в 1,5 раза превышает его ширину. Для обоих видов этого рода характерно рассеянное светлое опушение без определенного рисунка на сегментах брюшка. Какие-либо отличия в жилковании крыла (рис. 1, 10) не выявлены.

У самца глаза соприкасаются на значительном протяжении (10-12 фасеток глаза). Ротовая впадина заметно расширяется книзу, скулы узкие.

Сходство основных наиболее существенных признаков *Ps. hungarica* Kert. и *B. albistylum* Johns. свидетельствует об идентичности родов и необходимости сведения рода *Pseudowallacea* Kert. в синоним *Berkshiria* Johns., что уже было сделано сравнительно недавно [Roskošný, 1973]. На основании работ последних лет может быть довольно четко очерчен ареал палеарктического вида - от южной Швеции и Финляндии на севере до Румынии на юге и в широтном направлении - через европейскую часть СССР до Тувинской АССР. Неарктический вид приурочен к восточным районам Северной Америки.

Сравнительное исследование экземпляров *B. albistylum* Johns. и *Ps. hungarica* Kert. дает основание, несмотря на



Р и с. 1. Детали строения самок *Berkshiria albistylum* Johns. (1-7) и *B. hungarica* Kert. (8-12)

1, 8 - голова сбоку; 2, 9 - верхний отдел серебристой полоски; 3 - голова снизу; 4, 12 - усик с внутренней стороны; 5-7 - щиток сбоку и сверху; 10 - верхинный отдел крыла; 11 - щиток сбоку

признание видов идентичными [Rozkósný, 1973], говорить об имеющихся у них четких различиях.

B. albistylum Johns. Самка. 3-й членик усика несколько заужен к вершине (рис. 1, 4). Толщина аристы составляет около $1/3$ ширины 5-го кольца 3-го членика. Задний край глаза выпуклый несколько выше середины. Лоб с глубокой срединной продольной бороздой, идущей от срединного глазка к основанию усиков. Усик рыжий на большем протяжении, затемнены только основание аристы и верхинный отдел 3-го членика. Серебристая полоска по краю глаза над усиками с коротким утолщением (рис. 1, 2). Опушение тела преимущественно светлое, серебристое. Светлые волоски наиболее густые перед щитком и на боковых сторонах перед швом. Светлые волоски имеются также в среднем отделе среднепинки перед швом, где образуют отдельные скопления, в том числе узкую серебристую срединную полоску и 2 небольших симметрично расположенных пятна. На брюшке (начиная с заднего края 2-го сегмента) сверху равномерно расположены серебристые довольно длинные волоски. Длина

большинства из них достигает ширины 1-го членика задних лапок, а наибольших - ширины задних голеней. Волоски несколько более густые по краю брюшка, что обычно характерно для самок *Wallacea Dol.* Головка жужалец молочно-белая. Оттянутый край щитка плоский (рис. 1,5).

Самец. Усик оранжевый, два первых членика слегка зачернены, 4-й и 5-й кольца жгутика и основание аристы черные. Длина аристы равна длине жгутика или слегка превышает ее. Вдоль внутреннего края глаза широкая серебристая полоса. Лобный треугольник над усиками на всем протяжении в густых серебристых волосках.

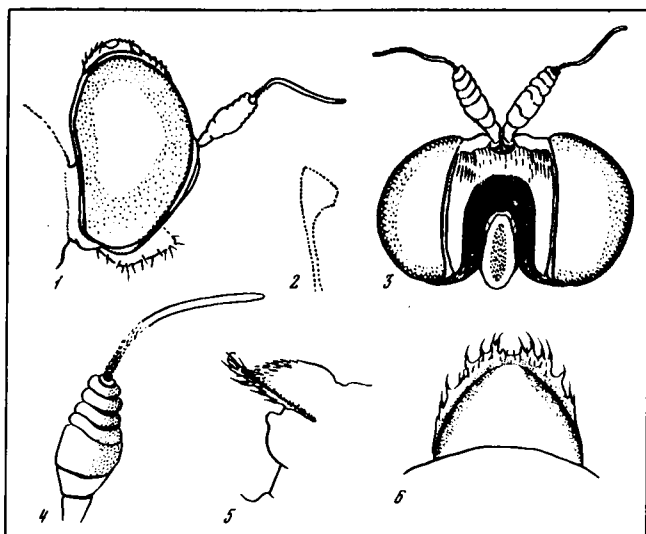
Вид широко распространен в восточных районах Северной Америки, где зарегистрирован от Онтарио на севере до Миссисипи на юге [Kraft, Cook, 1961].

V. hungarica Kert. Самка. 3-й членик усика равномерно-овальный. Толщина аристы составляет не более 1/4 ширины 3-го членика у его вершины (рис. 1,12). Задний край глаза с выпуклостью несколько ниже середины (рис. 1,8). Продольная борозда, идущая от срединного глазка к основанию усиков, неглубокая, в средней части лба не углублена. Усик буро-черный, коричневатое только основание 3-го членика. Ариста в основании зачернена, на остальном протяжении молочно-белая. Серебристая полоска по краю глаза над усиками дуговидной формы, слабо утолщена по сравнению с основной полоской (рис. 1,9). Опушение тела преимущественно темное, равномерное, относительно редкое и короткое. Светлые волоски в средней части средне-спинки перед швом отсутствуют. Брюшко с редким коротким светлым опушением. Головка жужалец затемнена (серая). Край щитка с дорсальной стороны несколько вздут, отделен глубокой узкой бороздой от основной части щитка (рис. 1,11). У самца усики черные, с рыжеватым оттенком на 1-м кольце жгутика. Длина аристы значительно превышает длину жгутика. Полоска вдоль внутреннего края глаза серебристо-серая. Лобный треугольник над усиками в вершинном отделе голый, блестящий, далее в серых волосках.

Вид был описан из Румынии [Kertész, 1921], затем зарегистрирован в Швеции [Hanson, 1942], Финляндии [Frey, 1941], европейской части СССР (в Закарпатской, Ленинградской, Вологодской, Московской областях, а также в южных районах - Краснодарский край); кроме того, выявлен на территории Тувинской АССР. Несмотря на многолетние исследования, не был обнаружен в восточных районах нашей страны (Хабаровский и Приморский края).

РОД WALLACEA DOL.

Самка. Щиток (рис. 2,5) с сильно оттянутым тонким краем, несущим многочисленные удлиненные тонкие выступы со щетинкой на вершине. Глаза относительно вытянуты в высоту, в нижнем отделе вогнуты по заднему краю. Их ширина немного менее чем в 2 раза уступает высоте. За глазами узкий, равный на всем протяжении кант (рис. 2,1; 3,1).

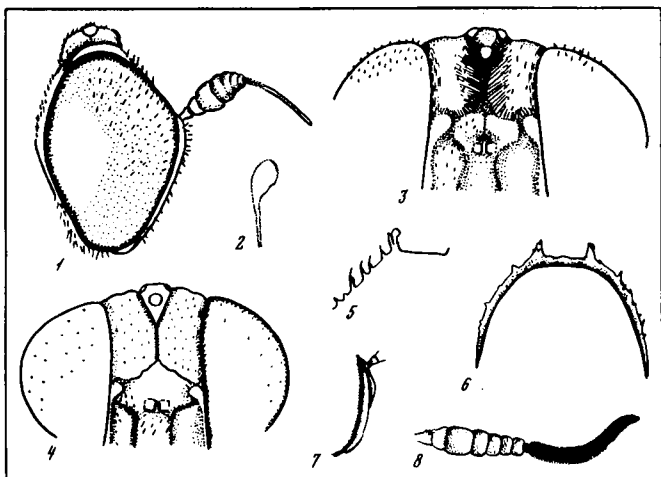


Р и с. 2. Детали строения самки *Wallacea albiseta* Meijere

1 - голова сбоку; 2 - верхний отдел серебристой полоски; 3 - голова снизу; 4 - усик с внешней стороны; 5, 6 - щиток сбоку и сверху

Скулы равной ширины на всем протяжении до нижнего края глаза (рис. 2, 3). Усики с удлинненным 3-м члеником, его длина более чем в 1,5 раза превосходит ширину. Для всех имеющихся в нашем распоряжении видов характерен определенный светлый рисунок, образуемый серебристыми волосками на двух последних сегментах брюшка: в виде полукольца в средней части предпоследнего сегмента и густой срединной продольной полосы на последнем сегменте.

W. separata Meijere. Детальное ознакомление с экземплярами этого вида из коллекции Фрея (2♂♂, 1♀, Филиппины) показало, что вид в целом (не только формой сильноуплощенной аристы) существенно отличается от видов рода *Wallacea* Dol., имеющих более узкую аристу (рис. 3, 5-8). Для *W. separata* Meijere характерна плоская вершина щитка, несущая 2 широко расставленных выступа (рис. 3, 5, 6). Серебристая полоска, идущая вдоль края глаза, оканчивается на уровне усиков, серебристые пятна над усиком отсутствуют. Ариста пластинчатая, по ширине достигает размеров 5-го кольца 3-го членика (рис. 3, 8). Два срединных выступа щитка у самки резко выделяются по размерам, а боковые участки канта с очень мелкими единичными выступами (рис. 3, 6). Светлое опушение последнего сегмента образует 2 четкие срединные продольные полосы, разделенные гладким и голым участком. У самцов широкая лобная полоска, в самом узком месте составляющая не менее ширины глазкового бугорка.



Р и с. 3. Детали строения имаго *Wallacea nigrotibialis* Pl. (1-3), *W. albisetata* Meijere (4) и *W. separata* Meijere (5-8)

1 - голова сбоку; 2 - верхний отдел серебристой полоски; 3, 4 - голова спереди; 5 - край щитка самца; 6 - край щитка самки; 7 - участок головы самца под усиками; 8 - усик самца

По всем перечисленным признакам вид отличается от большой группы видов рода *Wallacea* Dol., таких, как *W. albisetata* Meijere, *W. nigrotibialis* Pl., *W. tibialis* Kert., *W. tsudai* (Ouchi), *W. edashigei* Nag., имеющих более узкую аристу усиков. При этом различия в строении перечисленных видов и *W. separata* Meijere настолько велики, что можно говорить, по меньшей мере, о различиях подродового уровня. В связи с этим следует отметить, что типовый вид рода - *W. argentea* Dol. по ряду признаков ближе к *W. separata*, чем к остальным (строение глаз самцов, опущение брюшка самки [Kertész, 1909], относительное развитие выступов щитка). В то же время не совсем ясно строение аристы усиков. Можно делать только косвенное заключение о том, что ариста не пластинчатая: при сравнительном исследовании видов *Argyrobrithes* Grün. и *Wallacea* Dol. [Kertész, 1921] статус рода *Wallacea* был сохранен (единственный отличительный признак родов - форма аристы усиков).

Для окончательного решения вопроса об объеме рода и его полной характеристике необходимо сравнительное изучение типового вида - *W. argentea* Dol., вида *W. albisetata* Meijere, а также типового вида рода *Argyrobrithes* Grünb. - *A. argenteus* Grünb.

W. albisetata Meijere. К этому виду с некоторыми оговорками отнесены экземпляры из Японии [Nagatomi, 1975]. К ним очень близки изученные нами экземпляры *W. albisetata* Meijere с Тайваня с этикеткой Sauter, det. Kertész (2♀♀,

286), находящиеся в коллекции Фрея. В литературе имеет⁺⁺ся также указание [James, 1950b] на то, что к *W. albiset*a следует отнести материалы, рассматриваемые рядом авторов (в том числе Brunetti) как *W. argentea* Dol.

Ознакомление с экземпляром самца с этикеткой - 17.XII. 1914. Under bark of *Ficus lavica*, Pusa, *W. argentea* Dol., Named by Brunetti, 1916 - из коллекции Фрея показало его полную идентичность с имеющейся у нас серией, выведенной из папайи.

Такие признаки вида, как соприкасающиеся глаза самцов, редкое, преимущественно темное опушение тела, небольшие, равных размеров выступы по краю щитка, со всей определенностью свидетельствуют о том, что это не *W. argentea* Dol. В то же время темные, практически черные бедра и голени, палочковидная ариста усика самки и самца отличают вид и от *W. albiset*a. Скорее всего, это новый вид. Таким образом, указание на широкое распространение *W. albiset*a Meijere [James, 1950b] требует подтверждения. С этой точки зрения было бы интересно проанализировать материалы из Шри Ланка, отнесенные к *W. albiset*a [Lindner, 1955].

*W. albiset*a Meijere описывается по экземплярам самок из Японии. Глазковый бугорок (рис. 2,1) относительно короткий, срединные глазки расположены ближе к заднему краю бугорка (вид сбоку). Срединная продольная бороздка лба сужается на значительном расстоянии перед поперечным углублением лба (рис. 3,4). Лоб с заметным вздутием перед глазком (рис. 2,1), его высота над глазами в наиболее выступающей части достигает высоты глазкового бугорка. Серебристая полоска глаза с расширением перед усиками, с внутренней стороны прямоугольным (рис. 2,2). Длина аристы почти в 2 раза превосходит длину 3-го членика усика (рис. 2,4). Скулы под усиками на всем протяжении в средней части голые, блестящие, с редкими волосками по периферии и рядом густых волосков по нижнему краю скул в нижнем отделе лица. Выступ на заднем крае глаза расположен выше основания усиков.

Среднеспинка с серебристым опушением. Три последних сегмента брюшка с относительно резким и длинным серебристым опушением. Густые волоски расположены в средней части двух последних сегментов, образуя рисунок характерной формы.

Край щитка с удлинненными выступами, длина которых заметно превышает их ширину в основании (рис. 2,5,6).

Бедра двуцветные, темно-коричневые в вершинной половине. Голени светлые. Головка жужалец светлая.

W. nigrotibialis Pl. Вид описан по материалам из района Тигровой [Pleske, 1930], обычен в Уссурийском заповеднике (Южное Приморье), Хабаровском крае, а также на о-ве Кунашир (Курильские острова). Материалы из Японии (о-в Хоккайдо), предположительно отнесенные к этому виду [Nagatomi, 1975], судя по ряду признаков (ширина глаза и лобной полосы, форма серебристой краевой полоски глаза), не *W. nigrotibialis* Pl.

Глазковый бугорок (рис. 3,1) массивный, срединные глазки выступающие, расположены почти в центре бугорка (вид сбоку). Срединная продольная бороздка лба сужается постепенно, доходя до поперечного углубления лба (рис. 3,3). Лоб не образует заметного вздутия перед глазком, в профиль плоский или слегка выступающий. Высота лба над глазами в самом высоком месте заметно меньше высоты глазкового бугорка. Серебристая полоска глаза с удлинено-овальным расширением перед усиками, с внутренней стороны закругленным (рис. 3,2). Длина аристы заметно менее чем в 2 раза превосходит длину 3-го членика (обычно в 1,5 раза). Скулы под усиками с редким, но равномерным опушением (более густой ряд волосков по краю скул в нижнем отделе лица). Выступ на заднем крае глаза расположен на уровне основания усиков (рис. 3,1). Среднеспинка с серебристым опушением по бокам и золотистым сверху.

