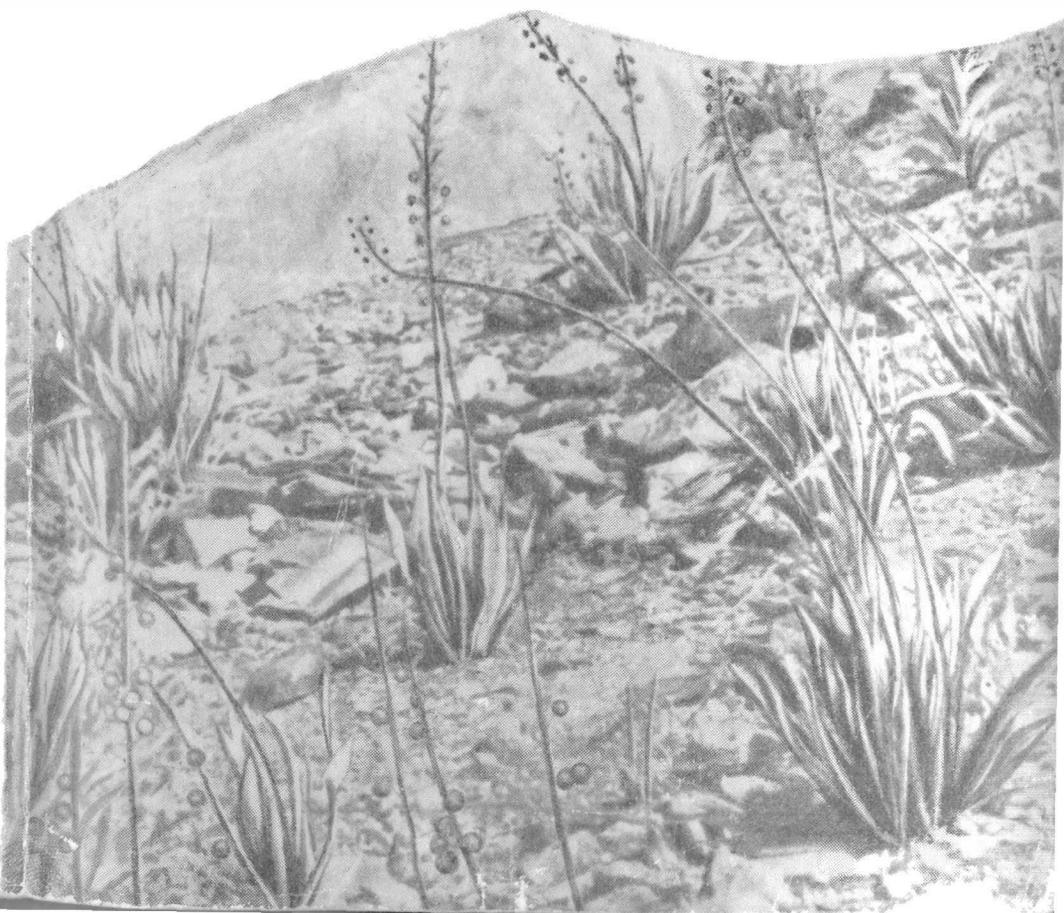




МОРФО- ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ НАСЕКОМЫХ В НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВАХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова

МОРФО-
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
АДАПТАЦИИ
НАСЕКОМЫХ
В НАЗЕМНЫХ
СООБЩЕСТВАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва 1982

Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. — М.: Наука, 1982. 121 с.

Рассматриваются морфо-экологические адаптации насекомых в связи со спецификой среды обитания и особенностями эволюционного процесса. В качестве объектов исследования в основном использованы представители жесткокрылых, двукрылых и прямокрылых. Показано значение признаков преимагинальных фаз для решения проблем филогении и систематики отдельных таксонов. Для энтомологов и работников по защите леса и сельскохозяйственных растений.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

Ф.Н. ПРАВДИН

**МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ НАСЕКОМЫХ
В НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВАХ**

*Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР*

Редактор издательства *Д.В. Петрова*
Художник *В.В. Фирсова*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.А. Кубышкина*. Корректор *Л.А. Агеева*

ИБ № 24086

Подписано к печати 23.08.82. Т — 12947. Формат 60х90 1/16
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл.печ.л. 7,5
Усл.кр.-отт. 7,8. Уч.-изд. 10,2. Тираж 850 экз. Тип.зак. 6652
Цена 1 р. 50 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ,
Люберцы, Октябрьский просп., 403

ВВЕДЕНИЕ

Проблемы взаимосвязей насекомых с различными формами наземной растительности (древесной, кустарниковой, травянистой) очень разнообразны и имеют большое значение как в теоретическом, так и практическом плане. Формирование взаимосвязей насекомых и растений, уходящее корнями в далекое прошлое, привело к длительной сопряженной эволюции растений и многих групп насекомых на разных уровнях. Так, доказано наличие своеобразных связей не только между насекомыми фито- и ксилофагами и различными биологическими формами древесно-кустарниковых и травянистых растений, но и между насекомыми-ксилофагами и определенными типами гнилей древесины. При этом древесина как среда обитания наиболее разнокачественна вследствие различной плотности, структуры, типа гнилей и т.д., что ведет к развитию самых разнообразных морфо-экологических адаптаций у развивающихся в ней насекомых. Выявлению подобных адаптаций, возникающих у различных групп насекомых при обитании в древесине и производных субстратах, и посвящены предлагаемые работы.

Комплексы ксилофильных насекомых по качественному составу очень неоднозначны. Одни элементы этих комплексов являются облигатными ксилобионтами, развитие которых полностью связано с разлагающейся древесиной. Другие обладают достаточно широкой экологической пластичностью и представлены не только ксилобионтными группами. Изучение морфо-экологических адаптаций таких разнородных групп способствует уточнению основных направлений специализации, путей эволюционного развития в прошлом и общих тенденций возможных преобразований в будущем.

Всестороннее изучение ксилофильных насекомых, являющихся одним из основных компонентов лесных биогеоценозов, начато более 10 лет назад Лабораторией экологии сообществ наземных беспозвоночных ИЭМЭЖ АН СССР.

Представленный в сборнике цикл работ по морфологическим адаптациям различных групп является составным элементом исследований, проводимых коллективом в данном направлении. Включенные в сборник статьи написаны на основе оригинальных материалов, собранных в различных регионах нашей страны.

Работы посвящены исследованию различных морфологических структур личиночных форм насекомых, развивающихся в разнообразных по консистенции и плотности разлагающихся древесных остатках и плодовых телах грибов. Заслуживает внимания тот факт, что морфологические адаптации в значительной степени определяются плотностью субстратов, независимо от их исходного качественного состояния (древесина или грибы), что ведет к сходству типов адаптационных изменений обитателей древесины и грибов. Проводимый морфо-экологический подход к типизации жизненных форм личинок вскрывает основные закономерности их адаптаций к различным условиям существования.

Сравнительно-морфологическое изучение личиночных форм особенно актуально при выявлении общих тенденций развития различных групп насекомых, уточнении их филогенетических связей, выявление которых часто затруднено при изучении только имагинальных форм.

Интерес к исследованию личинок насекомых в последние годы значительно возрос не только в нашей стране, но и за рубежом. Необходимость детального знания биологии самых разнообразных форм диктуется не только вопросами теории, но и практики. Достаточно сказать, что до сих пор личинки многих форм насекомых остаются неизвестными. Между тем у большинства насекомых именно личинки являются наиболее длительно существующими формами, на которых часто возлагается основная — трофическая функция. Поэтому детальное исследование сложных взаимосвязей в природных биогеоценозах, в том числе таких сложных, как лесные, невозможно без детального всестороннего исследования личинок. Несомненно, такое перспективное направление энтомологии будет расширяться в дальнейшем.

Непосредственным продолжением работ по сообществам ксилофильных насекомых является исследование подобных сообществ в экстремальных условиях, например в пустынной зоне, где взаимосвязи насекомых с древесно-кустарниковой растительностью проявляются в более наглядной форме. В этих условиях антропогенное воздействие имеет более губительные последствия в силу меньшей устойчивости подобных биогеоценозов. Между тем именно в подобных условиях наибольшее значение приобретают культурные биогеоценозы, в связи с чем выявление многосторонних связей как в естественных, так и в культурных биогеоценозах приобретает особенно большое значение, так как дает возможность выявить основные тенденции и пути формирования энтомокомплексов в антропогенных ландшафтах.