Три последних сегмента брюшка с длинным серебристым довольно равномерным опушением, постепенно сгущающимся вблизи середины двух последних сегментов, где образует характерный для рода рисунок.

Зубцевидные выступы на краю щитка относительно короткие. Их длина слегка превышает ширину в основании. Бедра черные. Голени зачернены вблизи середины. Головка жужалец светлая.

Экология личинок. Диагностические признаки личинок палеоарктических видов в краткой форме приведены в монографии Б.М. Мамаева и соавторов [1977].

Личинки обоих рассматриваемых родов связаны в развитии с разлагающейся древесиной лиственных пород. Развиваются преимущественно в сильно увлажненных субстратах подкорковой зоны. Так, личинки *Wallacea nigrotibialis* Pl. встречаются преимущественно под корой бархата амурского (Южное Приморье) и бархата сахалинского (о-в Кунашир), довольно обычны также в маакии (Южное Приморье, Хабаровский край), в отдельных случаях зарегистрированы под корой ильма долинного и ореха маньчжурского. Личинки предпочитают влажные лубяные волокна лежащих на земле стволов, где они обычно встречаются в сообществе с разнообразными обитателями подкорковой зоны ствола, преимущественно личинками двукрылых: комаров-болотниц (*Limoniidae*), копьехвосток (*Lonchaeidae*), мегамеринид (*Megamerinidae*) и др. Вид *W. albopilosa* Meijere был выведен в Шри Ланка из гевейи (*Hevea brasiliensis*). Вид, отнесенный к *W. argentea* Dol. [Brunetti, 1920, 1923], выведен из гниющих стеблей папайи (*Carica papaya*), из-под коры фикуса (*Ficus lavica*).

Личинки *W. nigrotibialis* Pl. - сапронекрофаги. У личинок младших возрастов преобладает питание жидкими продуктами разложения коры, в том числе бродящим соком. Личинки старших возрастов переходят к питанию погибшими личинками различных ксилофильных насекомых. Хищничество не зарегистрировано.

Личинки *Berkshiria Johns.* предпочитают такие породы, как тополь, осина, ильм. Так, *B. hungarica* (Kert.) в на-

шей стране регистрировался исключительно в подкорковой зоне различных видов тополей. Неоарктический вид *V. albistylum* Johns. развивается под корой тополя канадского (*Populus deltoides*) и вяза приземистого (*Ulmus pumila*) [Kraft, Cook, 1961].

Ксилофильные льявинки родов *Wallacea* Dol. и *Berkshiria* Johns. представляют собой довольно обособленную группу, не связанную с остальными представителями голарктической фауны. Широкое распространение рода *Wallacea* Dol. в субтропических и тропических районах земного шара, возможно, определяет и особенности экологии личинок. Обитание в сильноувлажненных субстратах подкорковой зоны разлагающихся лиственных деревьев, очевидно, в значительной мере обусловлено исходными в целом для рода гидрофильными условиями существования.

Литература

Кривошеина Н.П. Новые данные о льявинках подсемейства Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae) Советского Союза. - Энтомол. обзор., 1973, 52, 1, с. 178-193.

Кривошеина Н.П. Ксилофильные личинки льявинок подсемейства Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae). - Энтомол. обзор., 1977, 56, 4, с. 873-887.

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

Плеске Ф. [Pleske Th.]. Résultats scientifiques des expéditions entomologiques du Musée Zoologique dans la région de L'Oussouri. II Diptera. Les Stratiomyidae, Erinnidae, Coenomyiidae et Oestridae. - Ежегодник Зоол. музея АН СССР, 1930, 31, вып. 2, с. 181-206.

Brunetti E. Diptera Brachycera. The Fauna of British India incl. Ceylon and Burma. London, 1920. Vol. 1. 401 p.

Brunetti E. Second revision of the Oriental Stratiomyidae. - Rec. Indian Mus., 1923, 25, p. 45-175.

Frey R. Diptera-Brachycera (excl. Muscidae, Tachinidae). - In: Enumeratio Insectorum Fauniae. VI. Diptera. Helsingfors, 1941. 66 p.

Hanson B.H. Das bisher unbekannte Männchen einer für Sweden neuen Fliegenart (Dipt. Strat.). - Entomol. tidskr., 1942, 63, p. 63-64.

James M.T. Some Stratiomyidae (Diptera) from Okinawa and Guam. - Pacif. Sci., 1950a, 4, 3, p. 184-187.

James M.T. The Stratiomyidae of New Caledonia and the New Hebrides with notes on the Solomon Islands forms. - J. Wash. Acad. Sci., 1950b, 40, p. 248-260.

Kertész K. Vorarbeiten zu einer Monographie der Notacanthen. XII-XXII. - Ann. Mus. Nat. Hung., 1909, 7, S. 369-397.

Kertész K. Vorarbeiten zu einer Monographie der Notacanthen. XXXIX-XLIV. - Ann. Mus. Nat. Hung., 1921, 18, 1, p. 153-176.

Kraft K.J., Cook E.F. A revision of the Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae) of American North of Mexico. - Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer., 1961, 3, 1, p. 1-24.

Lindner E. Stratiomyiden von Ceylon (Dipt.). - Verh. naturforsch. Ges. Basel, 1955, 66, 2, S. 176-184.

Lindner E. Stratiomyiiden aus dem Kongo im Musée Royal de l'Afrique centrale in Tervuren, mit einer Bestimmungstabelle der Unterfamilie der afrikanischen Pachygasterinae. - Rev. zool. et bot. afr., 1966, 73, 3/4, S. 351-384.

Meijere J.C.H. Studien über südostasiatische Dipteren. I. - Tijdsch. v. entomol., 1907, 50, S. 232-239.

Nagatomi A. The Sarginae and Pachygasterinae of Japan (Diptera: Stratiomyidae). - Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1975, 126 (3), p. 305-421.

Ōuchi Y. Diptera Sinica. Stratiomyidae I. On some stratiomyiid flies from Eastern China. - J. Shanghai Sci. Inst. Sect. III, 1938, 4, N 8, p. 37-61.

Ōuchi Y. Diptera Sinica. Stratiomyidae II. An additional note on some stratiomyiid flies from Eastern Asia. - J. Shanghai Sci. Inst. Sect. III, 1940, 4, 28, p. 265-282.

Rozkósný R. The Stratiomyoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna entomol. scand., 1973, 1, p. 140.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЖУКАХ-ДРОВОСЕКАХ (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAЕ) О-ВА КУНАШИР С ОПИСАНИЕМ ОТДЕЛЬНЫХ ЛИЧИНОЧНЫХ ФОРМ

М. Л. Данилевский, А. В. Компанцев

В течение летних сезонов 1976-1977 гг. сотрудниками лаборатории экологии сообществ наземных беспозвоночных была организована экспедиция на о-в Кунашир для изучения фауны и биологии ксилофильных насекомых. Интересный материал был собран по биологии преимагинальных стадий семейства Cerambycidae. Выявлены комплексы жуков-дровосеков, связанные с основными древесными породами. Наши данные о пищевой специализации дровосеков существенно дополняют ранее известные факты, содержащиеся в монографии Г.О.Криволицкой [1973].

Точное определение видовой принадлежности мертвых деревьев и их разлагающихся остатков, заселенных дровосеками, в целом ряде случаев оказалось весьма затруднительным, поэтому мы часто приводим только родовое название кормовой породы. В настоящей статье мы предлагаем морфологические описания личинок 12 видов дровосеков. Часть из них была ранее неизвестна, а остальные были описаны в труднодоступных изданиях на японском языке. Личинки *Pogonocherus dimidiatus* Bless. собраны на материке, но так как имаго этого вида были найдены нами на Кунашире, причем на той же кормовой породе, то мы и приводим здесь описания этих личинок. Для выяснения видовой принадлежности личинки воспитывались до имаго в лаборатории. Описания проводились по материалу, фиксированному в 70°-ном спирте. В видовых описаниях мы, как правило, не повторяем признаки высших таксонов, описанные ранее Б.М. Мамаевым и М.Л. Данилевским [1975].

Пищевая специализация дровосеков рассматривается нами отдельно по каждой древесной породе.

На Кунашире встречаются несколько видов берез, среди них доминируют береза каменная (*Betula ermanii*) и береза Тауши (*B. tauschii*). Основными разрушителями коры берез в условиях острова являются *Eutetrappa chrysochloris* Bat., *Xylotrechus clarinus* Bat., *Distenia gracilis* Bless. Меньшее значение имеют *Plectrura metallica* Bat., *Gaurotes* sp. и *Grammoptera chalybeella* Bat. Личинки этих видов питаются лубом, прокладывая продольные ходы под корой. Окукливание происходит в верхних слоях древесины или же в толще коры. *Gaurotes* sp. был определен нами по личинкам, воспитать которых до имаго не удалось. Очевидно, это *Gaurotes suvorovi* Sem., единственный найденный пока на Кунашире представитель рода *Gaurotes* J. Lec. Личинки этого вида окукливаются, по-видимому, в почве. Довольно частым является заселение березы и дровосеком *Monocha-*

mus urussovi Fisch., связанного обычно с хвойными породами.

На начальных стадиях разрушения коры, когда луб еще довольно свежий, поселяются *Xylotrechus clarinus* Bat. и *Monochamus urussovi* Fisch. Иногда вместе с ними развиваются *Gaurotes* sp. и *Grammoptera chalybeella* Bat. Заселение коры этими видами дровосеков характеризует конец сколитидной стадии разрушения коры [Мамаев, 1974], причем иногда *Monochamus urussovi* Fisch. и *Xylotrechus clarinus* Bat. встречаются еще вместе с *Scolytus dahuricus* Chap. Позднее, когда луб становится довольно рыхлым и приобретает характерный коричневый цвет, происходит заселение дровосеками *Eutetrappa chrysochloris* Bat. и *Distenia gracilis* Bless., которые часто развиваются вместе. Поселение на березе *Plectrura metallica* Bat. отмечено лишь в единичных случаях.

В сухой древесине берез происходит развитие *Paraclytus excultus* Bat. и *Cyrtoclytus caproides* Bat., личинки которых живут как на деревьях, еще имеющих кору, так и в бескорых стволах. В древесине березы каменной найдены личинки *Chlorophorus japonicus* Chev. [Криволицкая, 1973]. *Paraclytus excultus* Bat. чаще заселяет стволы деревьев, а *Cyrtoclytus caproides* Bat., как правило, поселяется в ветвях и тонкомере. В древесине березы развивается и редкий на Кунашире вид *Glenea relicta* Pas.

Влажная гниющая древесина березы заселяется дровосеками из рода *Strangalia* Serv. Это - *Strangalia ochraceofasciata* Motsch., *S. latipennis* Motsch., *S. thoracica* Creutz. Наиболее обычна *S. ochraceofasciata* Motsch. Значительно реже встречаются *S. latipennis* Motsch. и *S. thoracica* Creutz., причем последняя отмечена нами на Кунашире только для березы. Биология этих видов довольно сходна, личинки питаются гниющей древесиной, в толще которой и происходит окукливание.

На Кунашире произрастают три вида ольхи: японская (*Alnus japonica*), пушистая (*A. hirsuta*) и Максимовича (*A. Maximoviczii*). Основными видами дровосеков, развивающимися под корой различных пород ольхи, являются *Plectrura metallica* Bat. и *Eutetrappa chrysochloris* Bat., значительно реже здесь встречаются *Distenia gracilis* Bless. и *Gaurotes* sp. *Plectrura metallica* Bat. и *Gaurotes* sp. первыми поселяются под корой усохших деревьев, ветвей, сухобочин. *Eutetrappa chrysochloris* Bat. и *Distenia gracilis* Bless. заселяют кору на более поздних стадиях, иногда эти виды обитают под одними участками коры. Виды, окукливание которых на березе часто происходит в толще коры (*Distenia gracilis* Bless., *Eutetrappa chrysochloris* Bat.), на ольхе окукливаются в верхних слоях древесины.

В мертвой древесине ольхи развиваются *Paraclytus excultus* Bat., *Cyrtoclytus caproides* Bat. и *Mesosa senilis* Bat. Личинки *Paraclytus excultus* Bat. живут в толще стволов и сухобочинах живых деревьев. *Cyrtoclytus caproides* Bat. гораздо чаще заселяет ветви и тонкомер. Ин-

тересно, что *Cyrtoclytus caproides* Bat. иногда встречается вместе с *Mesosa senilis* Bat. Нами этот комплекс дровосеков был отмечен в сухом тонкомере ольхи Максимовича. Здесь же развивались и личинки рогахвостов из рода *Xiphydria* Latr. Перечисленные виды, развитие которых происходит в древесине, характерны для сухостоя и в старых, лежащих на земле деревьях нами не встречены. Более влажная гнилая древесина ольхи заселяется дровосеками из рода *Strangalia* Serv., *S. ochraceofasciata* Motsch. наиболее обычна для этой породы. *S. latipennis* Matsush. встречается гораздо реже. *Nasanea vicaria* (Bat.) отмечена на ольхе лишь единично, на Кунашире этот вид развивается в древесине хвойных пород. Для ольхи Максимовича также указывается дровосек *Miccolamia verrucosa* Bat. [Криволуцкая, 1973].

Ильм долинный (*Ulmus propinqua*) и ильм лопастной (*U. laciniata*) имеют сходный комплекс дровосеков. Под корой этих пород обитают личинки *Distenia gracilis* Bless. и *Eutetrappa chrysochloris* (Bat.). Здесь же найдены и личинки *Mesosa japonica* Bat. [Криволуцкая, 1973]. В сухостоях деревьев, ветвях и сухобочинах развиваются *Cyrtoclytus caproides* Bat. и *Paraclitus excultus* Bat., причем последний встречается значительно чаще. Усохшие ветви заселяют *Pterolophia jugosa* Bat. и *Exocentrus testudineus* Matsush. В древесине сухих ветвей ильма долинного, кора которых уже отслоилась, нами были одновременно найдены личинки *Pterolophia jugosa* Bat., *Exocentrus testudineus* Matsush. и рогахвоста из рода *Xiphydria* Latr. Гнилая древесина ильмов заселяется дровосеками *Strangalia ochraceofasciata* Motsch., *S. arcuata* Panz. и *S. latipennis* Matsush. *S. ochraceofasciata* Motsch. встречается значительно чаще двух других видов и является среди *Cerambycidae* основным разрушителем гниющих стволов ильма.

Чрезвычайно интересным оказался комплекс дровосеков, развивающихся на калопанаксе (*Kalopanax septemlobum*) и бархате сахалинском (*Phellodendron sachalinensis*). В пробковом слое коры этих пород происходит развитие *Allosterna elegantula* (Kr.). Этот вид заселяет еще вполне жизнеспособные деревья. Личинки питаются в толще пробкового слоя, прокладывая извилистые ходы, здесь же они делают кукольные колыбельки. Зимуют личинки, жуки появляются только в конце июня. *A. elegantula* (Kr.) - основной разрушитель коры калопанакса, реже этот вид встречается на бархате сахалинском.

Специфическими оказались и виды, развивающиеся под корой названных пород. Для бархата - это *Dihammus fraudator* Bat., а для калопанакса *D. luxuriosus* (Bat.). Биология их довольно сходна. *D. fraudator* Bat. и *D. luxuriosus* (Bat.) заселяют недавно усохшие, как правило, стоящие деревья, а также сухобочины живых деревьев. Личинки питаются лубом, прокладывая под корой длинные ходы, иногда они углубляются в древесину и снова выходят под кору. Перед окукливанием личинка делает в древесине длинный вертикальный ход, который затем загибается и под-

ходит близко к поверхности ствола. Здесь выгрызается ку-
лочная камера, в которой и происходит окукливание. Кар-
тина заселения ствола дровосеками рода *Dihammus* J. Thoms.
сходна с таковой рода *Monochamus* Guer. Жуки появляются в
августе и встречаются на кормовых растениях. Зимуют лич-
инки. *D. luxuriosus* (Bat.) отмечен нами и для аралии
высокой (*Aralia elata*). Большое число наших наблюдений
показало, что в условиях Кунашира *D. fraudator* Bat. раз-
вивается только на бархате сахалинском, а *D. luxuriosus*
(Bat.) - на древесных породах из семейства аралиевых. В
Японии *D. luxuriosus* (Bat.), помимо аралиевых, развивает-
ся и на некоторых других породах [Плавильщиков, 1958].
D. fraudator Bat. довольно обычен в южной части острова
и является здесь основным разрушителем коры бархата са-
халинского. *D. luxuriosus* (Bat.) - специфический разру-
шитель коры древесных пород из семейства аралиевых. Этот
вид впервые отмечается нами на Курильских островах. На
Кунашире более редок, чем *D. fraudator* Bat. и несомнен-
но представляет экзотический элемент в энтомофауне острова.

Сухие, потерявшие кору дерева и сухобочины живых де-
ревьев бархата сахалинского часто заселены дровосеком
Paraclytus excultus Bat. В древесине калопанакса личин-
ки этого вида были найдены лишь единично. В гниющей дре-
весине бархата были собраны личинки рода *Strangalia* Serv.,
морфологически близкие к личинкам *Strangalia latipennis*
Matsush.

Основной вид, разрушающий древесину калопанакса в ус-
ловиях Кунашира, - *Eustrangalis distenoides* Bat. Его ли-
чинки развиваются в довольно еще твердой древесине этой
породы. На других древесных породах *E. distenoides* Bat.
отмечен не был, в то же время на калопанаксе он встре-
чался довольно часто. Таким образом, по нашим наблюде-
ниям, *E. distenoides* Bat. на Кунашире является монофа-
гом, что в подсемействе *Lepturinae* встречается очень ред-
ко. На калопанаксе нами был отмечен и *Chlorophorus ja-*
ponicus Chev.

Сравнительно большое число дровосеков отмечено для че-
ремухи Сьори (*Padus ssiori*). Под корой этой породы раз-
виваются *Gaurotes* sp., *Eutetrappa chrysochloris* Bat.,
Distenia gracilis Bless. и *Plectrura metallica* Bat. При
этом раньше других поселяется *Gaurotes* sp. В этот пери-
од кора еще плохо отделяется от древесины, луб сравни-
тельно свежий, влажный. Мы находили личинок этого дро-
восека под корой стоящих свежесохших деревьев. На бо-
лее поздних стадиях поселяются *Plectrura metallica* Bat.,
Eutetrappa chrysochloris Bat., *Distenia gracilis* Bless.
Более обычны на этой породе *Eutetrappa chrysochloris*
Bat. и *Plectrura metallica* Bat. Сухая древесина черемухи
Сьори заселяется дровосеком *Paraclytus excultus* Bat. В
древесине ветвей стоящего ствола черемухи были найдены
личинки *Pterolophia jugosa* Bat., а в гнилом стволе - ли-
чинки, морфологически сходные с *Strangalia latipennis*
Matsush. На иве (*Salix*) зарегистрированы *Distenia graci-*
lis Bless., *Eutetrappa chrysochloris* Bat. и *Strangalia*

ochraceofasciata Motsch. *Distenia gracilis* Bless. и *Eutetrappa chrysochloris* Bat. развиваются под корой, а *Strangalia ochraceofasciata* Motsch. - в гнилой древесине. На клене красивом (*Acer pictum*) отмечены *Distenia gracilis* Bless., *Paraclytus excultus* Bat., *Xylotrechus cuneipennis* Kr., а на рябине (*Sorbus*) - *Strangalia arcuata* Panz. и *Eutetrappa chrysochloris* Bat. Под корой дуба (*Quercus*), который на Кунашире имеет ограниченное распространение, найдены личинки четырех видов дровосеков. Это - *Gaurotes* sp., *Eutetrappa chrysochloris* Bat., *Leiorus stillatus* (Bat.), *Grammoptera chalybeella* Bat. Под корой шелковицы (*Morus*) отмечены личинки *Gaurotes* sp. В древесине лианы (по-видимому, *Hydrangea*) развивается *Allosterna tabacicolor* Deg. Усохшие ветви ясеня заселяются усачами *Rhopaloscelis bifasciatus* Kr. и *Sydonia divaricata* Bat. [Черепанов, 1974].

Ель мелкосемянная (*Picea microsperma*, *P. glehni*) и пихта сахалинская (*Abies sachalinensis*) заселяются довольно сходным комплексом дровосеков. Под корой этих пород развиваются личинки *Rhagium japonicum* Bat., *Acanthocinus griseus* Fabr., *Monochamus urussovi* Fisch. Кроме того, на Кунашире зарегистрирован *Monochamus nitens* Bat. [Криволицкая, 1973], который известен как обитатель ели и пихты. На ели нередки *Tetropium gracilicorne* Reitt. и *Molorchus minor* L., а для пихты приводится *Monochamus grandis* Waterh. [Криволицкая, 1973]. Окукливание этих видов происходит под корой, в толще коры или в древесине. *Rhagium japonicum* Bat. поселяется позже других видов, когда кора уже отслаивается от древесины. Под корой ели и пихты нами были собраны личинки *Plectrura metallica* Bat. Таким образом, на Кунашире этот вид является широким полифагом, развивающимся как на лиственных, так и на хвойных породах. По данным А.И. Черепанова [1976а, 1977], под корой ели происходит развитие *Leontium viride* Thoms. и *Molorchus kobotokensis* Ohb. Древесина ели и пихты разрушается личинками *Megasemum quadriconstulatum* Kr., численность которого на Кунашире очень высока. Заселяются как усохшие на корню, так и лежащие на земле деревья. Меньшее значение как разрушитель древесины хвойных пород имеет *Asemum punctulatum* Bless. Гниющая древесина ели и пихты заселяется дровосеками из рода *Leptura* L., а также *Nacanea vicaria* (Bat.). *Nacanea vicaria* (Bat.) - обычный на Кунашире вид, живущий на хвойных породах. Из древесины пихты, кроме того, были собраны личинки *Leptura scotodes* Bat., *L. succedanea* Lew. и *L. sequensi* Reitt. Комплекс дровосеков, связанных с кедровым стланником (*Pinus pumila*), гораздо беднее. Нами на этой породе отмечены лишь три вида из семейства *Cerambycidae*: *Rhagium japonicum* Bat. и *Plectrura metallica* Bat. под корой и *Leptura succedanea* Lew. в древесине. В усохших ветвях тиса остроконечного (*Taxus cuspidata*) были найдены личинки *Cerambycidae*, вывести имаго из которых не удалось. На основании личиночных признаков они могут быть отнесены к трибе *Saperdini*.

Т а б л и ц а 1

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ДРОВСОСЕКОВ О-ВА КУНАШИР

| Вид дрово- сека | Береза | Ольха | Ильм | Ива | Клен | Дуб | Бархат | Рябина | Черемуха | Калопанакс | Аралия | Ель | Пихта | Кедровый стланник |
|---|--------|-------|------|-----|------|-----|--------|--------|----------|------------|--------|-----|-------|----------------------|
| <i>Rhagium japo- nicum</i> Bat. | | | | | | | | | | | | + | + | + |
| <i>Gaurotes</i> sp. | + | + | | | | + | | | + | | | | | |
| <i>Grammoptera chalybeella</i> Bat. | + | | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Allosterna elegantula</i> (Kr.) | | | | | | | + | | | + | | | | |
| <i>Leptura sco- todes</i> Bat. | | | | | | | | | | | | | + | |
| <i>L. succeda- nea</i> Lew. | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>L. sequensi</i> Reitt. | | | | | | | | | | | | | + | |
| <i>Strangalia thoracica</i> Creutz. | + | | | | | | | | | | | | | |
| <i>S. arcuata</i> Panz. | | | | + | | | | + | | | | | | |
| <i>S. latipen- nis</i> Matsush. | + | + | + | | | | +? | | +? | | | | | |
| <i>S. ochraceo- fasciata</i> Motsch. | + | + | + | + | | | | | | | | | | |
| <i>Nacanea vi- caria</i> (Bat.) | | + | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Eustrangalis distenoides</i> Bat. | | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>Distenia gracilis</i> Bless. | + | + | + | + | + | | | | + | | | | | |
| <i>Megasemum quadricostu- latum</i> Kr. | | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Asemum pun- ctulatum</i> Bless. | | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Tetropium gracilicorne</i> Reitt. | | | | | | | | | | | | + | | |
| <i>Xylotrechus clarinus</i> Bat. | + | | | | | | | | | | | | | |

Т а б л и ц а 1 (окончание).

| Вид дрово- сека | Береза | Ольха | Ильм | Ива | Клен | Дуб | Бархат | Рябина | Черемуха | Калопанакс | Аралия | Ель | Пихта | Кедровый стланник |
|--|--------|-------|------|-----|------|-----|--------|--------|----------|------------|--------|-----|-------|----------------------|
| <i>X. cuneipennis</i> Kr. | | | | | + | | | | | | | | | |
| <i>Chlorophorus japonicus</i> Chev. | | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>Paraclytus excultus</i> Bat. | + | + | + | | + | | + | | + | + | | | | |
| <i>Cyrtoclytus caproides</i> Bat. | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| <i>Plectrura metallica</i> Bat. | + | + | | | | | | | + | | | + | + | + |
| <i>Monochamus urussovi</i> Fisch. | + | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Dihammus fraudator</i> Bat. | | | | | | | + | | | | | | | |
| <i>D. luxuriosus</i> (Bat.) | | | | | | | | | | + | + | | | |
| <i>Mesosa senilis</i> Bat. | | + | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pterolophia jugosa</i> Bat. | | | + | | | | | | + | | | | | |
| <i>Acanthocinus griseus</i> Fabr. | | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Leiopus stollatus</i> (Bat.) | | | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Exocentrus testudineus</i> Matsush. | | | + | | | | | | | | | | | |
| <i>Eutetrappa chrysochloris</i> Bat. | + | + | + | + | | + | | + | + | | | | | |
| <i>Glenea relictata</i> Pas. | + | | | | | | | | | | | | | |

* * *

В результате проведенных исследований основных древесных пород о-ва Кунашир выявлена и уточнена пищевая специализация для 34 видов дровосеков. Приведенные данные позволяют установить главных разрушителей древесины из семейства Cerambycidae. Подкорный комплекс дровосеков, развивающихся на лиственных породах, включает *Eutetrappa*

chrysochloris Bat., *Distenia gracilis* Bless., *Plectrura metallica* Bat. На бархате и калопанаксе их замещают соответственно *Dihammus fraudator* Bat. и *D. luxuriosus* (Bat.). Сухая древесина почти всех лиственных пород разрушается дровосеком *Paraclytus excultus* Bat., а гниющая — дровосеками из рода *Strangalia* Serv., причем наиболее массовым видом является *S. ochraceofasciata* Motsch. Древесина калопанакса разрушается специфическим видом *Eustrangalis distenoides* Bat. Из подкорных дровосеков, развивающихся на хвойных породах, наиболее характерны *Rhagium japonicum* Bat., *Acanthocinus griseus* Fabr. и *Monochamus urussovi* Fisch. На ели к ним добавляется *Tetropium gracilicorne*. Древесина этих пород заселяется *Megasemum quadricostulatum* Kr., численность которого на Кунашире чрезвычайно высока. Меньшее значение имеет *Aseium punctulatum* Bless. В разложении древесины хвойных пород заметную роль играют *Nasanea vicaria* (Bat.) и дровосеки из рода *Leptura* L. Кормовые пороги отмеченных нами жуков-дровосеков приведены в таблице 1. Из хищников-дровосеков указываются личинки *Laphria* Meig. и *Choerades* Walk. (Diptera, Asilidae). Особенно часто они нападают на личинок-дровосеков из родов *Strangalia* Serv. и *Leptura* L., а также на *Megasemum quadricostulatum* Kr. На *Eutetrappa chrysochloris* Bat. и *Dihammus fraudator* Bat. зарегистрированы паразитические мухи из семейства Tachinidae.

Нами были найдены виды дровосеков, не отмеченные для о-ва Кунашир в отечественной литературе. Это — *Pseudopidonia amentata* (Bat.), *Allosterna elegantula* Kr., *Strangalia regalis* (Bat.), *Leptura sequensi* Reitt., *Callidium violaceum* (L.), *Dihammus luxuriosus* (Bat.), *Pogonocherus dimidiatus* Bless., *Nupsercha marginella* (Bat.), *Xylotrechus cuneipennis* Kr. Из них *S. regalis* (Bat.) и *D. luxuriosus* (Bat.) впервые приводятся для фауны СССР.

Ниже мы даем описания личинок 12 видов жуков-дровосеков фауны о-ва Кунашир. В каждом описании, кроме морфологической характеристики, приводятся данные о месте и дате сбора, кормовой породе и локализации в ней личинок, а также отличия от личинок близких видов.

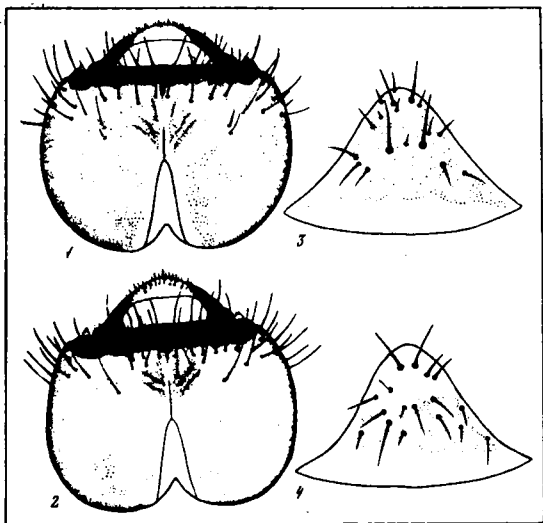
Как указывалось выше, для точной видовой диагностики часть личинок каждой серии воспитывалась в лаборатории до имаго. Экзувии окуклившихся личинок сохранялись для сравнения с фиксированным материалом.