Н.П. КРИВОШЕЙНА

ЕСТЕСТВЕННАЯ СИСТЕМА ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ СОПРЯЖЕННОСТИ ИМАГИНАЛЬНЫХ И ЛИЧИНОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ

Н.П. КРИВОШЕИНА

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ В ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКЕ

Исследования двукрылых в течение двух последних столетий базировались в основном на детальном изучении имагинальных форм. Это объяснялось в значительной степени отсутствием сведений по биологии многих групп и определенным игнорированием признаков личинок. В итоге к 40-м годам нашего столетия выявилось большое количество групп двукрылых, положение которых при одностороннем "имагинальном" подходе к решению эволюционных вопросов казалось неразрешимым. Многолетние специальные исследования биологии насекомых, в том числе двукрылых, позволили на многочисленных примерах показать, что только на основе сопоставления признаков разных фаз развития возможно решение многих неясных эволюционных вопросов [Кривошеина, 1969, 1971; и др.]. При таком подходе стало возможным вложить в существующие имагинальные классификации и филогенетические схемы биологическое содержание [Мамаев, 1977].

Нельзя не отметить, что вопрос о значении личиночных признаков ставился крупнейшими диптерологами последнего времени [Hennig, 1952; Родендорф, 1946, 1964; и др.]. При этом Б.Б. Родендорф [1946, с. 10] совершенно определенно подчеркнул, что несоответствие в ряде случаев систем личиночных и имагинальных фаз может привести к выводам о неординарной адаптивной способности обеих фаз. "Основная порочность этого положения заключается в недопустимости раздельного рассмотрения личиночной и взрослой фаз; особенностью развития животного есть один из главных характеристикующих его признаков, и "несовпадение" личиночной и имагинальной "систем" указывает только на их несовершенство и неестественность" (с. 10).

Вопрос, казалось бы, достаточно ясный, но между тем еще до сих пор, обычно в наиболее сложных случаях, сходство личинок различных групп двукрылых при, казалось бы, резких различиях имаго рассматривается в качестве примеров конвергенции. Так объясняется близость строения личинок *Mycetobiidae* и *Anisopodidae* [Hennig, 1954], *Perissommatidae* и *Scatopsidae* [Родендорф, 1964]. Между тем можно с уверенностью говорить о том, что практически нет ни одного достоверного примера резкого отклонения личиночных признаков и отсутствия у них коррелятивных связей с имагинальными.

Своеобразие личиночных форм многих представителей двукрылых и их резкое отличие от "ближайших родственных" групп часто служат толчком к тщательному анализу имагинальных признаков и приводят к пересмотру родственных связей таких групп. В качестве примеров можно указать выделение новых семейств двукрылых: *Glutopidae* [Кривошеина, 1971] и *Athericidae* [Stuckenberg, 1973].

Род *Glutops* Burg. многими авторами относится к семейству *Coenomyiidae* фактически лишь на основании одного признака: удлинненного и вторично разделенного 3-го членика усиков. Личинки *Glutops* Burg. и *Coeno-*

myia Latr. оказались настолько различными, что анализ их признаков был излишним. Детальное исследование имагинальных признаков целого комплекса семейств, в том числе Coenomyiidae и Rhagionidae [Кривошеина, 19716], подтвердило обособленность рода *Glutops* Burg. и необходимость его выделения в самостоятельное семейство.

Сходный пример — выделение семейства Athericidae. Долгое время род *Atherix* Meig. относился к семейству Rhagionidae. При этом своеобразные признаки личинок (замкнутая трахейная система, наличие характерных выступов на вентральной стороне всех восьми, а не шести брюшных сегментов тела, своеобразные структуры — выросты на конце тела и т.д.) рассматривались как приспособления к обитанию в проточных водах, т.е. в иных, чем у наземных личинок Rhagionidae, условиях. В работе Штукенберга [Stuckenberg, 1973] были детально проанализированы признаки имаго и неоспоримо показана ошибочность включения рода в семейство Rhagionidae.

До сих пор еще много разногласий по поводу положения Pachyneuridae и Ахумьиidae. История вопроса о статусе и положении рода *Pachyneura* Zett. приведена в ряде работ [Кривошеина, Мамаев, 1967, 1972; Кривошеина, 1969; Мамаев, 1977]. Детальное исследование личинок показало, что такие признаки, как голопнейстический тип трахейной системы, наличие хорошо развитых склеротизованных максилл, отсутствие гипостомальной пластинки головы и др., не имеют ничего общего с признаками личинок представителей Tipulomorpha. У имаго *Pachyneura* Zett. наблюдается определенное внешнее сходство с представителями Tipulomorpha — удлиненное тело с длинными тонкими ногами (хотя тип строения головы и крыла совершенно иной), что послужило основанием Родендорфу [1964] отнести их к этому инфраотряду. В более поздней работе Родендорф [1977] переводит их в Bibionomorpha. Можно было бы считать этот вопрос уже окончательно решенным, между тем Олдройд [Oldroyd, 1977] опять рассматривает их вместе с Tipulidea.

Показательна также история изучения семейства Ахумьиidae. Представители семейства длительное время рассматривались в рамках Bibionidae. Детальное исследование личинок [Мамаев, Кривошеина, 1966] выявило резкую обособленность Ахумьиidae. Такие признаки личинок, касающиеся основных черт организации, как наличие только 7 обособленных брюшных сегментов, амфипнейстический тип трахейной системы, простая средняя кишка без характерных для бибионоидов слепых выростов, слабо склеротизованный ротовой аппарат, не имеют ничего общего не только с Bibionidae, но и со всем комплексом бибионоидных двукрылых. Сходство с отдельными представителями этого комплекса (например, с Pachyneuridae) у имаго проявляется только в числе жилок крыла, а схема расположения жилок очень близка к таковой некоторых представителей Tipulomorpha. К сожалению, в последней работе Родендорфа [1977] Ахумьиidea помещены рядом с Bibionidea.

Для того, чтобы были более понятны поднимаемые вопросы, обратимся к одному очень простому примеру. Еще 15—20 лет назад представители мух-журчалок рода *Hammerschmidtia* Schumm. рассматривались в рамках рода *Brachyura* Meig. Виды внутри рода разбивались на группы по двум основным признакам: наличие длинно- или короткооперенной и даже голой аристы и прямого или острого угла между вершинными отрезками M_{1+2} и R_{4+5} . Если в качестве основного признака рассматривать степень опушения аристы, то в одну группу попадают виды, имеющие резко различных по внешнему виду личинок. Если первым рассматривать жилкование крыла, то такое несоответствие не наблюдается. Именно такой комп-

лексный подход к оценке признаков личинок и имаго дает возможность точно представить себе границы двух родов *Hammerschmidtia* Schumm. и *Brachyora* Meig., в реальном существовании которых в настоящее время никто не сомневается.

Нельзя сказать, что все вопросы таксономического и эволюционного плана в отряде двукрылых уже решены. До сих пор еще имеется целый ряд "сборных" семейств, включающих не одну группу с неясным систематическим положением. Такими до настоящего времени остаются понимаемые в широком объеме *Coenomyiidae* и *Rhagionidae* [Nagatomi, Saigusa, 1970; Nagatomi, 1977], *Helomyzidae* [Malloch, 1933; Colless, McAlpine, 1970], *Pseudomyzidae* [Hennig, 1969]. Например, из Северной Америки был описан очень своеобразный род *Latheticomyia* Wheeler [Wheeler, 1956], систематическое положение которого среди *Acalyrtrata* не было определено. Довольно близкий ему род *Tenuia* Malloch [Malloch, 1926], описанный из Багио (Филиппины), при первоописании был отнесен к семейству *Oromyzidae*. В наших сборах из Уссурийского заповедника Приморского края, из Хабаровского края и с о-ва Кунашир оказались представители нового рода *Polyathomyia* Kriv., близкого к двум предыдущим. Эти три рода образуют очень своеобразную группу, довольно хорошо обособленную от всех известных семейств *Acalyrtrata*. Вполне возможно, что они представляют собой самостоятельное семейство. Описанный нами род пока отнесен к семейству *Pseudomyzidae*, куда включены были ранее Геннигом [Hennig, 1969] упомянутые выше роды, хотя несомненно их резкое отличие от типового рода *Pseudomyza* Strobl. Решение этого вопроса в настоящее время несколько затруднено в связи с отсутствием сведений по биологии этой группы, кроме *Polyathomyia* Kriv.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМЕ ОТРЯДА

В последнее время все чаще появляются высказывания крупных специалистов против традиционного деления двукрылых на подотряды *Nematocera*, *Brachycera-Orthorrhapha* и *Cyclorrhapha* [Родендорф, 1961, 1964, 1977; Steyskal, 1974; Oldroyd, 1977]. Нецелесообразность такого деления на подотряды обосновывается отсутствием реального единства между составляющими подотряды группами, непосредственно не связанными друг с другом [Родендорф, 1964, с. 27], или наличием якобы форм с переходными признаками [Oldroyd, 1977].