Личинки многих жуков-дровосеков, упомянутых в этой работе, были описаны нами ранее [Мамаев, Данилевский, 1975].

ALLOSTERNA ELEGANTULA (KR.)

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто густыми, тонкими щетинками.

Голова (рис. 1) желтая, лоб и прилегающие к нему части височно-теменных долей очень светлые, лишь с отдельными желтыми пятнами. Передний край головы темно-коричневый, лишь в гуларной области пигментация широко прерва-



Детали строения личинок дровосеков

1 - голова личинки *Allosterna elegantula* Kr. с дорсальной стороны; 2 - голова личинки *Al. tabacicolor* Deg.; 3 - зюстернум переднегруди личинки *Strangalia latipennis* Mats.; 4 - то же, личинки *St. ochraceofasciata* Motsch.

на. Височно-теменные доли соединены сзади лба на большом протяжении. Лобные швы широкие, отчетливые, вливаются в сочленовное отверстие антенн. Срединный лобный шов (эндокарина) отчетливый. Лоб покрыт сходящимися назад бороздками и негустыми щетинками. Имеется 6 эпистомальных щетинок. Передний ряд лобных щетинок проходит по задней границе темной пигментации переднего края лба. Поперечная лобная линия не выражена. Щеки темно-коричневые, виски сразу за ними сильно осветлены, почти белые, затем темнее, желтые. Гипостом очень короткий и широкий. В ширину он примерно в 6 раз больше, чем в длину у гуларной линии. Светлая гуларная линия очень широкая, размытая, доходит до переднего края головы. Имеется по одному крупному глазку с каждой стороны, их пигментные пятна очень яркие, черные.

Антенны короткие, 2-члениковые. Верхняя губа широко поперечная, слабо склеротизованная, с густыми короткими щетинками. Мандибулы короткие, с плавным вырезанным режущим краем, изнутри с косой бороздой. У дорсального зубца мандибулы имеют маленький дополнительный зубчик.

Переднеспинка с желтой перевязью, прерванной посредине. Пронотум без латеральных борозд, слабо морщинистый. Зюстернум без микроскопических шипиков, с четырьмя щетинками. Тергиты средне- и заднегруди с микроскопическими шипиками, стерниты гранулированы. Ноги длинные.

Брюшко имеет дорсальные двигательные мозоли на 1-6-м сегментах, а вентральные - на 1-7-м, причем седьмая мозоль сильно редуцирована. 9-й сегмент брюшка не вооружен.

Плевральные бугорки имеют 3-4 щетинки. Узкие, овальные дыхальца с четырьмя-пятью краевыми камерами.

Длина 10 мм, ширина 2 мм.

Сравнительные замечания: от очень похожих личинок *A. tabacicolor* Deg. отличается меньшей густотой опушения, что особенно заметно в передней части лба (рис. 1,1,2). К тому же у *A. tabacicolor* Deg. более широкая полоса пигментации на лбу, ее задняя граница значительно заходит за первый ряд лобных щетинок. Кроме того, личинки *A. elegantula* (Kr.) отличаются характерными чертами биологии - они развиваются в толще коры, а личинки *A. tabacicolor* Deg. - в гниющей древесине.

От похожих личинок *Gramoptera chalybeella* Vat. личинки рода *Allosterna* Muls. отличаются менее густым опушением тела и круглой формой глазка с ярким пигментным пятном. У *G. chalybeella* Vat. глазок продолговатый, часто распадающийся на два, а пигментное пятно едва заметно.

Материал. *A. elegantula* (Kr.) - большая серия личинок из толщи коры живого ствола калопанакса. О-в Кунашир, 9.VI. 1977 (А.В. Компанцев). *A. tabacicolor* Deg. - 3 личинки из древесины маакии, Хабаровский край, Комсомольский заповедник. 2.IX. 1975 (М.Л. Данилевский).

Примечание: в описании Даффи [Duffy, 1953] ошибочно утверждается, что личинки *A. tabacicolor* Deg. имеют мозоли только на 1-6-м сегментах брюшка.

LEPTURA SUCCEDANEA LEW.

Тело значительно сплюснуто дорсовентрально, покрыто негустыми короткими щетинками.

Голова желтая, гипостом несколько темнее. Передний край головы черный. Лобные швы отчетливые, вливаются в сочленовное отверстие антенн. Эндокарина отчетливая. Поперечная лобная линия не выражена. Имеются 6 эпистомальных щетинок. Лоб покрыт редкими щетинками. Височно-теменные доли головы соприкасаются сзади лба на небольшом протяжении. Узкая светлая гуларная линия доходит до переднего края головы, ее боковые границы слегка приподняты и затемнены. На гипостоме разбросано от 8 до 16 щетинок. Имеется по 1 крупному глазку с каждой стороны головы, их пигментные пятна заметны очень слабо. Граница пигментации щек проходит сзади глазков. Кроме них, имеется по 2 дополнительных глазка, лишенных пигментных пятен. Дорсальный дополнительный глазок едва заметен, так как имеет плоскую корnea и расположен на непигментированной поверхности. Вентральный глазок имеет отчетливую, выпуклую корnea и расположен на темном фоне.

Антенны средней величины, 3-члениковые. Верхняя губа сильно склеротизована в основной половине, широко поперечная, покрыта по краю короткими щетинками. Мандибулы имеют характерную исчерченную площадку у дорсального зубца, она выдается в виде зубчика между дорсальным и вентральным зубцами. Изнутри мандибулы с тремя резкими бороздками.

Переднеспинка с желтой перевязью по переднему краю, - имеющей 3 широких выступа. Пронотум морщинистый, без латеральных борозд. Эустернум с двумя пятнами микроскопических шипиков у задних углов, несет несколько щетинок. Тергиты средне- и заднегруди покрыты микроскопическими шипиками, стерниты гранулированы. Ноги длинные.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Мозоли 7-го сегмента значительно редуцированы. Плевральные бугорки с двумя-тремя щетинками. Овальные дыхальца имеют множество (до 20) краевых камер. 9-й сегмент брюшка не вооружен.

Длина 26 мм, ширина 5 мм.

Сравнительные замечания: *L. rubra* L., имеющая очень похожих личинок и те же особенности биологии, изолирована от *L. succedanea* Lew. географически. В качестве слабого отличия между личинками этих двух видов может служить то, что у *L. rubra* L. очень слабо развиты дополнительные глазки и часто совсем незаметны. От других близких видов хорошо отличается сочетанием таких двух признаков, как наличие исчерченной площадки на мандибулах и двух пятен микроскопических шипиков на эустернуме.

Материал. 6 личинок из гнилой древесины пихты. О-в Кунашир, 9.IV.1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении личинок опубликованы Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

NACANEA VICARIA (BAT.)

Тело сплюснуто дорсовентрально, покрыто густыми тонкими щетинками.

Голова ярко-желтая, с темно-коричневым передним краем. Височно-теменные доли соединены сзади лба в одной точке. Лобные швы, поперечная лобная линия и эндокарина отчетливые. Передний край лба гладкий, несет 6 эпистомальных щетинок. Лоб покрыт негустыми щетинками. Гипостом с многочисленными щетинками. Светлая гуларная линия доходит до переднего края головы, ее края лишь слегка приподняты и затемнены. Имеется по 3 глазка с каждой стороны головы и по 1 дополнительному глазку дорсальнее их.

Антенны маленькие, 3-члениковые. Верхняя губа продолговатая, целиком сильно склеротизованная, с мелкими щетинками по бокам и двумя крупными в середине. Мандибулы с длинным вентральным зубцом и маленьким зубчиком посредине режущего края. Снаружи у режущего края имеется большая исчерченная площадка, а за ней несколько продольных бороздок. Изнутри мандибулы с несколькими косыми киями.

Переднеспинка с яркой желтой перевязью, имеющей ровный передний край. Пронотум морщинистый, без латеральных борозд. Эустернум без микроскопических шипиков, с густыми короткими щетинками. Тергиты и стерниты средне- и заднегруди гранулированы. Ноги хорошо развиты.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Мозоли 7-го сегмента лишь немного мень-

ше мозолей 6-го. Плевральные бугорки несут 5-6 длинных щетинок и несколько коротких. Овальные дыхальца с большим количеством (около 20) краевых камер. 9-й сегмент брюшка не вооружен.

Длина 26 мм, ширина 5,5 мм.

Сравнительные замечания: как видно из описания, строение личинок сильно уклоняется от строения личинок рода *Strangalia* Serv., в котором этот вид рассматривается Н.Н. Плавильщиковым [1936]. Представляется вполне оправданным помещать его в другой род, как это делают Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969]. Интересно, что личинки *Nacanea vicaria* (Bat.) чрезвычайно близки к личинкам среднеазиатской *Strangalia imperbis* Mén., от которой они отличаются только наличием дополнительных глазков, поперечной лобной линии и крупных мозолей на 7-м сегменте брюшка (особенно дорсальных). Близкие личинки *Eustrangalis distenoides* Bat. хорошо отличаются отсутствием исчерченной площадки на мандибулах, наличием вырезки на переднем крае лба и другими признаками. Кроме того, у этих двух видов разные кормовые породы. *E. distenoides* Bat., по нашим данным, развивается в древесине калопанакса, а *N. vicaria* (Bat.), как правило, в гниющей древесине хвойных.

Материал. Большие серии личинок из гнилой древесины пихты и ели, 3 личинки из гнилой древесины ольхи. О-в Кунашир, 6.VII.1977 (А.В. Компанцев).

STRANGALIA LATIPENNIS MATSUCHI.

Тело значительно сплюснуто дорсовентрально, покрыто густыми короткими щетинками.

Голова желтая, снизу темнее, ее передний край черный. Височно-теменные доли головы соединены сзади лба на небольшом протяжении. Лобные швы и эндокарина отчетливые. Поперечная лобная линия не выражена. Лобные швы вливаются в сочленовное отверстие антенн. Гипостом с многочисленными щетинками. Светлая гуларная линия очень узкая, выражена слабо, доходит до переднего края головы. Имеется по 1 глазку с каждой стороны головы, их пигментные пятна не заметны, и по 1 дополнительному, расположенному вентральнее основных.

Антенны средних размеров, 3-члениковые. Верхняя губа широко поперечная, склеротизованная в основной половине, с густыми короткими щетинками. Мандибулы с несколько угловато вырезанным режущим краем, без исчерченной площадки, изнутри с двумя косыми киями.

Переднеспинка с яркой желтой перевязью, имеющей по 3 выступа с каждой стороны. Пронотум морщинистый, без латеральных борозд. Эустерnum покрыт микроскопическими шипиками, но его передний конец голый (рис. 1,3), несет многочисленные щетинки. Тергиты средне- и заднегруди с микроскопическими шипиками, стерниты гранулированы. Ноги хорошо развиты.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Мозоли 7-го сегмента сильно редуцированы. Превральные бугорки с тремя длинными щетинками. Овальные дыхальца с многочисленными (от 14 до 20) краевыми камерами. 9-й сегмент брюшка не вооружен.

Длина 34 мм, ширина 6 мм.

Сравнительные замечания: очень близкая *S. arcuata* Panz. отличается меньшим числом краевых камер дыхалец (около 10), меньшим числом щетинок на гипостоме, расположенных вдоль переднего края, а не по всей его поверхности, как у *S. latipennis* Mats.

Материал. Большие серии личинок из гниющей древесины березы, ольхи, ильма. О-в Кунашир, 4.VI.1977 (А.В. Компанцев).

STRANGALIA OCHRACEOFASCIATA MOTSCH.

Личинки очень похожи на личинок предыдущего вида. Нам не удалось обнаружить между ними четких отличий. Однако можно заметить, что в абсолютном большинстве случаев шипиковое поле на эустернуме *S. ochraceophasciata* Motsch. развито слабее, превращаясь в широкую поперечную полоску (рис. 1,4), но у некоторых экземпляров степень его развития приближается к таковой у *S. latipennis* Mats.

Длина 30 мм, ширина 6 мм.

Материал. Большие серии личинок из гниющей древесины березы, ольхи, ивы, ильма. О-в Кунашир, 4.VI.1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении личинок имеются в работе Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

ASEMUM PUNCTULATUM BLESS.

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто густыми короткими щетинками.

Голова светло-коричневая, лоб и вентральная поверхность головной капсулы значительно темнее, ее передний край черный. Лобные швы и эндокарина отчетливы. Лобные швы вливаются в сочленовное отверстие антенн. Передний край лба гладкий, с большим количеством (около 20) эпистомальных щетинок. Поверхность лба с редкими щетинками. Виски опушены очень густо. Гипостомальные швы доходят до постмаксиллярных швов. Светлая гуларная линия доходит до переднего края головы. Ее границы слегка приподняты и затемнены. Гипостом с многочисленными щетинками. Глазки отсутствуют.

Антенны средней величины, 3-члениковые. Верхняя губа продолговатая, сильно склеротизованная, с многочисленными короткими щетинками. Мандибулы с длинным и острым вентральным зубцом и сглаженным дорсальным. Снаружи и изнутри у режущего края мандибул имеются исчерченные площадки. Изнутри мандибулы с двумя косыми киями.

Переднеспинка спереди с желтой перевязью. Пронотум в задней половине с характерным полем микроскопических шипиков. Эустернум переднегруди с прилегающими к нему участками, а также тергиты и стерниты средне- и заднегруди покрыты микроскопическими шипиками. Ноги хорошо развиты.

Брюшко имеет двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Они покрыты микроскопическими шипиками. На дорсальных мозолях имеются по 4 продольные борозды, а на вентральных - по 2. Плевральные бугорки несут 4-5 крупных щетинок и большое количество мелких (около 40). Овальные дыхальца имеют 4-6 краевых камер. Тергит 9-го сегмента брюшка несет близко расположенные урогомфы. Мясистые основания урогомф почти соприкасаются, а вершины склеротизованы.

Длина 27 мм, ширина 5 мм.

Сравнительные замечания: строение личинок *A. punctulatum* Bless. типично для рода *Asemum* Eschz. Они отличаются от *A. striatum* L. лишь немногими мелкими признаками. Личинки *A. punctulatum* Bless. сильнее опушены. У *A. striatum* L. на плевральных бугорках, кроме нескольких крупных щетинок, имеются около 20 мелких, а у *A. punctulatum* Bless. - около 40. У *A. striatum* L. очень мелкие краевые камеры дыхалец, занимающие только около половины поперечника склеротизованного кольца перитремы, у *A. punctulatum* Bless. они занимают весь поперечник. Урогомфы *A. striatum* L., как правило, несут каждая по 1 длинной щетинке, превышающей длину урогомфы, у *A. punctulatum* Bless. на каждой урогомфе имеется несколько (2-3) очень коротких щетинок, которые значительно короче урогомфы.