Б.Б. Родендорф [1964] при рассмотрении этого вопроса обсуждает основанные на различных подходах деления отряда на два подотряда: первое — *Nematocera* (длинноусые) и *Brachycera* (короткоусые), второе — *Orthorrhapha* (прямошовные) и *Cyclorrhapha* (круглошовные). При рассмотрении в пределах отряда двукрылых только двух подотрядов, выделенных на основании анализа имагинальных (длинноусые и короткоусые) или преимагинальных (прямошовные и круглошовные) признаков, действительно выявляется явная неоднородность *Brachycera*, с одной стороны, и *Orthorrhapha* — с другой. Это связано с наличием третьего подразделения, которое, несмотря на его небольшой объем, большинством исследователей рассматривается в качестве отдельного подотряда — *Brachycera-Orthorrhapha*. Естественность этой группировки не оспаривается и Родендорфом, выделившим ее в самостоятельный инфраотряд *Asilomorpha*. Вопрос в данном случае в уровне таксономического ранга последней.

Помимо этого, высказывания о разнородности принятых подотрядов основаны чаще всего на внешней оценке признаков, а не их сущности.

Действительно, у некоторых двукрылых, например Scatopsidae, Psychodidae и Stratiomyidae (прямошовные), имеется пупарий, как и у представителей круглошовных, но он совершенно иного строения, и при вылете имаго образуется не округлая, а Т-образная щель. Среди длинноусых двукрылых имеются группы Hyperoscelidae, Leptosporidae, для которых характерны "безголовые" личинки; у них не развита головная капсула, характерная для личинок большинства представителей этого подотряда. Но такие личинки по строению головного сегмента, ротового аппарата, трахейной системы, сегментов тела и т.д. резко отличаются от личинок круглошовных двукрылых. Среди короткоусых имеются отдельные семейства (Stratiomyidae, Xylophagidae и др.) с удлинненными вторично сегментированными усиками. Но даже в этом случае их общий тип строения совершенно иной, чем у длинноусых двукрылых.

Родендорф [1964, 1977] первым отказался от деления двукрылых на традиционные подотряды, включив почти всех современных двукрылых (кроме Nymphomyiomorpha) в один подотряд Eudiptera. Такой подход в значительной мере объясняется тем, что признакам своеобразных двукрылых семейства Nymphomyiidae придавалось очень большое значение и было признано целесообразным их выделение в самостоятельный подотряд. Однако это еще требует дальнейших исследований, но включение практически всех современных двукрылых, известных до самого последнего времени в отряде, в один подотряд не снимает многих проблем, с которыми сталкиваются в настоящее время диптерологи.

Хотелось бы остановиться на других элементах предложенной Родендорфом системы двукрылых — делении на инфраотряды. Выявление среди двукрылых таких крупных группировок, всесторонне обоснованных и, несомненно, реально существующих, — значительный шаг вперед в изучении структуры отряда двукрылых. Несомненно, что относительно отдельных составляющих элементов этих инфраотрядов будут внесены уточнения, но они не могут снизить всей значимости решенного вопроса.

Возвращаясь к нашему обсуждению проблем, связанных с традиционными подотрядными группировками, следует отметить, что выделенные инфраотряды не выходят за рамки этих подотрядных группировок и не перекрывают их границы.

В последние годы предложена новая схема деления двукрылых на два подотряда: Tipulata и Psychodata [Steyskal, 1974]. В этой схеме вызывает возражение включение в первый подотряд довольно разнокачественных представителей только двух семейств (Tipulidae и Trichoceridae), имеющих целый ряд более тесных связей с представителями другого подотряда, чем друг с другом. Рассмотрение всех остальных двукрылых в рамках одного подотряда Psychodata является мало обоснованным и вряд ли целесообразно.

Совсем недавно Олдройд [Oldroyd, 1977] впервые осуществил идею экологического подхода к выявлению подотрядных группировок, используя при этом определенные морфологические черты (структуры, образующие колюще-сосущий хоботок). Но в созданной им схеме в значительной степени перечеркиваются представления о родственных связях двукрылых. В схеме вызывает возражение абсолютизация в отдельных случаях водной среды (подотряд Madescata), что ведет к созданию искусственных группировок (Psychodidae и Culicidae; Chironomidae и Vlephagoceridae и т.д.). Принятый за основу экологический принцип не везде выдержан. Не обосновано включение в подотряд Superstata таких разных групп, как Tipulidea и Pachyneuridea (водных и наземных, резко различающихся морфологически). Наконец, в подотряд Arescata практически,

включена основная часть современных представителей двукрылых от длинноусых до высших круглошовных мух.

Определенным интересным моментом рассмотренных схем является попытка выйти за принятые традиционные рамки. Всем им присуща одна общая черта — стремление рассматривать большую часть современных двукрылых (с некоторыми вариациями) в пределах одного подотряда. Такое укрупнение подотрядной категории оставляет открытым вопрос о взаимосвязях между ведущими инфраотрядами двукрылых.

Анализ рассмотренных материалов приводит нас к заключению, что ни одна из предложенных в настоящее время схем не может достаточно серьезно конкурировать со старой традиционной схемой деления, рассматривающей в пределах отряда три подотряда (*Nematocera*, *Orthorrhapha-Brachycera*, *Cyclorrhapha*).

Несомненность существования в пределах двукрылых трех крупных естественных группировок, соответствующих трем традиционным подотрядам, подтверждается также детальным анализом признаков личинок, включая пищеварительную, трахейную и нервную системы [Кривошеина, 1969].

УТОЧНЕНИЕ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ В СИСТЕМЕ КРУГЛОШОВНЫХ ДВУКРЫЛЫХ

Подход к структуре группировок в пределах длинноусых двукрылых, т.е. древнейшей группы двукрылых, тесно связан с взглядами на пути их эволюционного развития. Основные существующие в настоящее время противоречия во взглядах на длинноусых двукрылых сводятся к вопросу о том, рассматривать ли в их пределах 2 или 3 основные линии развития?

Родендорф [1964] считает, что становление отряда шло по пути формирования из предковых форм двух крупных инфраотрядов: *Vibionomorpha* и *Tipulomorpha*. "Дальнейшая история двукрылых заключается по существу лишь в превращении двух инфраотрядов — водных типуломорф и наземных бибиоморф, именно в отщеплении от последних важнейшего инфраотряда двукрылых, именно *Asilomorpha*" (с. 256). При этом *Anisopodidea* рассматриваются в пределах *Vibionomorpha*. Такой подход к объему *Vibionomorpha* характерен также для работ Геннига [Hennig, 1954, 1968 и др.].

Рассмотрение длинноусых двукрылых в рамках категорий, предложенных двумя последними авторами, а также широкое понимание инфраотряда *Vibionomorpha* ведут к выводу об отсутствии связей между инфраотрядами и искусственностью соответственно подотряда *Nematocera*. Между тем многие авторы высказывают мысль о том, что в пределах *Vibionomorpha* в широком смысле рассматриваются группы, далекие и не связанные друг с другом. В первую очередь это касается *Anisopodidae*.

Так, некоторые считают [Crampton, 1925, 1942], что *Anisopodidae*, с одной стороны, сходны с *Trichoceridae*, рассматриваемыми в качестве предков типулоидных двукрылых, а с другой стороны, имеют много черт, характерных для нетипулоидных двукрылых. При этом именно *Anisopodidae* считаются предковыми формами *Bibionidea*. Более конкретно этот вопрос был поставлен позднее [Tuomikoski, 1961], когда было предложено выделить из *Vibionomorpha* [в понимании Hennig, 1954] *Anisopodomorpha*. Вывод был обоснован детальным анализом признаков имаго. На изолированность *Anisopodidae* от *Vibionomorpha* ранее указывал также Эдвардс [Edwards, 1926].

Большое значение признаков трихоцеридно-анизоподидного комплекса

двукрылых для понимания путей эволюционного развития последних было показано также при исследовании возможных экологических условий становления двукрылых [Кривошеина, 1969]. При этом оказывается, что к комплексу близки некоторые представители Tipulomorpha (например, Psychodidae) и Bibionomorpha (Scatopsidae).

С точки зрения всего изложенного выше вызывает определенные возражения помещение в последней схеме Б.Б. Родендорфа в Bibionomorpha Anisopodidae и Ахумьиidea, в Tipulomorpha — Perissommatidae, а в Tipulidea — Trichoceridae и т.д. Ситуация в настоящее время такова, что необходима детальная ревизия признаков групп, включаемых в Tipulomorpha и Bibionomorpha, в целях выделения комплекса Anisopodomorpha.

В свете обсуждаемой концепции следует рассмотреть также некоторые представления о родственных связях [Родендорф, 1964; Nagatomi, 1977] в рамках Brachycera=Orthorrhapha или инфраотряда Asilomorpha [по классификации Родендорфа, 1964].

Определенные коррективы необходимо внести в категории некоторых надсемейств, например Tabanoidea [Родендорф, 1977], которое по признакам всех фаз развития разбивается на два надсемейства. Разнородный состав включаемых в надсемейство семейств нами определяется на основании анализа личиночных признаков, в первую очередь строения головы и ротового аппарата [Кривошеина, 1969]. Так, с одной стороны, можно говорить о несомненном родстве друг с другом Rhagionidae, Tabanidae, Glutopidae, Stratiomyidae, Pelecorhynchidae, Xylomyidae, а с другой — Coepomyiidae, Xylophagidae и, очевидно, Rachiceridae. Тщательный анализ комплекса имагинальных и личиночных признаков, проведенный при описании семейства Glutopidae [Кривошеина, 19716], подтверждает эту точку зрения. На определенную обособленность Tabanidae, Rhagionidae и Stratiomyidae указывает также Олдройд [Oldroyd, 1969, 1977].

Определенный элемент искусственности проявляется и в системе низших Brachycera, разработанной Нагатоми; [Nagatomi, 1977]. В предложенной схеме Xylomyidae (Solvidae, по Нагатоми) и Stratiomyidae рассматриваются как потомки древней ветви, давшей также Rachiceridae, Xylophagidae, Coepomyiidae. Между тем несомненно более четкие связи существуют между Xylomyidae, Stratiomyidae, с одной стороны, и Tabanidae, Athericidae и другими — с другой, чем у первых с Rachiceridae, Xylophagidae и Coepomyiidae. Сближение Xylomyidae с Rachiceridae и Xylophagidae многими авторами проводится из-за внешнего сходства этих довольно древних двукрылых, но не базируется на полном анализе их признаков.

Приходится признать, что предложенные в настоящее время новые деления на крупные таксономические категории ранга подотряда в своем настоящем виде не обладают какими-либо преимуществами перед традиционными схемами деления на подотрядные группировки. На современном уровне наших знаний кажется наиболее правильным сохранение старых подотрядных группировок и рассмотрение внутри них групп инфраотрядов, предложенных Родендорфом. Эта система при рассмотрении ее на уровне инфраотрядов кажется наиболее полной и объективной и требует внесения лишь определенных коррективов в объем инфраотрядов Tipulomorpha и Bibionomorpha, представляющих в своем настоящем виде искусственные группы.

- Кривошеина Н.П.* Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969.
- Кривошеина Н.П.* Семейство Glutopidae fam. n. и его положение в системе отряда двукрылых (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha). — Энтомол. обозрение, 1971, 50, № 3, с. 681—694.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М.* Новые данные по семействам Hesperinidae и Pasyneuridae и их положение в отряде двукрылых (Diptera). — Зоол. журн., 1967, 46, № 2, с. 235—247.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М.* Новые данные о реликтовых двукрылых семейства Pasyneuridae (Diptera). — Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки, 1972, 11, с. 13—18.
- Мамаев Б.М.* Морфология личинок как основа для уточнения филогенетических отношений в отряде двукрылых. — В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 64—67.
- Мамаев В.М., Кривошеина Н.П.* Новые данные по систематике и биологии длинноусых двукрылых сем. Ахутуиidae (Diptera). — Энтомол. обозрение, 1966, 45, № 1, с. 168—180.
- Родендорф Б.Б.* Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematocera). — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1946, 13, № 2, 108 с.
- Родендорф Б.Б.* Историческое развитие двукрылых насекомых. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1964, 100, 311 с.
- Родендорф Б.Б.* Система и филогенез двукрылых. — В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 81—88.
- Colless D.H., McAlpine D.K.* Diptera (Flies). — In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970, p. 656—740.
- Crampton G.C.* A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the non-tipuloid Nematocerous Diptera. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1925, 18, № 1, p. 49—74.
- Crampton G.C.* The external morphology of the Diptera. — Surv. Connecticut, 1942, 6, Bull. 64, St. geol. nat. Hist., p. 10—165.
- Edwards F.W.* The phylogeny of Nematocerous Diptera, a critical review of some recent suggestions. — In: Verh. III Intern. Entomol. Congr., Zürich, 1926. S. 111—130.
- Hennig W.* Die Larvenformen der Dipteren. Berlin, 1948. Bd. I. 184 p.
- Hennig W.* Die Larvenformen der Dipteren. Berlin, 1952. Bd. III. 456 p.
- Hennig W.* Flügelgeader und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Entomol., 1954, 4, № 3/4, S. 245—388.
- Hennig W.* Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügelwurzel bei den Dipteren und die Frage nach der Monophylie der Nematocera. — Stuttgart. Beitr. Naturk., 1968, 193, S. 1—23.
- Hennig W.* Neue Gattungen und Arten der Acalypratae. — Canad. Entomol., 1969, 101, № 6, p. 589—633.
- Krivosheina N.P.* [Кривошеина Н.П.]. Über die Larval- und Imagoalmerkmale bei Nematocera. — В кн.: Тр. 13-го Международ. энтомол. конгр. Л.: Наука, 1971, т. 1, с. 262.
- Malloch J.R.* New genera and species of acalyprate flies in the United States national Museum. — Proc. U.S. Nat. Mus. 1926, 68(21), 2622, p. 1—35.
- Malloch J.R.* Diptera of Patagonia and South Chile. Pt. VI, Fasc. 4, Acalyprata. — Brit. Mus. Natur. Hist., 1933, p. 177—392.
- Nagatomi A.* Classification of lower Brachycera (Diptera). — J. Natur. Hist., 1977, 11, № 3, p. 321—335.
- Nagatomi A., Saigusa T.* The Coenomyidae of Japan (Diptera). — Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ., 1970, 7, p. 257, 292.
- Oldroyd H.* Handbooks for the identification of british insects. IX (4) Diptera — Brachycera. Section (a). Tabanoidea and Asiloidea. — Roy. Entomol. Soc. London, 1969, 9, № 4, p. 1—132.
- Oldroyd H.* The suborders of Diptera. — Proc. Entomol. Soc. Wash., 1977, 79(1), p. 3—10.
- Rhodendorf B.B.* [Родендорф Б.Б.]. Neue Angaben über das System der Dipteren. — In: Verh. XI Intern. Entomol. Congr., Praha, 1961, Bd. 1, S. 1151—1158.
- Steyskal F.C.* Recent advances in the primary classification of the Diptera. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1974, 67, № 3, p. 513—517.
- Stuckenberg B.R.* The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). — Ann. Nat. Mus. 1973, 21 (3), p. 649—673.
- Tuomikoski R.* Zur Systematik der Bibionomorpha (Dipt.). I. Anisopodidae und Protorhynchidae. — Ann. Entomol. Fenn., 1961, 2, p. 65—69.
- Wheeler M.R.* Latheticomyia, a new genus of Acalyprata flies on uncertain family relationship. — Proc. U.S. Nat. Mus., Wash., 1956, 106, 3368, p. 305—314.

НАПРАВЛЕНИЯ МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ И СТРУКТУРА КОМПЛЕКСА МИЦЕТОФИЛОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ (Diptera, Mycetophiloidea)

Н. П. КРИВОШЕИНА, А. И. ЗАЙЦЕВ

Под названием мицетофилоидных двукрылых подразумевается группа семейств длинноусых двукрылых, характеризующихся довольно разнообразными признаками как имаго, так и личинок. Группа имеет определенное практическое значение, так как многие ее представители развиваются в плодовых телах дереворазрушающих и съедобных шляпочных грибов или в пораженной грибами древесине. История изучения мицетофилоидных двукрылых говорит о противоречивости взглядов на родственные связи и пути исторического развития этой группы, не установившиеся до самого последнего времени.

Согласно системе, предложенной Эдвардсом [Edwards, 1925] и принятой многими исследователями, все мицетофилоидные двукрылые рассматриваются в рамках одного семейства *Mycetophilidae*. Нам представляется более целесообразной точка зрения ряда авторов [Hennig, 1948; Штакельберг, Островерхова, 1969; Родендорф, 1977], предлагающих для данного комплекса ранг надсемейства с выделением семейств, в основном соответствующих подсемействам в системе Эдвардса (*Bolitophilidae*, *Ditomyiidae*, *Keroplatidae*, *Diadocidiidae*, *Macroceridae*, *Mycetophilidae*, *Sciaridae* и *Lygistorrhinidae*).