Материал. Большая серия личинок из древесины ели и пихты. О-в Кунашир, 4.VI.1977 (А.В. Компанцев).

DIHAMMUS LUXURIOSUS (BAT.)

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто негустыми короткими щетинками.

Голова темно-коричневая, задняя часть лба светлее. Передний край головы черный. Лобные швы выражены только в задней половине. Эндокарина отчетливая. Передний край лба ровный, несет 6 эпистомальных щетинок. Лоб покрыт редкими щетинками. Щеки морщинистые, с тупыми бугорками. Гипостом с рядом коротких щетинок у переднего края, покрыт редкими поперечными бороздами. Светлая гуларная линия отсутствует, на ее месте имеется короткая плоская бороздка. По 1 отчетливому глазку с каждой стороны головы.

Антенны средней величины, 2-члениковые. Верхняя губа поперечная, склеротизованная в основной половине, с густыми короткими щетинками по краю. Мандибулы с плавно вырезанным режущим краем, изнутри с острым косым килем. Субментум отделен от ментума, несущего 6-7 пар щетинок.

Переднегрудь спереди с желтой перевязью. Пронотум с характерным полем микроскопических шипиков. Тергит среднегруди гладкий, тергит заднегруди и стерниты средне- и

заднегруди гранулированы. Задняя часть эустернума переднегруди с полоской микроскопических шипиков. Ноги отсутствуют, на их месте — характерные венчики коротких крепких щетинок.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Каждая гранула мозолей брюшка и грудных сегментов покрыта микроскопическими шипиками. Дорсальные мозоли брюшка несут 4 ряда гранул, вентральные — 2. Плевральные бугорки с двумя длинными щетинками и двумя склеротизованными точками. Овальные дыхальца с двумя краевыми камерами. 9-й сегмент брюшка не вооружен. Анальное отверстие 3-лучевое, его нижний луч не укорочен.

Длина 60 мм, ширина 8 мм.

Сравнительные замечания: от похожих личинок рода *Mopochamus* Guér. хорошо отличается не укороченным нижним лучом анального отверстия и 2-члениковыми антеннами. От личинок четырех видов рода *Dihammus* Thoms. (*D. defector* Pasc., *D. cervinus* Hope., *D. australis* Bois., *D. mixtus* Hope), описанных Даффи [Duffy, 1968], хорошо отличается сочетанием таких признаков, как наличие двух краевых камер дыхалец, двух крупных щетинок на плевральных бугорках (мелкие отсутствуют), групп микроскопических шипиков снаружи от латеральных борозд пронотума, у его задних углов.

Материал. Большая серия личинок из древесины калопанакса. О-в Кунашир, 4.VI.1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении личинок имеются в работе Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

DIHAMMUS FRAUDATOR BAT.

Личинки похожи на личинок вышеописанного вида, но отличаются от них следующими признаками.

Гипостом лишь со слабыми неправильными поперечными бороздками. Ментум несет только 2 пары щетинок. Пронотум покрыт не микроскопическими шипиками, а мельчайшими зернышками, как у таких представителей рода *Saperda* F., как *S. scalaris* L. или *S. perforata* Pall.

Личинки значительно меньше, длина 35 мм, ширина 4,5 мм.

Материал. Большие серии личинок из древесины бархата. О-в Кунашир, 4.VI.1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении личинок также имеются в работе Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

MESOSA SENILIS BAT.

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто редкими щетинками.

Голова с дорсальной стороны светло-желтая, задняя половина лба коричневая, передняя половина темно-коричневая. С вентральной стороны голова темно-коричневая, ее передний край черный. Лобные швы отчетливые, вливаются

в сочленовное отверстие антенн. Эндокарина отчетливая. Передний край лба ровный, несет 6 эпистомальных щетинок. Передняя половина лба покрыта правильными, резкими продольными бороздками. Гипостом резко, крышеобразно приподнят, без зубцов. Узкая светлая гуларная линия доходит до переднего края головы. По бокам от нее расположены 2 щетинки. Имеется по 1 крупному глазку с каждой стороны головы.

Антенны очень короткие, 3-члениковые. Верхняя губа поперечная, склеротизована в задней половине, спереди с густыми короткими щетинками. Мандибулы с плавно вырезанным режущим краем и косым килем изнутри. Ментум слит с субментумом.

Переднегрудь спереди с желтой перевязью. Пронотум в задней половине голый, блестящий, со слабыми неправильными бороздками. Тергит заднегрудки, стерниты средне- и заднегрудки гранулированы. Ноги отсутствуют, на их месте имеются характерные венчики коротких щетинок.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Плевральные бугорки с 1 длинной и 1-2 короткими щетинками. Они имеют по 1 (нижней) склеротизованной точке. Дыхальца имеют множество краевых камер (около 15). 9-й тергит брюшка несет очень маленький торчащий шипик.

Длина 17 мм, ширина 3,5 мм.

Сравнительные замечания: от личинок *M. tyops* Dalm. и *M. curculionoides* L. отличается отсутствием зубцов на гипостоме. От личинок *M. hirsuta* But., судя по описанию личинок этого вида А.И. Черепановым и Н.Е. Черепановой [1973], отличается наличием шипика на 9-м сегменте брюшка. От очень близких личинок *M. nebulosa* F. и *M. obscuricornis* Plav. изолирован географически и отличается от них сильнее развитым возвышением гипостома, которое как бы даже нависает вперед в латеральных углах. От личинок *Rhopaloscelis unifasciatus* Bless., также обладающих выпуклым гипостомом и шипиком на 9-м сегменте брюшка, хорошо отличается бороздчатой поверхностью лба.

Материал. 3 личинки из древесины ольхи. О-в Кунашир, 1.VI.1977 (А.В. Компанцев).

POGONOCHERUS DIMIDIATUS BLESS.

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто редкими щетинками средней величины.

Голова светлая, желтовато-белая, только передняя треть лба, щеки, виски и гипостом темно-коричневые. Лобные швы незаметны, эндокарина едва заметна. Лоб гладкий, его передний край ровный, несет 6 эпистомальных щетинок. Гипостом в центре со слабыми поперечными морщинками. Гуларная линия отсутствует. Щетинок на гипостоме нет. Имеется по 1 крупному глазку с каждой стороны головы, их пигментные пятна отчетливые.

Антенны очень маленькие, 2-члениковые, их сочленовные отверстия закрытые. Верхняя губа широко-поперечная, очень

слабо склеротизована, с редкими щетинками. Мандибулы гладкие, на вершине плавно вырезаны. Щупик максилл 3-члениковый. Ментум отделен от субментума.

Переднеспинка спереди с широкой очень светлой, едва желтоватой перевязью. Основная половина пронотума в неправильных продольных морщинках. Треугольный эустернум выражен слабо. Тергит заднегруди и стерниты средне- и заднегруди гранулированы. Ног нет. Пучки щетинок на их месте отсутствуют.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. На каждой мозоли имеется по 2 неясных ряда гранул, особенно слабо гранулы выражены с дорсальной стороны. Плевральные бугорки очень четкие, слегка пигментированные (желтоватые), несут 1 длинную и 1 короткую щетинки. Склеротизованные точки на плевральных бугорках незаметны. Маленькие круглые дыхальца имеют 5-6 краевых камер. Тергит 9-го сегмента брюшка несет поперечную овальную склеротизованную площадку с 15 продольными ребрышками. В середине площадки торчит маленький шпик.

Длина 10 мм, ширина 2,2 мм.

Сравнительные замечания: от известных видов рода *Rogonocherus* Zett. отличается вооружением 9-го сегмента брюшка, а от *R. hispidus* L., имеющего аналогичное вооружение, - 3-члениковыми щупиками максилл, тогда как у *R. hispidus* L. они 2-члениковые.

Материал. Большие серии личинок из-под коры и из древесины стеблей аралии. Пос. Бычиха, Хабаровский край, 9.VII.1975 (М.Л. Данилевский).

PTEROLOPHIA JUGOSA BAT.

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто редкими длинными щетинками.

Голова с дорсальной стороны очень светлая, почти белая, только передняя половина лба коричневая. Виски и вентральная поверхность головы коричневые. Лобные швы отчетливы только на пигментированной части головы, вливаются в сочленовное отверстие антенн. Эндокарина отчетливая. Передний край лба гладкий, несет 6 эпистомальных щетинок. Лоб покрыт редкими щетинками. Гипостом ровный, лишь незначительно приподнят в середине заднего края. Светлая гуларная линия доходит до переднего края головы. По бокам от нее имеются 2 щетинки. Имеется по 1 отчетливому глазку с каждой стороны головы, их пигментные пятна не явственны.

Антенны очень короткие, 3-члениковые. Верхняя губа поперечная, слабо склеротизованная в основной половине, спереди с густыми, короткими щетинками. Мандибула с плавно вырезанным режущим краем, изнутри с тупым ребрышком. Ментум слит с прементумом.

Переднегрудь с очень бледной желтой перевязью спереди. В задней половине пронотум голый, блестящий, со слабыми

неправильными бороздками. Грудь без микроскопических шипиков. Тергит заднегруди, стерниты средне- и заднегруди гранулированы. Ног нет, на их месте имеются едва заметные пучки щетинок.

Брюшко имеет гранулированные двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Дорсальные мозоли имеют 3 нечетких ряда гранул, вентральные - 2. Плевральные бугорки с одной длинной и одной короткой щетинками. Они несут снизу по одной склеротизованной точке. Округлые дыхальца имеют множество (около 15) краевых камер. 9-й сегмент брюшка с вентральной стороны несет характерный ряд длинных и толстых щетинок, а с дорсальной стороны - маленький шипик. Длина 14 мм, ширина 2,5 мм.

Сравнительные замечания: Даффи описал личинок четырех видов этого рода [Duffy, 1968]. Из них личинки трех видов (*P. samura* New., *P. arrowiana* Breun. и *P. albivenosa* Pasc.), по его мнению, неотличимы друг от друга, хотя в определительной таблице он указывает, что *P. albivenosa* Pasc. имеет значительно более густые щетинки на пронотуме, чем *P. samura* New. Четвертый вид *P. melanura* Pasc. резко отличается от всех крупным каудально направленным шипом на 9-м тергите брюшка. В описании Даффи не содержится признаков, отличающих *P. samura* New. от изученной нами *P. jugosa* Vat. А.И. Черепановым и Н.Е. Черепановой [1974] были описаны личинки *P. maaki* Bless. и *P. ussuriensis* Plav., которые резко отличаются от всех вышеназванных видов отсутствием шипика на 9-м тергите брюшка и наличием продольной исчерченности в передних углах лба.

Материал. 2 личинки из древесины ильма. О-в Кунашир, 20.IV.1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении *P. jugosa* Vat. и еще четырех видов этого рода (*P. caudata* Vat., *P. leiopodina* Vat., *P. zonata* Vat., *P. rigida* Vat.) содержатся в работе Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

EUTETRAPHA CHRYSOCHLORIS VAT.

Тело слабо сплюснуто дорсовентрально, покрыто густыми короткими щетинками.

Голова с дорсальной стороны желтая, в передней половине и с вентральной стороны коричневая. Передний край головы черный. Лобные швы заметны только в задней части. Сочленовное отверстие антенн закрытое. Передний край лба гладкий, несет 6 эпистомальных щетинок. Лоб с редкими щетинками. Гипостом гладкий, без всяких следов гуларной линии, несет 4 щетинки. Имеется по 1 глазку с каждой стороны головы, их пигментные пятна отчетливые.

Антенны маленькие, 2-члениковые. Верхняя губа поперечная, склеротизованная в основной половине, с густыми короткими щетинками в апикальной половине. Мандибула с плавно вырезанным режущим краем, с косым ребрышком изнутри. Ментум слит с субментумом.

Переднегрудь спереди с желтой перевязью. Пронотум в основной половине с характерным полем крупных склеротизованных зерен. Большие сублатеральные выемки глубоко вдаются внутрь этого поля. Зерна пронотума слегка поперечные. Полоски таких же зерен имеются на зустернуме и стернеллуме переднегрудки, а также на тергите среднегрудки. Тергит заднегрудки и стерниты средне- и заднегрудки покрыты шипиками. Ног нет, на их месте имеются характерные пучки щетинок.

Брюшко имеет двигательные мозоли на 1-7-м сегментах. Вентральные мозоли брюшка имеют по 1 поперечной борозде и по 2 продольных с каждой стороны, на дорсальных мозолях имеются по 2 поперечные борозды, сходящиеся по бокам, и по 1 продольной с каждой стороны, снаружи от них. Имеется также по 1 продольной центральной борозде на каждой мозоли. Поверхность мозолей покрыта шипиками. Шипики, прилегающие к бороздкам, крупнее остальных. Между поперечными бороздами дорсальных мозолей вдоль срединной бороздки помещаются 4-5 шипиков. Плевральные бугорки имеют по 2 длинные щетинки и несколько коротких. Узкие овальные дыхальца лишены краевых камер. 9-й сегмент брюшка не вооружен.

Длина 33 мм, ширина 5 мм.

Сравнительные замечания: нам не удалось найти признаков, отличающих личинку этого вида от личинок *E. metallescens* Motsch. Однако эти личинки хорошо отличаются от личинок *E. sedecimpunctata* Motsch. целым рядом признаков, и в первую очередь наличием склеротизованных зерен на зустернуме переднегрудки и тергите среднегрудки. У *S. sedecimpunctata* Motsch. на тергите среднегрудки имеются только шипики, а на стерните переднегрудки зерна есть только на стернеллуме. Утверждение о сходстве этих личинок [Мамаев, Данилевский, 1975] было основано на ошибочной идентификации материала. От личинок *S. alberti* Flav., как и от многих других личинок этого рода, вышеперечисленные виды хорошо отличимы различием в размерах шипиков на мозолях брюшка.

Материал. Большие серии личинок из-под коры березы, ольхи, ивы, ильма, рябины, черемухи. О-в Кунашир, 4.VI. 1977 (А.В. Компанцев).

Примечание: данные о строении личинок имеются в работе Коима и Хаяси [Kojima, Hayashi, 1969].

Литература

Криволицкая Г.О. Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука, 1973.

Мамаев Б.М. Беспозвоночные как индикаторы стадий естественного разрушения древесины. - В кн.: Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, 1974, с. 198-211.

Мамаев Б.М., Данилевский М.Л. Личинки жуков-дровосеков. М.: Наука, 1975.

Плавильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. Ч. 1. - В кн.: Фауна СССР: Насекомые жесткокрылые, т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936.

Плавильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. Ч. 3. - В кн.: Фауна СССР: Насекомые жесткокрылые, т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Морфология личинок и биология усачей группы *Monochamus* (Coleoptera, Cerambycidae), населяющих леса Сибири. - В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 7. Новосибирск: Наука, 1973, с. 38-72.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Морфология и биология усачей группы *Pterolophia-Xylariopsis* (Coleoptera, Cerambycidae). - В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып.8. Новосибирск: Наука, 1974, с. 32-60.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Новые и малоизвестные таксоны трибы *Molorchini* (Coleoptera, Cerambycidae) для фауны СССР. - В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 10. Новосибирск: Наука, 1976а, с. 66-78.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Новый вид рода *Stenhomalus* With. (Coleoptera, Cerambycidae) в фауне о. Кунашир. - В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, вып. 10. Новосибирск: Наука, 1976б, с. 79-83.

Черепанов А.И., Черепанова Н.Е. Новое о морфологии и биологии жуков-дровосеков *Callichromini-Rosaliini* (Coleoptera, Cerambycidae). - В кн.: Таксоны фауны Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 137-155.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of British and Imported Timber Beetles (Coleoptera, Cerambycidae). London, 1953.

Duffy E.A.J. A Monograph of the Immature Stages of Oriental Timber Beetles (Coleoptera, Cerambycidae). London, 1968.

Kojima K., Hayashi M. Longicorn Beetles. Insects' Life in Japan. Hoikusha Publ., 1969. Vol. 1.

НОВЫЕ КСИЛОФИЛЬНЫЕ ЛИЧИНКИ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (COLEOPTERA, ELATERIDAE) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В. Г. Долин, Т. В. Гусакова

Личиночные стадии насекомых, в том числе и жуков-щелкунов, обитающие в гнилой древесине, изучены в целом значительно лучше, чем почвенные личинки. Объясняется это не только тем, что гниющая древесина легче доступна для анализа, чем почва, но еще и большей локализацией и концентрацией ксилофильных личинок. Тем более интересно нахождение в гнилой древесине двух новых форм личинок жуков-щелкунов, относящихся к подсемействам *Agrypninae* и *Athoinae*.

Все известные до сих пор личинки видов рода *Agrypnus* Esch. и близких родов являются обитателями почвы, подстилки или каменистых речных берегов (*Compsolacon* Reitt.). Обнаруженная в гнилой древесине дуба личинка *Agrypnus argillaceus* Sols. - первый ксилофильный представитель этого рода. Не менее интересна находка личинки *Athous filicollis* Reitt. - вида, отнесенного Рейтером [Reitter, 1905] к подроду *Crepidophorus* Thoms. Однако по многим морфологическим признакам эта личинка близка к личинкам родов *Harminius* Fairm. и *Stenagostus* Thoms., что свидетельствует о необходимости пересмотра положения *A. filicollis* Reitt. в системе *Athoini*. Оба вида личинок идентифицированы путем выведения имаго. Ниже приводятся их описания.

AGRYPNUS ARGILLACEUS SOLSKY

Голова красновато-коричневая. Задняя лопасть лобной пластинки посередине сильно суженная, вершинная половина ее продольно-овальная (рис. 1,1). Средний зубец назале значительно крупнее боковых.

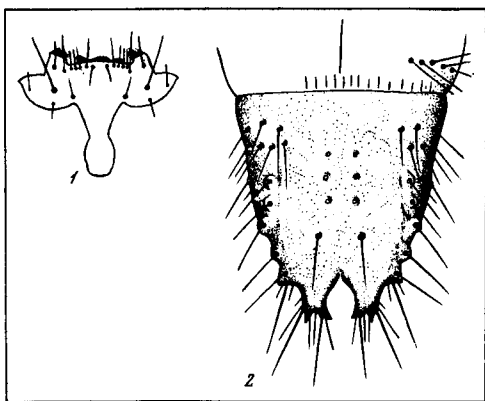
Переднегрудной сегмент красновато-коричневый, тонко рассеянно пунктирован, к основанию слабо расширен, едва короче суммы двух последующих сегментов.

Каудальный сегмент едва длиннее ширины, площадка по бокам несет по 5 заостренных бугорков (рис. 1,2). Наружные и внутренние ветви урогомф одинаковой величины и формы, вершины ветвей приострены, не когтевидные. Вырезка удлинненная, с округленными боковыми сторонами и острым основанием, заметно шире толщины урогомф посередине. Площадка посередине с тремя парами простых и одной парой щетинконосных бугорков, расположенных в продольный ряд.

Очень похожа на личинок *A. murinus* (L.) и *A. binodulus* (Motsch.), от которых отличается по форме задней ло-

Р и с. 1. Детали строения личинки *Agropyus argillaceus* Solsky

1 - лобная пластинка; 2 - анальный сегмент (сверху)



пасти лобной пластинки. От первой, кроме того, отличается более длинным переднегрудным сегментом и наличием только пяти заостренных хитинизированных бугорков на боках площадки каудального сегмента, от второй отличается еще более широкой и округленной вырезкой каудального сегмента и наличием трех пар простых склеротизированных бугорочков в середине площадки.

Длина до 35 мм, ширина до 4,3 мм (рис. 1,1,2).

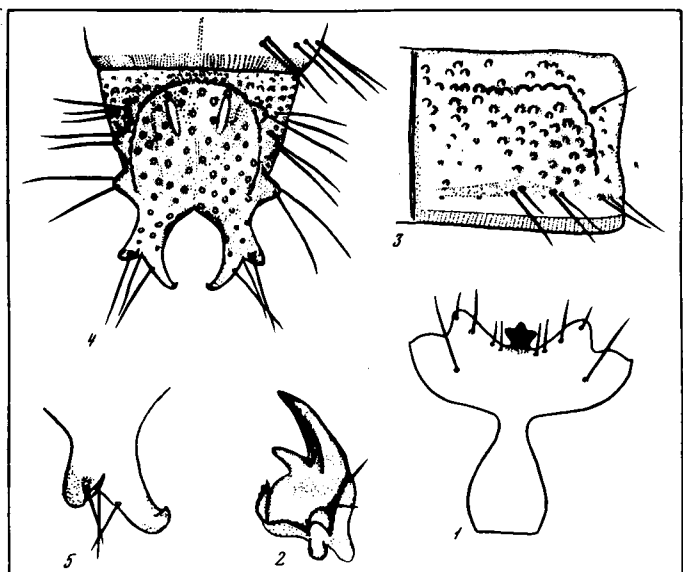
Материал. 1 личинка под корой гнилого дуба, 17.VI.1975, Хинганский заповедник (Б.М. Мамаев). Вид известен из Приморского края и Северо-Восточного Китая.

ATHOUS FILICOLLIS RTT.

Личинки оранжево-желтого цвета, с блестящими плотными покровами. Тело уплощенное в дорсовентральном направлении, отношение длины к ширине 7-8. Голова поперечная, плоская. Назале равной длины и ширины, зубцы одинаковые, срединный направлен вперед, боковые - в стороны. Задняя лопасть лобной пластинки кувшинообразной формы, почти в 1,5 раза длиннее своей ширины, с узким оттянутым устьем (рис. 2,1).

Тергиты грудных сегментов тонко и редко пунктированные, брюшные - в густой, грубой и крупной пунктировке. По бокам тергиты брюшных сегментов несут поперечный ряд из трех пар длинных щетинок. Килевидная кайма на брюшных тергитах у срединной линии сглаженная, несомкнутая (рис. 2,3).

Каудальный сегмент удлинненный, в 1,5 раза длиннее предыдущего. Площадка грубо и крупно пунктированная, ее диск выпуклый, с хорошо выраженными пятнообразными бороздками и без щетинок. Килевидный валик, ограничивающий с боков площадку каудального сегмента с тремя крупными, сглаженными на вершинах бугорками (рис. 2,4). Урогомфы мощные, почти равной длины и ширины. Наружные ветви бугорковидные, направлены вверх. Вершина их раздвоенная, снаружи располагается крупный щетинконосный бугорок, изнутри загнутый внутрь коготок. Внутренние ветви заметно длиннее наружных, располагаются в горизонтальном направ-



Р и с. 2. Детали строения личинки *Athous filicollis* Reitt.

1 - лобная пластинка; 2 - мандибула; 3 - правый полу-тергит 8-го брюшного сегмента; 4 - анальный сегмент (сверху); 5 - правая урогомфа анального сегмента (спереди и сверху)

лении, на вершине когтевидно загнутые (рис. 2,5). Каудальная вырезка широкая, вдвое превышает ширину урогомф, полностью открытая.

Длина 14-15 мм, ширина 2 мм.

Материал. Серия личинок с выведением имаго из серых гнилей листовенных пород. Хабаровский край, Хехцирский заповедник, апрель-май 1976 г. Вид известен также из Приморского края.

Личинки - хищники, встречена личинка, поедавшая личинок *Pachyneura* sp.

Литература

Reitter E. Elaterini, subtribus Athouina aus der palaearktischen Fauna. Bestim. Tab. 56. Brünn, 1905.

К ПОЗНАНИЮ LYCIDAЕ ФАУНЫ СССР

Л. Н. Медведев

Небольшое, но очень своеобразное семейство Lycidae до сих пор остается недостаточно полно изученным, что объясняется прежде всего безусловной редкостью многих видов. Жуки и личинки этой группы связаны с гниющей древесиной, поэтому при стандартных сборах жуки, которые только в период лёта питаются на цветущих растениях, весьма нечасто попадают в руки исследователей. К тому же эта тропическая группа вообще скудно представлена в Палеоарктике, а в пределах СССР она обильна лишь в теплых районах с достаточно высокой влажностью - это юг Дальнего Востока, Южный Сахалин и Южные Курилы, а также Закавказье. Лесная полоса Европы и Сибири обеднена в видовом отношении, в Средней Азии представители группы не найдены.

Фауна Lycidae СССР была детально изучена В.В. Баровским [1931], однако за прошедшее столетие число видов, известных для отечественной фауны, практически удвоилось. Этому весьма способствовало, помимо публикации определителя палеоарктической фауны [Kleine, 1942], детальное изучение ксилофильной энтомофауны, быстро развивающееся в последние годы.

Мне довелось обработать материалы лаборатории экологии сообществ наземных беспозвоночных, среди них был обнаружен новый для науки вид и ряд интересных малоизученных видов, обзор которых и предлагается ниже. Голотип описываемого вида хранится в коллекции автора.

***Platycis schneideri* Boyd.**

Тальши, Алексеевка, 18.V.1976 г., на лету (Никитский), 1 экз.

Этот вид довольно редкий, распространен в Закавказье и сев. Иране.

***Pyropterus nigroruber* Deg.**

Хабаровский край, Хехцир, 21.IV.1976 г., в толще бурой гнили пихты (Потоцкая), 2 экз.; Тува, Иштии-Хем, 23.VI.1974 г., в древесине лиственницы (Мамаев), 1 экз. В Сибири был известен только из Томска.

***Pyropterus arnoldii* Bar.**

Тальши, Алексеевка, 21.V.1976 г., в бурой гнили бука (Никитский), 1 экз.

Редкий вид, известен только из Тальши.

***Aplatopterus imanensis* L. Medv.**

Амурская обл., Кундур, 29.IV.1975 г., под мхом у липы (Антонова), 4 экз.

Вид описан из Приморья [Медведев, 1970].

***Aplatopterus motschulskii* Bar.**

Хабаровский край, Хехцир, 21.IV.1976 г., бурая гниль (Компанцев), 2 экз.; Приморье, Уссурийский заповедник, 19.V.1977 г., в бурой древесине, 1 экз.

Вид был известен из единственной точки в Южном Приморье.

***Aplatopterus septentrionalis* Kono**

Кунашир, Серноводск, 9.VI.1977 г., в бурой гнили хвойных (Потоцкая), 8 экз.

Вид обычен на Сахалине, Южных Курилах и в Японии.

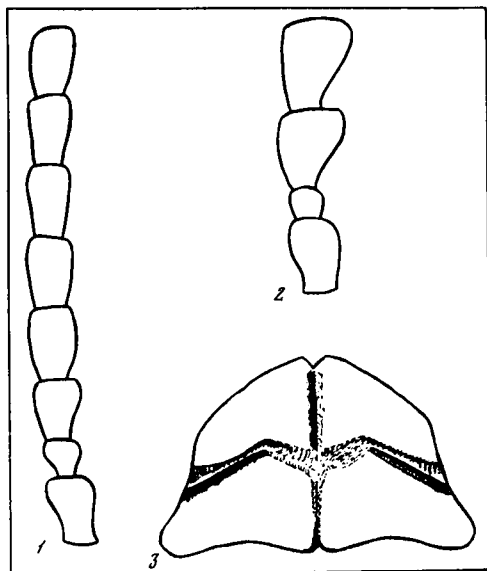
***Aplatopterus mamaevi* L. Medvedev, sp. n.**

Черный, переднеспинка черно-бурая, надкрылья темно-бурые, с красными первичными ребрышками и плечами, переднеспинка - в красно-бурых, надкрылья - в красных негустых волосках.

Голова блестящая, в мелких редких точках и с неглубоким треугольным вдавлением за лобными бугорками. Усики достигают основания брюшка, нитевидные (рис., 1). 1-й членик едва длиннее ширины, 2-й членик маленький, одинаковой длины и ширины, 3-й членик лишь немного крупнее второго, примерно в 1,3 раза длиннее и шире его, 4-11-й

членики цилиндрические, 4-10-й членики примерно одинаковой длины, но постепенно утончаются к вершине, слабо продольные, немного длиннее 3-го, 11-й членик в 1,5 раза длиннее 10-го.

Переднеспинка почти вдвое шире длины, пятиугольная (рис., 3), передний край с небольшой



Детали строения личинок рода *Aplatopterus* Rtt.

1 - *A. mamaevi*, 1-11-й членики усиков; 2 - *A. imanensis*, 1-10-й членики усиков; 3 - *A. mamaevi*, переднеспинка

выемкой посередине, боковые края вогнутые, основной край двувыемчатый, с широкой базальной лопастью, задние углы острые, выступают в стороны. Кили переднеспинки хорошо развиты, срединный киль резкий в передней половине и перед основанием, боковые кили в наружной части высокие, внутри сглаженные. Щиток слабо трапещиевидный, продолговатый, без явственной выемки на вершине.

Надкрылья с редкими первичными ребрышками, из них 2-е и 4-е более высокие; вторичные неясные, ячейки в виде мелких четырехугольников, не всегда правильной формы; волоски довольно короткие, не скрывают основного фона, более густые на первичных ребрышках. Последний стернит самки треугольный. Длина тела 8 мм.

Хорошо отличается от всех известных палеоарктических видов рода нитевидными усиками и незначительной разницей в размерах второго и третьего члеников (рис., 2). Напоминает также малоизвестный род *Eudictyoptera* с единственным видом из Приморья, но у него усики не более чем вдвое длиннее переднеспинки, а членики усиков не длиннее ширины или поперечные.

Приморский край, Уссурийский заповедник, 19.V.1967 г., в бурой древесине (Б. Мамаев), 1♀ - голотип.

Вид назван именем Б.М. Мамаева, много сделавшего для познания ксилофильных жесткокрылых.