На определенных этапах исследований с мицетофилоидными двукрылыми сближались *Pachyneuridae* [Hennig, 1954] и *Hesperinidae* [Родендорф, 1946, 1951]. Состав и положение этих семейств определились после исследования личиночных фаз развития [Кривошеина, Мамаев, 1967, 1972]. Детальное изучение всего комплекса признаков личинок и имаго убедительно показало, что их следует рассматривать в составе бибиониоидного комплекса [Кривошеина, 1969]. Эту точку зрения признал правильной Б.Б. Родендорф [1977], рассматривавший ранее *Pachyneuridae* в составе *Tipulomorpha*. Дельфинадо и Харди также включают *Pachyneuridae* в состав *Bibionoidea* [Delfinado, Hardy, 1973]. Таким образом, вопрос о включении *Pachyneuridae* и *Hesperinidae* в комплекс мицетофилоидных двукрылых в настоящее время практически не ставится, но наличие такой точки зрения в литературе заставляет при проведении сравнительно-морфологического анализа обращаться также к признакам этих примитивнейших групп двукрылых.

В пределах мицетофилоидных двукрылых в широком смысле некоторыми авторами рассматривается также семейство *Mycetobiidae* [Hendel, 1938; Родендорф, 1946, 1964, 1977 и др.; Hennig, 1954].

Целью настоящего исследования является попытка всестороннего анализа *Mycetophilidae* с рассмотрением групп спорного систематического положения на основании имеющихся оригинальных материалов по личинкам и имаго. Среди признаков имаго, помимо таких, как жилкование крыла, строение плейритов груди, рассматривается структура переднегрудного отдела, особенно ее стеральной части. Значение этого отдела при решении как таксономических, так и эволюционных вопросов показано на примере некоторых короткоусых двукрылых [Hennig, 1958, 1971; Speight, 1969; Ulrich, 1971].

Проведенные до настоящего времени исследования были основаны, как правило, лишь на одной группе признаков: строении крыльев [Ро-

дендорф, 1946; Hennig, 1954], органов движения в целом [Родендорф, 1951], стернальных и плевральных [Crampton, 1925] или только плевральных отделов груди [Shaw, 1948; Shaw F. R., Shaw M. M., 1951]. Лишь в единичных исследованиях, например по роду *Mycetobia* Meig. [Edwards, 1926; Edwards, Keilin, 1928; Tuomikoski, 1961; Кривошеина, 1969] проводился общий анализ признаков имаго и личинок.

Положение семейства *Mycetobiidae*. В пределах мицетофилоидных двукрылых в широком смысле *Mycetobiidae* рассматриваются Генделем [Hendel, 1938] и Геннигом [Hennig, 1954]. К этому же комплексу их относит Родендорф [1946, 1964, 1977 и др.], помещая вблизи *Keroplataidae* и *Macroceridae*. В это же время некоторые авторы на основании анализа имагинальных и личиночных признаков приходят к выводу о значительной удаленности *Mycetobia* Meig. от мицетофилоидных [Keilin, 1919; Edwards, 1916, 1926; Edwards, Keilin, 1928; Anthon, 1943; Кривошеина, 1969] и даже от бибиоидных двукрылых [Tuomikoski, 1961].

Сходство жилкования крыла *Mycetobia* Meig. и мицетофилоидных двукрылых, о котором пишут многие ученые [Hendel, 1938; Hennig, 1954] сугубо внешнее. У *Mycetobia* Meig. (рис. 1,1), как и у ряда представителей *Mycetophiloidea*—*Ditomyiidae*, *Bolitophilidae*, *Macroceridae* и *Keroplataidae* (рис. 1,4; 2,1; 2,2; 2,4), — три радиальные жилки крыла. Но на этом сходство кончается. У *Mycetobia* Meig. конечная радиальная (R_5) впадает перед вершиной крыла, и имеются четкие поперечные жилки (ta , tp). Радиальные жилки у *Macroceridae* и *Keroplataidae* смещены к переднему краю крыла, а поперечная жилка ta не выражена. Характер ветвления радиального сектора крыла у *Mycetobia* Meig. иной, чем у представителей всех четырех семейств.

Остановимся на признаках, сближающих *Mycetobia* Meig. с *Sylvicola* Harr. (рис. 1,2). Радиальный сектор ветвится на уровне задней поперечной жилки (tp). Характер ветвления радиальных жилок у *Mycetobia* Meig. весьма близок к таковому *Sylvicola* Harr., хотя у первого рода в положении радиального сектора относительно средней поперечной жилки (ta) можно отметить его смещение к вершине крыла. Наконец, следует указать на группу признаков, использовавшихся Туомикоски [1961] при анализе жилкования крыльев *Sylvicola* Harr. Такие признаки *Sylvicola* Harr., как почти параллельные и впадающие в передний край крыла две первые радиальные жилки, выгнутая по направлению к анальной лопасти кубитальная жилка, впадающая в край крыла под острым углом, в полной мере относятся к *Mycetobia* Meig., отделяя данный род от всех представителей мицетофилоидных двукрылых.

В отдельных работах *Mycetobia* Meig. сравнивается с *Pachyneura* Zett. [Hennig, 1954] и положение первого определяется как промежуточное между *Pachyneuridae* и мицетофилоидным комплексом (хотя и ближе к последнему). Действительно, в общей схеме жилкования крыла (рис. 1,1; 1,3) можно отметить сходные черты (например, положение радиального сектора). Но уменьшение числа радиальных жилок, иное положение кубитальной жилки, сильное развитие анальной лопасти крыла у *Mycetobia* Meig. указывают на значительную удаленность данного рода от *Pachyneuridae*.

По строению груди *Mycetobia* Meig. (рис. 3,7) не может быть сближен не с одной из групп мицетофилоидных двукрылых. Для рассмотренных нами представителей последних (рис. 3,5,6; рис. 4,1—3; рис. 5,1—6) характерен, как правило, массивный базистернит. Элементы пронотума, эпистерн и базистернит разделены четкими швами или обособлены. Между тем, для *Mycetobia* Meig. характерно слияние пронотума с эпистерном,

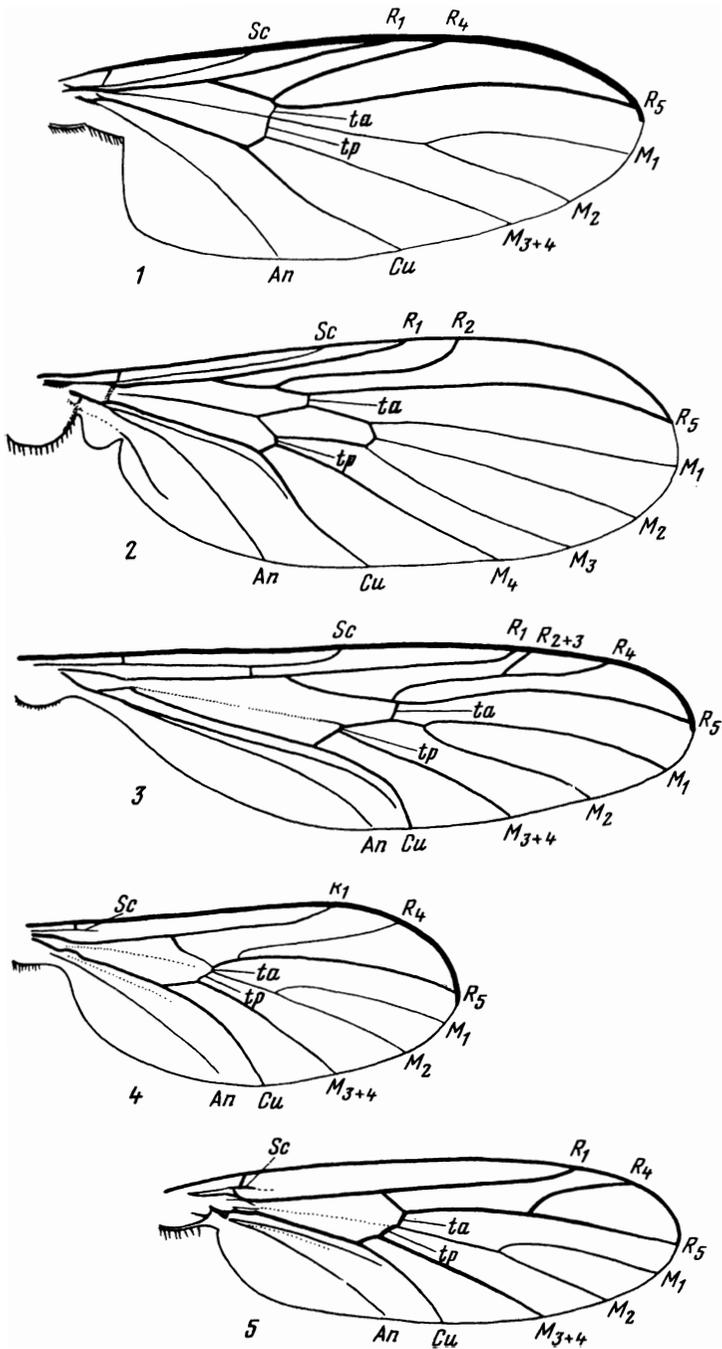


Рис. 1. Строение крыла

1 — *Mycetobia* sp. (Mycetobiidae), 2 — *Sylvicola* sp. (Anisopodidae), 3 — *Pachyneura fasciata* Zett. (Pachyneuridae), 4 — *Ditomyia fasciata* (Meig.) (Ditomyiidae), 5 — *Symmerus fuscicaudatus* Saigusa (Ditomyiidae)

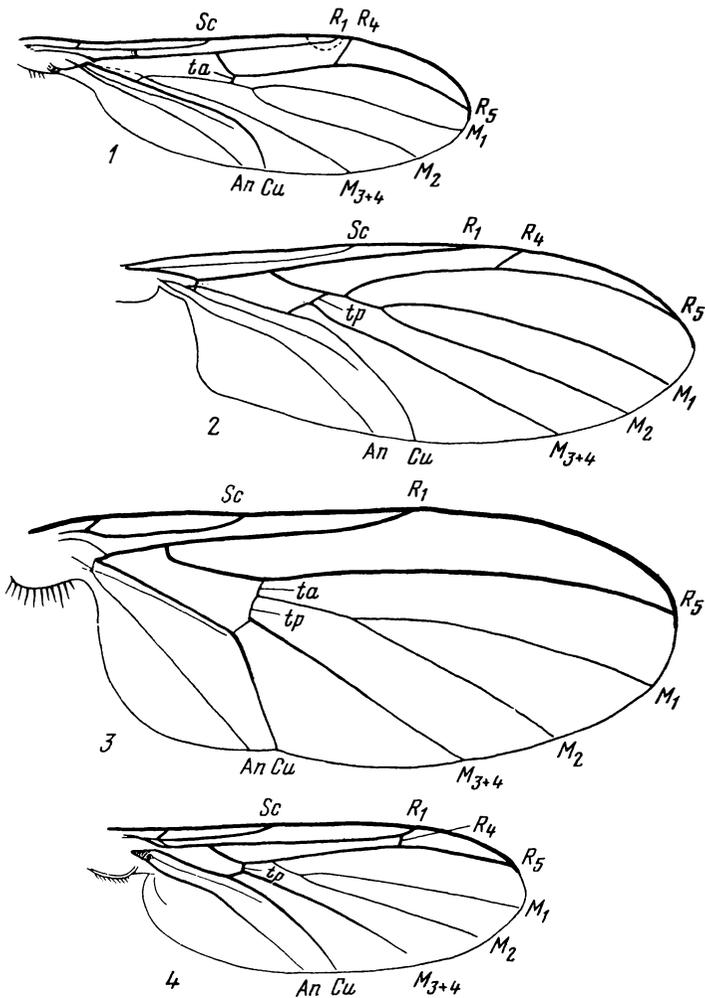


Рис. 2. Строение крыла

1 — *Bolitophila nigrolineata* Landr. (Bolitophilidae), 2 — *Macrocera* sp. (Macroceridae), 3 — *Diadocidia* sp. (Diadocidiidae), 4 — *Keroplatus testaceus* Dalm. (Kerophatidae)

в результате чего образуется единое склеротизованное полукольцо, что наблюдается также у *Sylvicola* Harr. (рис. 3,2). Для обоих родов характерно наличие престернита, а также крупных боковых и задних цервикальных склеритов. Отличие от *Sylvicola* Harr. проявляется только в наличии более длинных боковых выступов базистернита, достигающих эпистерна. Как для *Mycetobia* Meig., так и для *Sylvicola* Harr. характерен хорошо развитый валикообразный пронотум, значительно видоизмененный у большинства мицетофилоидных двукрылых.

Сходство в строении переднегруди *Mycetobia* Meig. и *Pachyneura* Zett. или *Hasperinus* Walk. (рис. 3,3; 3,4) чисто внешнее. В обоих случаях наблюдается укрепление переднего отдела груди, но достигающееся совершенно различными средствами.

У *Pachyneura* Zett. передний отдел пронотума и эпистерна разделены швом, а базистернит вместе с эпистерном образуют единый склерит, при этом его внутренний выступ, очевидно, соответствует слившемуся с ним заднему цервикальному склериту. Престернит массивный и сближен с базистернитом (отделен от него четким швом). У *Hesperinus* Walk. размеры склеритов переднегруди значительно меньше, сохраняется шов между пронотумом и эпистерном, но отсутствует престернит, а задний цервикальный склерит обособлен. Таким образом, у *Pachyneura* и *Hesperinus* специализация выражается в усилении вентро-латерального отдела переднегруди, в то время как у *Mycetobia* Meig., как и у *Sylvicola* Harr., происходит усиление дорсо-латерального отдела.

По строению детально изученных личинок *Mycetobia* Meig. очень близки *Anisopodidae*: амфипейстический тип трахейной системы, удлиненные ротовые части с 2-члениковыми мандибулами, лопастевидная верхняя губа с характерными премандибулами, строение и положение тенториальных стержней и др. Все перечисленные признаки настолько далеки от признаков, наблюдаемых у личинок мицетофилоидных и бибионоидных двукрылых, что не возникает необходимости проводить их сравнительный анализ. Конечно, можно пойти и по пути объяснения этих отличий апоморфизмом признаков личинок *Mycetobia* Meig., как это сделал Генниг [Hennig, 1954]. Но такой подход не помогает решению вопроса, тем более, что отличия личиночной фазы подкрепляются не менее четкими отличиями имаго.

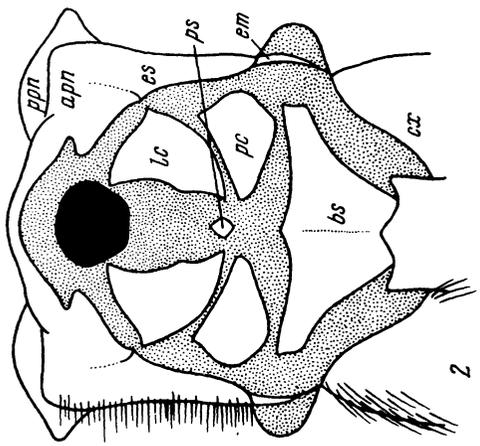
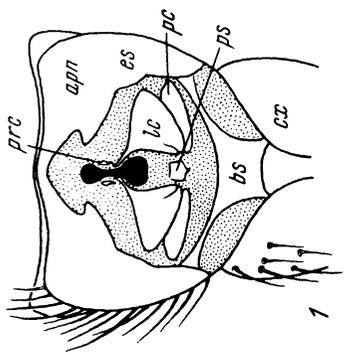
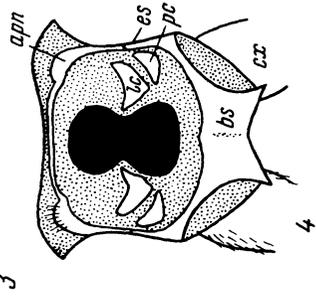
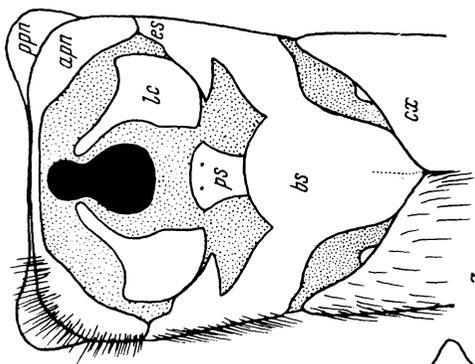
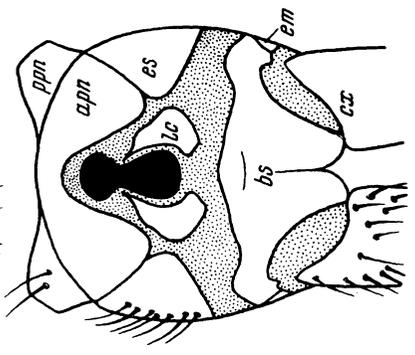
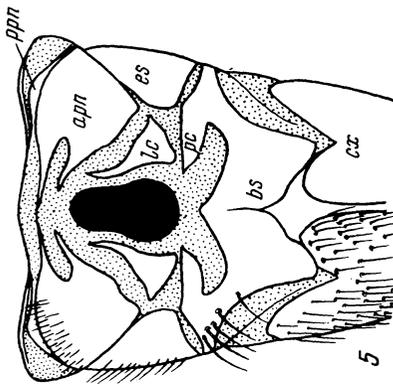
Вопрос о положении *Mycetobiidae* среди двукрылых, с нашей точки зрения, решается однозначно и только в плане значительной удаленности от мицетофилоидных двукрылых.