Виды рода *Aplatopterus* фауны СССР могут быть различены по приводимой ниже таблице.

Определительная таблица видов рода *Aplatopterus* Rtt.

- 1(10) 2-й членик усиков значительно меньше и в 2-3 раза короче крупного, треугольного 3-го членика (рис., 2).
- 2(3) Переднеспинка и надкрылья одноцветно-красные, в густых красных волосках, или диск переднеспинки посередине затемнен. Вторичные ребрышки надкрылий слабые, плохо заметные, скрыты густыми волосками. Длина тела 7-11 мм. Европа, Сибирь (на восток до Красноярского края). *A. rubens* Gyll.
- 3(2) Переднеспинка черная или темно-бурая. Волоски верха негустые, не скрывают скульптуры надкрылий.
- 4(5) Надкрылья красные или желтовато-красные, одноцветные. 2-й членик усиков красноватый. Длина тела 7-8 мм. Южное Приморье. *A. motschulskii* Bar.
- 5(4) Надкрылья темные, иногда первичные ребра, плечи и боковой край красные.
- 6(7) Надкрылья черные, с красными плечами, волоски на черном фоне темно-бурые, на плечах красные. Базальные углы переднеспинки резко выдаются в стороны. Вторичные ребрышки надкрылий слабые. Длина тела 8-11 мм. Курильские острова (Кунашир), о-в Сахалин, Япония *A. septentrionalis* Kono.
- 7(6) Надкрылья темно-бурые, с темно-красными первичными ребрами (по крайней мере наружными) и с красными волосками.

- 8(9) Вторичные ребрышки надкрылий явственные, прямые; ячейки прямоугольные. Тело более широкое, длина 10-10,5 мм. Приморье *A. imanensis* L. Medv.
- 9(8) Вторичные ребрышки надкрылий слабо выражены, не-прямые, часто неясственные; ячейки неправильно-четыреугольные, неодинаковые по величине. Тело более узкое, длина 7,5-9,5 мм. Курильские о-ва (Кунашир, Шикотан). *A. brunneorubens* L. Medv.
- 10(1) 2-й членик усиков немного меньше, в 1,3 раза короче слабо треугольного 3-го членика (рис., 1). Боковые кили переднеспинки резкие. Черный, надкрылья темно-бурые, с красными плечами и первичными ребрами, в красных волосках. Длина тела 8 мм. Южное Приморье. *A. mataevi* L. Medv., sp. n.

Dictyoptera erythroptera Baudi

Тува, Иштии-Хем, 12.VII.1974 г., в древесине березы (Мамаев), 1 экз.; Бурятия, пос. Таежный, 16.VI-6.VII. 1976 г., под корой лиственницы, на березе и сосне (Потоцкая), 6 экз.: Амурская обл., Кундур, 19.V.1975 г., в бурой древесине пихты (Антонова), 1 экз., Хехцир, 26.V. 1976 г., в толще древесины пихты (Потоцкая), 3 экз.; там же, 20.VII.1976 г., на лету (Компанцев), 1 экз.

Вид широко распространен в лесной зоне Палеоарктики.

Dictyoptera aurora Hbst.

Тува, Иштии-Хем, 20.VIII.1973 г., в древесине липы (Кривошеина), 1 экз.

Xylobanus kunasirensis L.Medv.

Кунашир, Серноводск, 9.VI.1977 г., в бурой гнили хвойных, 1 экз.; Менделеево, 8.VI.1977 г., в белой гнили березы (Потоцкая), 11 экз. Вид был описан с Кунашира [Медведев, 1966].

Xylobanus japonicus Bourg.

Кунашир, Менделеево, 7.VI.1977 г., в бурой трухе ильма (Потоцкая), 2 экз. Известен с Кунашира и из Японии.

Xylobanus sutschaensis Kleine

Приморье. Уссурийский заповедник, 7.V.1969 г., в липе, 12 экз.; Хабаровский край, Хехцир, 27.IV.-16.V.1976 г. Найден в серой гнили осины и липы, бурой гнили хвойных (Потоцкая), 21 экз.

Вид был известен только из Приморья. Не исключено, что он окажется синонимом малоизвестного *X. angusticollis* Motsch. из Забайкалья и Амурской области.

Plateros kurentzovi L. Medv.

Приморье, Уссурийский заповедник, 30.IV.1967 г., на коре ильма, 4 экз.

Вид описан из Уссурийского заповедника, в других точках не отмечался.

Plateros krivoluzkii L. Medv.

Кунашир, Менделеево, 20-22.VI.1977 г., в бурой гнили березы (Потоцкая), 8 экз.

Литература

Баровский В.В. Жуки семейства Lycidae. Л.: Изд-во АН СССР, 1931, с. 1-28.

Медведев Л.Н. Фауна Lycidae Курильских островов. - В кн.: Энтомофауна лесов Курильских островов, Камчатки, Магаданской области. Л.: Наука, 1966, с. 34-38.

Медведев Л.Н. Новые и малоизвестные виды Lycidae и Melasidae Дальнего Востока. - В кн.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1970, с. 163-169.

Kleine R. Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. Lycidae; Troppau, 1942, H. 123, S. 1-90.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ГРАВИТАЦИОННОЙ ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Б. М. Мамаев

Гравитационная гипотеза происхождения насекомых, содержащая новую трактовку закономерностей формирования основных признаков класса *Insecta s. str.*, была выдвинута сравнительно недавно [Мамаев, 1975а]. Ее отдельные положения были развиты в последующих публикациях [Мамаев, 1975б, 1976], доложены на научных совещаниях [Мамаев, 1977] и получили первую критическую оценку в научной литературе [Расницын, 1976]. В связи с этим возникла необходимость, не анализируя вновь элементарные исходные данные, сосредоточить внимание на основных положениях гипотезы, которые касаются в первую очередь возникновения таких основополагающих признаков класса, как олигомеризация ног до трех передних пар и обособление грудной тагмы, осуществившихся в одном из наиболее прогрессивных филогенетических стволов развития Нехарода. Формирование трахейной системы и крыльев высших насекомых, согласно гравитационной гипотезе, явилось не предпосылкой, а следствием олигомеризации ног и тагматизации. Поэтому в данной статье мы эти процессы специально не рассматриваем, адресуя читателя к ранее сформулированной концепции [Мамаев, 1975а].

Центральный вопрос проблемы происхождения насекомых заключается в том, что на фоне широко распространенных процессов олигомеризации конечностей [Догель, 1954], в том числе у таких членистоногих, как ракообразные, паукообразные и некоторые другие группы, только в линии развития *Insecta* отмечается максимальная степень олигомеризации ног до трех пар при отсутствии каких-либо промежуточных состояний¹.

Факт столь энергичной олигомеризации элементов локомоторного аппарата не может быть объяснен "общеадаптивным характером" этих процессов [ср. Расницын, 1976] и безусловно сопряжен с выходом предковой группы в новую адаптивную зону. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых, таким образом, рассматривает не конкретные филогенезы, а процесс становления особой организации членистоногих при освоении ими новой адаптивной зоны. Эта зона в широком понимании может быть определена совершенно однозначно как сухопутная среда обитания.

¹ Дальнейшее сокращение числа ног при отсутствии у первичных насекомых органов равновесия нарушило бы устойчивую локомоцию.

Современные *Atelocerata* (многоножки+насекомые), как принято считать, произошли от водных предков. Гипотетическая реконструкция соответствующей предковой формы, обладавшей 15 парами сходных конечностей, опубликована в работе А.Г. Шарова [Sharov, 1966]. Таким образом, насекомые возникли в процессе перехода от водного образа жизни к сухопутному в первую очередь в результате концентрации локомоторной функции на трех передних сегментах тела при редукции брюшных конечностей¹. Следовательно, основные изменения организации предковых форм *Atelocerata* при возникновении насекомых сводились в первую очередь к резкому преобразованию их локомоторного аппарата и соответственно типа локомоции в новой среде обитания.

При определении совокупности условий в наземной среде обитания, осваиваемой насекомыми, необходимо учитывать общебиологические закономерности, в том числе палеоботанические реконструкции по девонскому периоду, когда имело место обособление насекомых. Важно иметь в виду следующее.

Освоение наземной среды в девонский период осуществлялось не отдельными изолированными группами организмов, а соответствующими биоценозами. В этих процессах первенствовали влаголюбивые растения, формировавшие первичные наземные фитоценозы, которые незамедлительно заселялись животными.

Формирование первичных наземных биоценозов было возможно только во влажных местообитаниях [Давиташвили, 1972], так как первичные наземные растения не имели приспособлений к перенесению существенного дефицита влажности воздуха. Животные в таких условиях, естественно, вели амфибиотический образ жизни [Татаринев, 1972].

Как для растений, так и для животных в период перехода к жизни в наземной среде важнейшим эволюционным фактором были силы гравитации, эффект воздействия которых на сухопутные организмы резко возрастает [ср.: Коржуев, 1965].

Таким образом, при переходе к наземному образу жизни ведущую роль играли два фактора - возрастание эффекта действия сил гравитации в наземной среде (в воде они в значительной степени уравниваются выталкивающей силой) и дефицит влажности воздуха, создающий угрозу гибели от высыхания [Гиляров, 1949, 1970]. Действие сил гравитации носит всеобщий характер, угроза же гибели от высыхания во влажных местообитаниях сводится к минимуму и в значительной степени теряет значение важного эволюционного стимула.

¹ Причины олигомеризации конечностей в различных группах членистоногих различны, тем более что они определяются особенностями исходной организации. Распространение основных положений гравитационной гипотезы происхождения насекомых за рамки группы *Atelocerata* требует специальных исследований.

Поскольку гравитационная гипотеза происхождения насекомых исходит из представлений об их возникновении и длительной эволюции в составе весьма влаголюбивых околоводных биоценозов, а также учитывая, что изменение эффекта действия гравитационных сил влияет именно на эволюцию локомоторного аппарата животных, эти силы рассматриваются в качестве ведущего фактора ранней эволюции насекомых. Это создает определенную основу для характеристики общих закономерностей эволюции первичных наземных биоценозов, так как значение гравитационных сил уже учитывается в эволюционной ботанике, а также при обсуждении ранних этапов эволюции наземных позвоночных.

В эволюционной энтомологии значение сил гравитации ускользало от внимания исследователей, так как считалось, что мышечный аппарат мелких водных членистоногих, в том числе насекомых, обладает значительными резервами мощности и преадаптирован к преодолению возрастающих силовых нагрузок при выходе в воздушно-наземную среду. Это заключение базировалось на широко известной закономерности относительно того, что при уменьшении размеров тела сила мышечного аппарата снижается медленнее, чем вес тела (все пропорции тела и структура мышечного аппарата при этом не изменяются).

Нельзя не учитывать, однако, что при возникновении насекомых имело место не постепенное приспособление основных элементов уже имевшегося локомоторного аппарата к несколько изменившимся условиям, а весьма кардинальная его перестройка, включая систему мышц. Поэтому утверждение А.П. Расницына [1976] о том, что у мелких членистоногих мускулатура, способная обеспечить движение в воде, будет достаточной и при движении на суше, в некоторой степени справедливое в отношении наземных многоножек, теряет силу в применении к насекомым, выработавшим принципиально новые способы локомоции.

Это подтверждает конкретный анализ строения современных *Atelocerata* [Мамаев, 1977], показавший, что переход многоножек к жизни в толще почвы сопровождался ярко выраженными процессами полимеризации ног; при обитании многоножек в наземном растительном детрите олигомеризации ног тоже не наблюдается. Только насекомые - единственная группа *Atelocerata*, основной средой обитания которых является ярус растительности [Smart, Hughes, 1972], - резко перестроили свой локомоторный аппарат. В принципе же никогда не вызвала сомнения способность водных животных (как крупных позвоночных, так и мелких беспозвоночных) осуществить первичный выход на сушу, преодолевая возросший эффект действия сил гравитации: иначе не возникло бы наземной фауны. Однако также необоснованно было бы отрицать существенное возрастание нагрузки на локомоторные органы всех животных при выходе в наземную среду, в результате чего усилившийся эффект воздействия сил гравитации приобрел значение всеобщего и весьма важного эволюционного фактора. Таким образом, различия в уровне нагрузки и принципах локомоции в водной и наземной средах

не могли не вызвать адекватных преобразований локомоторного аппарата.

Отсутствие в активе палеоэнтомологов отпечатков девонских насекомых вполне понятно, если учесть незначительные масштабы поступления материалов по сравнению с существовавшим в палеозое многообразием форм и локальность региона, где проходили начальные этапы эволюции этого класса. Основу палеоэнтомологических находок составляют массовые формы крылатых насекомых, широко расселившихся по земному шару из того региона, где насекомые возникли. Поэтому вопрос о размерах первичных насекомых может быть рассмотрен только на основе косвенных данных.

Широко известные факты существования в конце палеозоя весьма крупных насекомых, особенно древних стрекоз, а также соотношение средних размеров в ныне существующих отрядах этого класса с учетом древности их происхождения свидетельствуют в пользу того, что насекомые возникали как сравнительно крупные формы [ср. Четвериков, 1915], для которых силы гравитации не могли не быть существенным эволюционным фактором. Некоторые концепции происхождения полета [Расницын, 1976] также исходят из предположения о сравнительно крупных размерах примитивных насекомых. Несложные расчеты показывают, что насекомое, имеющее тизануроидную форму тела при длине 10 см, наибольшей ширине 2 см и удельном весе, близком к удельному весу воды, при выходе в воздушно-наземную среду испытывает нагрузку на локомоторный аппарат порядка 6 г, что для членистоногих такого размера достаточно существенно.

Три передние пары конечностей предковых форм насекомых, нагрузка которых при плавании или при ползании по дну водоемов существенно не отличалась от нагрузок на прочие конечности, естественно, не могли быть преадаптированы к резкому перераспределению локомоторных усилий после выхода в ярус надводной и околоводной растительности. Иначе бы не происходило существенного укрупнения несущих их сегментов, где возрастал объем мускулатуры, обслуживающей конечности.

Представления о первично амфибиотическом образе жизни достаточно крупных предковых форм насекомых в соответствующих полуводных растительных ассоциациях не только объясняет причины перераспределения локомоторных нагрузок на передние пары конечностей и значение сил гравитации в формировании особого способа локомоции, но и вскрывает пути постепенной адаптации к постоянно меняющимся условиям влажности воздуха, которые несомненно имели место. Регулярные миграции предков насекомых в воду могли быть обусловлены, например, периодическими ухудшениями условий влажности в надводном и околоводном ярусе растительности, что заставляло менее устойчивых к дефициту влажности животных укрываться на этот период в воде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насекомые возникли в составе первичных наземных биоценозов в болотистых ландшафтах девонского периода в условиях обилия мелких водоемов, заросших первичной полуводной растительностью. Постоянные осадки и мягкий климат исключали существенный дефицит влажности воздуха в подобных местообитаниях. Насекомые обособлялись в период амфибиотического образа жизни их предковых форм, периодически поднимавшихся из воды в ярус надводной и околоводной растительности (имеется в виду сезонная и суточная активность, а также уход в воду в случае снижения влажности воздуха до критического уровня). Лазающий образ жизни, как таковой, создал тенденцию к перераспределению нагрузок на передние пары конечностей, т.е. предпосылки к олигомеризации ног. Максимальная степень олигомеризации ног (до трех пар) и быстрота завершения этого процесса были обусловлены сочетанием перераспределения нагрузок на передние пары конечностей при лазающем способе передвижения и резким усилением эффекта воздействия сил гравитации на локомоторный аппарат, связанным с периодическими выходами из воды на растительность.