Положение семейства *Ditomyiidae*. Со времени первоописаний родов *Ditomyia* Winn. и *Symmerus* Walk. не возникало сомнений относительно принадлежности дитомиид к мицетофилоидным двукрылым. Но своеобразие его представителей приводило к неоднократному обсуждению статуса этой группы. Так, еще в 1917 г. [Malloch, 1917] было высказано предположение, что *Ditomyia* Winn. и *Symmerus* Walk., распространенные в Голарктике, — представители самостоятельного семейства. Эдвардс [Edwards, 1921] нашел у имаго ряд признаков (относительно длинная R_4 , укороченная субкостальная жилка, крепкие щетинки переднеспинки и т. д.), отличающих их от всех остальных мицетофилоидных двукрылых, но не выделил дитомиид в самостоятельное семейство. Между тем исследование личиночных признаков *Ditomyiidae* [Keilin, 1919; Madwar, 1937; Кривошеина, Мамаев, 1967] говорит об их резкой обособленности от остальных мицетофилоидных двукрылых. На этом основании даже авторы, не признающие семейственной самостоятельности большинства групп [Keilin, 1919; Madwar, 1937; и др.], выделяют дитомиид в самостоятельное семейство.

Рис. 3. Переднегрудной отдел имаго спереди (голова удалена)

1 — *Mycetobia* sp. (*Mycetobiidae*), 2 — *Sylvicola* sp. (*Anisopodidae*), 3 — *Pachyneura fasciata* Zett. (*Pachyneridae*), 4 — *Hesperinus rohdendorfi* Kriv. et Mam. (*Hesperinidae*), 5 — *Symmerus fuscicaudatus* Saigusa (*Ditomyiidae*), 6 — *Asioditomyia japonica* (Sasakawa) (*Ditomyiidae*)

Обозначения: *apn* — передняя часть переднеспинки, *bs* — базистернит, *cx* — передней тазик, *et* — эпимер, *es* — эпистерн, *lc* — боковой цервикальный склерит, *pc* — задний цервикальный склерит, *ppn* — задняя часть переднеспинки, *prc* — передний цервикальный склерит, *ps* — престернит



Ditomyiidae по строению крыла (рис. 1,4,5) относительно близки к *Pachyneura* Zett. (рис. 1,3), хотя казалось бы намечается резкое различие, связанное с разным числом радиальных жилок (3 или 4). Так, для *Ditomyia* Winn. и *Pachyneura* Zett. характерно слабое развитие анальной доли крыла и наличие длинной радиальной жилки R_4 . Определенная специализация *Ditomyia* Winn. и отчасти *Symmerus* Walk. выразилась в сильной редукции субкостальной жилки (хорошо развитой у *Pachyneuridae* и большинства мицетофилоидных двукрылых). По общему плану строения переднегрудного отдела Ditomyiidae также могут быть в определенной степени сближены с *Pachyneura* Zett. (рис. 3,3). Так, у *Symmerus* Walk. (рис. 3,5) пронотум и эпистерн разделены четким швом, а задние цервикальные склериты слиты с базистернитом, образуя внутренние выступы, как у *Pachyneura* Zett. Но в то же время у *Symmerus* Walk. отсутствует престернит, что следует рассматривать как элемент большей специализации. Еще более специализирован грудной отдел *Asioditomyia Saigusa* (рис. 3,6), что находит отражение в полном отсутствии выраженных участков задних цервикальных склеритов.

Изучение морфологии личинок *Symmerus* Walk., *Ditomyia* Winn. и *Asioditomyia Saigusa* показало, что целый ряд признаков (хорошо развитые антенны, массивные грызущие мандибулы, слабо видоизмененные не склеротизованные максиллы, наличие 8 пар брюшных дыхалец и положение задней пары на дорсальной стороне тела) отчасти сближает их с личинками бибионоидных двукрылых, особенно с наиболее древними группами, например *Pachyneura* Zett. Между тем для личинок Ditomyiidae характерен целый комплекс признаков, типичных для наименее специализированных представителей мицетофилоидных двукрылых (удлиненная фронтотрихальная пластинка головы, доходящая до заднего края головной капсулы, наличие выемок на заднем крае капсулы, отсутствие четко обособленного стипеса, слияние максиллярного щупика со стипесом, наличие небольшой слабо склеротизованной нижней губы и др.).

Таким образом, у Ditomyiidae, несмотря на несомненную принадлежность к мицетофилоидным двукрылым, наблюдаются определенные связи с бибионоидным комплексом.

Обратимся теперь к анализу связей, выявляющихся у дитомиид с представителями наименее специализированных групп мицетофилоидных двукрылых.

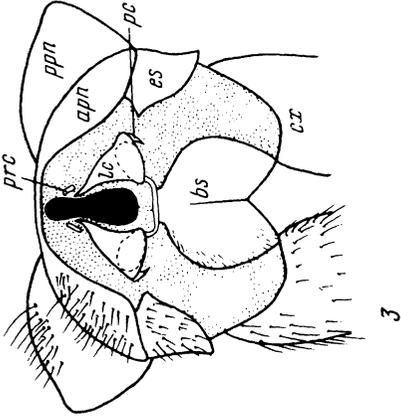
В строении крыла *Symmerus* Walk. наибольшее сходство обнаруживается с *Macroceridae*, *Keroplastidae*, *Diadocidiidae*, с одной стороны, и с *Bolitophilidae* — с другой. С первыми двумя группами их сближает общий план расположения жилок. Однако крыло *Macrocera* Meig. (рис. 2,2) и *Keroplatus* Bosc. (рис. 2,4) более специализировано, что выражается в смещении радиального сектора к переднему краю крыла, развитии анальной лопасти (особенно у *Macrocera* Meig.), редукции та. Последний признак присущ также некоторым дитомиидам (*Asioditomyia Saigusa*, *Celebesomyia Saigusa*) [Saigusa, 1973a, рис. 40; 1973b, рис. 1], что делает жилкование их крыла еще более похожим на таковое у *Macrocera* Meig. и *Keroplatus*



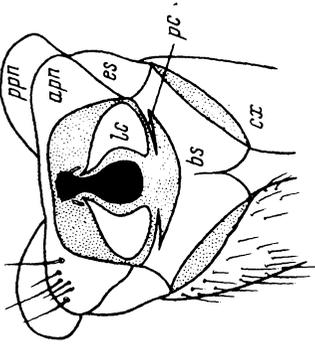
Рис. 4. Переднегрудной отдел имаго и голова личинок (спереди)

1 — *Macrocera* sp. (*Macroceridae*), 2 — *Diadocidia* sp. (*Diadocidiidae*), 3 — *Keroplatus testaceus* Dalm. (*Keroplastidae*), 4 — *Symmerus brevicornis* Okada (*Ditomyiidae*), 5 — *Keroplatus* sp. (*Keroplastidae*), 6 — *Boletina ingrata* Stack. (*Mycetophilidae*)

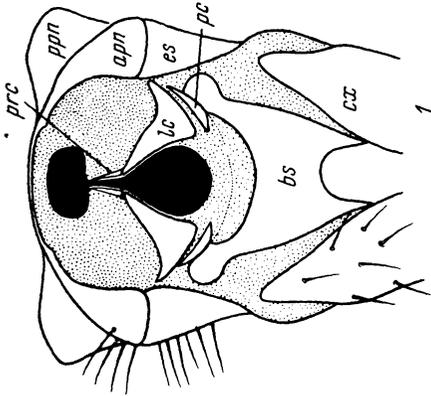
Обозначения: *md* — мандибула, *mx* — максиллы, остальные обозначения см. на рис. 3.