В дальнейшем насекомые продолжали вести лазающий образ жизни, что явилось важнейшей предпосылкой возникновения у них крыльев как органов полета. Постепенно уже сформировавшиеся насекомые освоили более ксерофитные местообитания.

Гравитационная гипотеза происхождения насекомых рассматривает становление всех основных особенностей их организации, а также жизненных циклов как единый эволюционный процесс, связанный с выходом предковых форм в новую адаптивную зону, а не как сумму независимых адаптаций к отдельным факторам среды.

Литература

Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.

Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970.

Давиташвили Л.Ш. Учение об эволюционном процессе (теория ароморфоза). Тбилиси: Мацниереба, 1972.

Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во ПГУ, 1954.

Коржуев П.А. Силы гравитации и филогенез позвоночных животных. - Успехи соврем. биол., 1965, 60, 2, с. 271-286.

Мамаев Б.М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых. - Энтомол. обзор., 1975а, 54, 3, с. 499-506.

Мамаев Б.М. Экологические подходы к проблемам происхождения и эволюции насекомых. - Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1975б, 11, с. 7-17.

Мамаев Б.М. Ранняя эволюция личинок насекомых. - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976, с. 136-155.

Мамаев Б.М. Причины и предпосылки олигомеризации конечностей при возникновении класса насекомых. - В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: издание, ЗИНа, 1977, с. 53-55.

Расницын А.П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota. - Журн. общей биол., 1976, 37, 4, с. 543-555.

Татаринов Л.П. Экологические факторы происхождения земноводных. - В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972, с. 144-153.

Четверигов С.С. Основной фактор эволюции насекомых. - Изв. Моск. энтомол. об-ва, 1915, 1, с. 14-24.

Sharov A.G. Basic Arthropodan Stock. London: Pergamon Press, 1966.

Smart J., Hughes N.F. The insect and the plant: progressive palaeoecological integration. - Symp. Roy. Entomol. Soc. London, 1972, 6, p. 145-155.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|-----|
| Введение | 3 |
| Н.П. Кривошеина. Морфо-экологические аспекты ранней эволюции двукрылых насекомых | 5 |
| М.Л. Данилевский. Морфо-адаптивные пути эволюции личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) и филогенетические связи основных групп семейства | 24 |
| Б.М. Мамаев. Энтомофаги стволовых вредителей - перепончатокрылые рода Scleroderma Latr. (Hymenoptera, Bethyliidae) | 44 |
| В.А. Потоцкая. Морфология личинок некоторых видов рода Rhizophagus Hbst. и систематическое положение этого рода в свете изучения личиночных признаков | 65 |
| Б.М. Мамаев, М.Л. Данилевский. Прогресс в изучении фауны и биологии жуков-дровосеков в связи с задачей их экологической классификации (Coleoptera, Cerambycidae) | 80 |
| М.И. Дубровина, Т.В. Гусакова, Б.М. Мамаев. Личинки жуков-пыльцеедов подсемейства Alleculinae фауны СССР | 98 |
| Н.П. Кривошеина. К систематике и биологии палеоарктических видов двукрылых семейства Odiniidae (Diptera) - энтомофагов ксилофильных насекомых | 130 |
| М.Л. Данилевский. Анатомия пищеварительной системы личинок златок (Coleoptera, Vuprestidae) | 158 |
| Б.М. Мамаев, Н.П. Кривошеина, С.Г. Королев. Ксилофильные личинки палеоарктических видов семейства ложнослоников (Coleoptera, Anthribidae) | 168 |
| М.А. Кравченко. Фауна наездников - паразитов стволовых вредителей лесов юга Московской области, их экологические группы и трофические связи | 188 |
| Б.М. Мамаев, В.А. Потоцкая. Личинки палеоарктических видов жесткокрылых рода Rhysodes Dalm. (Coleoptera, Rhysodidae) | 199 |
| Н.П. Кривошеина. Современные представления о ксилофильных львинках рода Wallacea Dol. и родственных групп (Diptera, Stratiomyidae) | 205 |
| М.Л. Данилевский, А.В. Компанцев. Новые данные о жуках-дровосеках (Coleoptera, Cerambycidae) о-ва Кунашир с описанием отдельных личиночных форм | 216 |
| В.Г. Долин, Т.В. Гусакова. Новые ксилофильные личинки жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) с Дальнего Востока | 236 |
| Л.Н. Медведев. К познанию Lycidae фауны СССР | 239 |
| Б.М. Мамаев. Основные положения гравитационной гипотезы происхождения насекомых | 244 |

удк 576.12-597.771/772/773

морфо-экологические аспекты ранней эволюции двукрылых насекомых. Н.П. Кривошеина. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Имеющиеся палеонтологические находки различных групп насекомых дают основание относить возникновение двукрылых к самому началу перми, а возможно, даже карбону.

В качестве исходных форм рассматриваются двукрылые, личинки которых обитали в полужидких субстратах, богатых органическими остатками. Дальнейшее развитие шло по пути освоения различных наземных субстратов. Переход к обитанию в толще плотных субстратов (разлагающаяся древесина) привел к развитию мощного и сильно склеротизованного ротового аппарата грызущего типа, характерного для личинок Pachyneuridae, Pleciidae, Bibionidae и др. Рассматриваются пути специализации как личиночных, так и имагинальных признаков при освоении различных субстратов. Освоение различных сред могло происходить неоднократно как в пределах отдельных семейств, так и отряда в целом.

Библ. 43 назв.

удк 595.768

Морфо-адаптивные пути эволюции личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) и филогенетические связи основных групп семейства. М.Л. Данилевский. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Рассмотрены направления эволюции основных структур личинок в связи с экологическими адаптациями отдельных групп. Охарактеризованы 5 морфо-экологических типов личинок дровосеков. Обоснована схема филогенетических отношений семейств.

Ил. 2, библ. 24 назв.

удк 595.792

Энтомофаги стволовых вредителей - перепончатокрылые рода *Scleroderma* Latr. (Hymenoptera, Bethyliidae). Б.М. Мамаев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Охарактеризованы 3 вида муравьетелок, зарегистрированные в фауне СССР. Обсуждаются результаты скрещивания этих видов, свидетельствующие об их репродуктивной изоляции. Для туркменской муравьетелки определен круг жертв в природных условиях и потенциальных хозяев при разведении в лаборатории. Особое внимание уделено изменению соотношения полов в кладках в зависимости от числа произведенных кладок и размера жертвы. Обобщены сведения об особенностях развития личинок муравьетелок.

Ил. 1, табл. 4, библ. 34 назв.

удк 595.763.6

Морфология личинок некоторых видов рода *Rhizophagus* Hbst. и систематическое положение этого рода в свете изучения личиночных признаков. В.А. Потоцкая. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Впервые даются описания и приводятся данные по местобитаниям ранее неизвестных личинок четырех видов рода *Rhizophagus* Hbst. Приведена определительная таблица для личинок 10 видов этого рода. На личиночном материале подтверждено положение о необходимости выделения *Rhizophagidae* в самостоятельное семейство.

Ил. 4, библиография 14 назв.

УДК 595.768.1

Прогресс в изучении фауны и биологии жуков-дровосеков в связи с задачей их экологической классификации (Coleoptera, Cerambycidae). Б.М. Мамаев, М.Л. Данилевский. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Разработаны основы биологической классификации жуков-дровосеков в соответствии с образом жизни их личинок, включая их распределение по разным типам растений (древесные и травянистые), зонам ствола (кора и древесина) и его частям (ствол и корни). Рассмотрены основы пищевой специализации личинок.

Библиография 103 назв.

УДК 595.767

Личинки жуков-пыльцеедов подсемейства *Alleculinae* фауны СССР. М.И. Дубровина, Т.В. Гусакова, Б.М. Мамаев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

В фауне СССР насчитывается около 80 видов жуков-пыльцеедов подсемейства *Alleculinae*. Значительная их часть развивается в разлагающейся древесине и является характерным компонентом ксилофильных энтомокомплексов. Приводится общая характеристика морфологии личинок, родовые диагнозы, определительная таблица всех представленных в фауне СССР родов и 30 относящихся к ним видов, а также сравнительный эколого-морфологический анализ изученных личинок.

Ил. 11, библиография 25 назв.

УДК 595.773.4

К систематике и биологии палеоарктических видов двукрылых семейства *Odiniidae* (Diptera) - энтомофагов ксилофильных насекомых. Н.П. Кривошеина. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Двукрылые семейства *Odiniidae* изучены очень слабо. Имеющиеся даже отрывочные сведения указывают на их возможную большую роль в качестве энтомофагов различных ксилофильных насекомых. Личинки заселяют стволы на различных этапах (от сколитидной до лукуанидной стадии). Дана ревизия материалов по роду *Odinia* Rob.-Desv. Составлены определительная таблица и описания 11 видов. Приведены общая характеристика личинок семейства, а также краткие сведения по их морфологии и экологии.

Ил. 8, библиография 17 назв.

УДК 595.765

Анатомия пищеварительной системы личинок златок (Coleoptera, Vuprestidae). М.Л. Данилевский. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Рассмотрено строение пищеварительной системы у личинок ряда представителей подсемейств Астаеодеринае, Аггиллинае, а из подсемейства Вупрестинае - триб: Anthaxiini, Melanophilini, Carnodini, Ancylochirini, Sphenopterini и Chrysobothrini. Отмечены характерные особенности строения в каждой группе и их приспособительное значение.

Ил. 2, библ. 18 назв.

УДК 595.768.2

Ксилофильные личинки палеоарктических видов семейства ложнослоников (Coleoptera, Anthribidae). Б.М. Мамаев, Н.П. Кривошеина, С.Г. Королев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Ложнослоники представляют собой обширную группу жуков, распространенную преимущественно в тропических областях. Личинки в своем развитии связаны с разнообразной древесиной и травянистой растительностью и развиваются как в вегетативных, так и генеративных органах. Большинство изученных видов развивается в разлагающихся стволах деревьев. Приводится обзор личинок палеоарктических родов *Anthribus*, *Platyrhinus*, *Vlabirthinus*, *Caccorhinus* и *Toxotus*. Составлена на родовом уровне определительная таблица личинок.

Ил. 7, библ. 19 назв.

УДК 595.792

Фауна наездников - паразитов стволовых вредителей лесов юга Московской области, их экологические группы и трофические связи. М.А. Кравченко. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

В статье содержатся сведения по фауне и биологии 50 видов наездников, являющихся паразитами основных вредителей леса юга Московской области. Рассматриваются хозяино-паразитарные отношения и особенности формирования комплексов. Выделяются три морфо-экологические группы наездников, развивающихся на стволовых насекомых.

Библ. 18 назв.

УДК 595.762

Личинки палеоарктических видов жесткокрылых рода *Rhysodes* Dalm. (Coleoptera, Rhysodidae). Б.М. Мамаев, В.А. Потоцкая. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Приведены данные по морфологии, определительные таблицы и сведения по экологии *Rhysodes comes* Lew., *Rh. sulcatus* F. и *Rh. germari* Ganglb.

Ил. 2, библ. 9 назв.

УДК 595.772

Современные представления о ксилофильных львинках рода *Wallasea* Dol. и родственных групп (Diptera, Stratiomyidae). Н.П. Кривошеина. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Ксилофильные львинки рода *Wallasea* Dol. и близкородственных ему групп распространены преимущественно в тропических

и субтропических районах Восточного полушария. Представители рода *Wallacea* Dol. наиболее характерны для Индо-Малайской области, заходя в пограничные с ней районы Австралийской области и Палеоарктики. Подтверждается правильность вывода об идентичности родов *Berkshiria* Johns. и *Pseudowallacea* Kert., но в то же время обосновывается самостоятельность видов *albistylus* Johns. и *hungarica* Kert. Выявлены основные отличительные признаки *Berkshiria* Johns. и *Wallacea* Dol. Обсуждается объем рода *Wallacea* Dol. и уточняется его характеристика.

Ил. 3, библи. 20 назв.

УДК 595.768.1

Новые данные о жуках-дровосеках (Coleoptera, Cerambycidae) о-ва Кунашир с описанием отдельных личиночных форм. М.Л. Данилевский, А.В. Компанцев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Приводятся кормовые породы для 34 видов жуков-дровосеков. Установлены комплексы дровосеков, связанные с основными древесными породами острова. Впервые для Кунашира указано 8 видов этого семейства, из них 3 - новые для фауны СССР. Описаны личинки 12 видов дровосеков.

Ил. 1, библи. 13 назв.

УДК 595.765

Новые ксилофильные личинки жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) с Дальнего Востока. В.Г. Долин, Т.В. Гусакова. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Описываются две новые хищные формы личинок жуков-шелкунов, заселяющих гнилую древесину и относящихся к подсемействам *Agrypninae* и *Athoinae*. Все ранее известные личинки рода *Agrypnus* Esch. являются обитателями почвы, подстилки или каменистых речных берегов. Обнаруженная в гнилой древесине дуба личинка *Agrypnus argillaceus* Sols. - первый ксилофильный представитель этого рода. Интересна также находка личинки *Athous filicollis* Reitt. - вида, отнесенного Рейтером к подроду *Crepidophorus* Musl., но по морфологическим признакам эта личинка близка к личинкам родов *Harminius* Fairm. и *Stenagostus* Thoms., что свидетельствует о необходимости пересмотра положения данного вида в системе *Athoinae*.

Ил. 2, библи. 1 назв.

УДК 595.766.1

К познанию *Lycidae* фауны СССР. Л.Н. Медведев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

Дается обзор видов жуков сем. *Lycidae* коллекции лаборатории экологии сообществ наземных беспозвоночных ИЭМЭЖ АН СССР. Приводится описание нового вида *Aplatopterus mamaevi* L. Medvedev, sp. n. из Приморского края, а также таблица для определения видов рода *Aplatopterus* Rtt. фауны СССР.

Ил. 1, библи. 4 назв.

УДК 595.5:576.1; 576.12:595.7

Основные положения гравитационной гипотезы происхождения насекомых. В.М. Мамаев. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979

В дискуссионном плане излагаются основные положения гипотезы, базирующиеся на комплексном подходе к вопросу о возникновении первичных наземных биоценозов. Рассмотрены принципы олигомеризации конечностей под воздействием возрастающих гравитационных нагрузок в наземной среде обитания.

Библ. 14 назв.