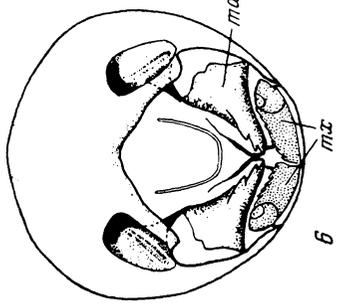
3



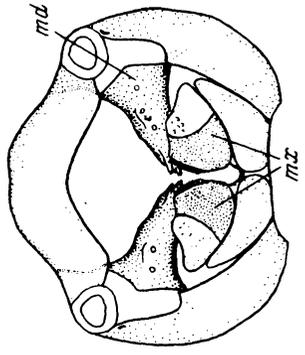
2



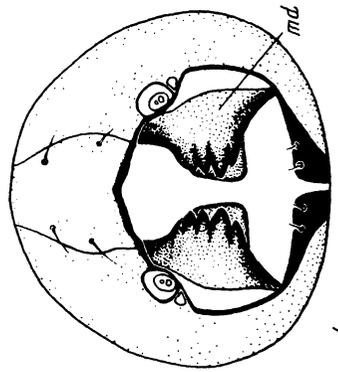
1



6



5



4

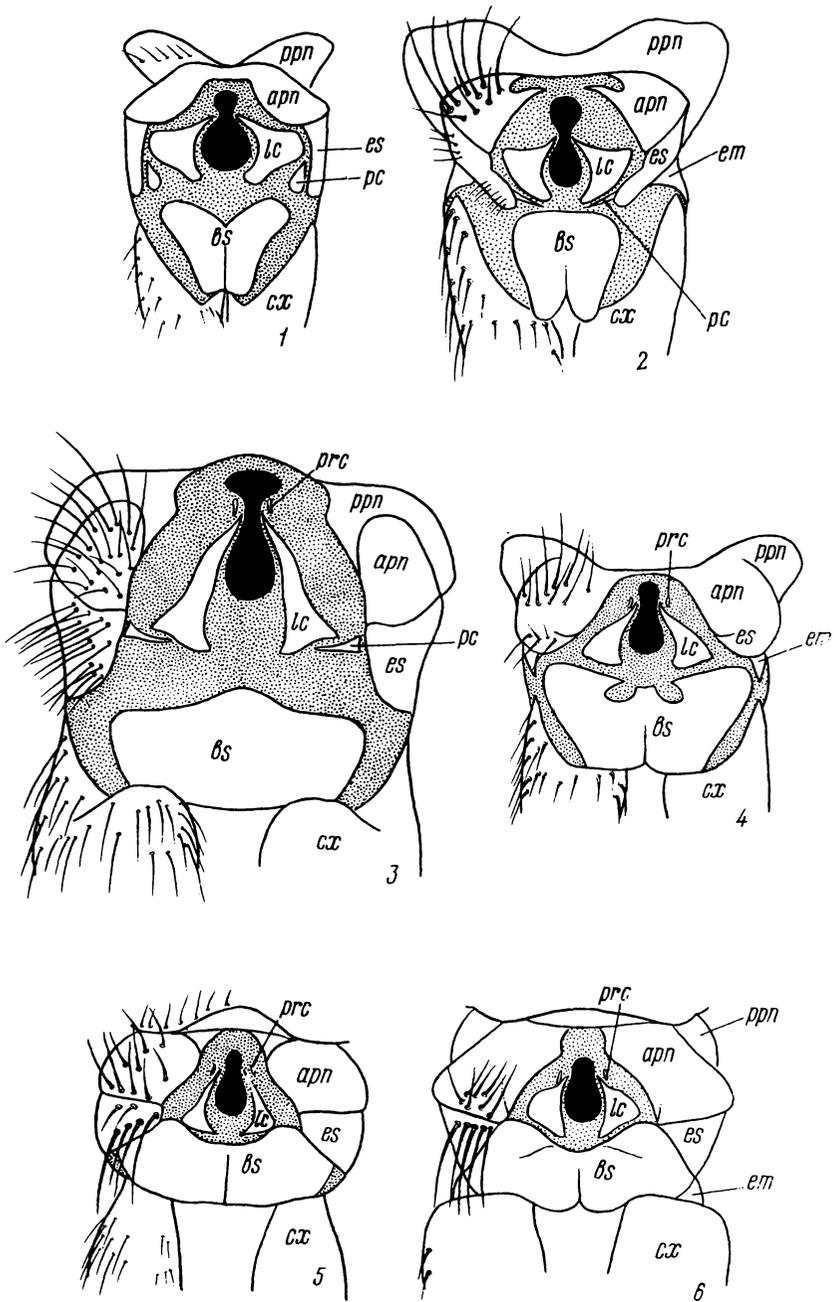


Рис. 5. Переднегрудной отдел имago спереди (голова удалена)

1 — *Bolitophila nigrolineata* Landr. (Bolitophilidae), 2 — *Boletina ingraca* Stack. (Mycetophilidae), 3 — *Sciophila rufa* Meig. (Mycetophilidae), 4 — *Mycomya* sp. (Mycetophilidae), 5 — *Mycetophila cingulum* Meig. (Mycetophilidae), 6 — *Brachyzepe bisignata* Winn. (Mycetophilidae)

Обозначения см. на рис. 3.

Bosc. Несмотря на то, что у *Diadocidiidae* только 2 радиальных жилки (рис. 2, 3), в строении их крыла также отмечаются черты сходства с *Ditomyiidae*. Это проявляется в форме и положении R_1 , а также положении Cu и Ap , сходящихся к вершине.

Для крыла *Volitophila Meig.* характерны общие с дитомидами наиболее древние черты, выражающиеся в сохранении длинной костальной жилки (R_5 впадает в вершину крыла), поперечной ta , а также отсутствии развитой анальной лопасти крыла (рис. 2,1). В то же время у *Volitophila Meig.* проявляются определенные черты специализации, связанные со смещением основания медиальных жилок к основанию крыла. В качестве доказательства такого направления специализации может служить крыло более специализированных представителей *Mycetophilidae* (рис. 6,1—4), у которых наблюдается дальнейшее смещение основания медиальных жилок.

По строению перпендикулярного отдела наибольшие связи у *Ditomyiidae* с *Macroceridae* и *Diadocidiidae*. Для *Symmerus Walk.* (рис. 3,5), *Macrocera Meig.* (рис. 4,1) и *Diadocidia Ruthe* (рис. 4,2) характерен массивный базистернит с большими боковыми выступами, с которыми сближены (*Macrocera Meig.*) или слиты (*Diadocidia Ruthe* и *Symmerus Walk.*) задние цервикальные склериты. При этом у *Diadocidia Ruthe* в строении грудных склеритов наблюдается дальнейшая специализация, намечающаяся у *Symmerus Walk.*, — сближение базистернита и эпистерна и уменьшение задних цервикальных склеритов. Заметно обособлен от рассматриваемых родов по строению переднегруди *Keroplatus Bosc.* (рис. 4,3), характеризующийся сравнительно небольшим без боковых выростов базистернитом.

Строение переднегрудного отдела *Volitophila Meig.* (рис. 5,1) говорит о его значительных отличиях от рассматриваемой группы и более тесных связях с *Mycetophilidae*, а также о его слабой специализации, выражающейся в обособленности склеритов друг от друга. Базистернит крупный, без удлинненных боковых выступов, задние цервикальные склериты обособлены от базистернита. Строение груди различных представителей *Mycetophilidae* можно представить как дальнейшие этапы специализации более примитивной исходной для них формы, близкой к *Volitophila Meig.* Так, для *Sciophilinae* (*Boletina Staeger.*, рис. 5,2, *Sciophila Meig.*, рис. 5,3) характерен более массивный базистернит при сохранении обособленных задних цервикальных склеритов. У *Mycetophilinae* (*Mycetophila Meig.*, рис. 5,5 и *Brachyzeza Winn.*, рис. 5,6) наблюдаются дальнейшее разрастание базистернита, соприкасающегося с эпистерном, и редукция задних цервикальных склеритов. *Mycomya Rond.* (*Sciophilinae*, рис. 5,4) является как бы промежуточной формой, для которой характерен не соприкасающийся с эпистерном базистернит, но задние цервикальные склериты редуцированы.

Для данной группы *Mycetophiloidea* характерно отсутствие боковых выступов базистернита, имеющих у *Ditomyiidae*, *Macroceridae* и *Diadocidiidae*, а также у *Pachyneuridae*. Если эти элементы переднегруди рассматривать как остатки прекоксальных склеритов [термин, употребляемый Speight, 1969] или трохантина [по терминологии Crampton, 1925], то их отсутствие говорит о большей степени специализации (возникшей в результате слияния этого склерита с базистернитом или его исчезновения). При этом укрепление вентро-латеральной части переднегруди (у *Mycetophila Meig.* и *Brachyzeza Winn.*) происходит за счет вторичного разрастания базистернита.

Наблюдаемая по имагинальным признакам связь между *Ditomyiidae* и целым комплексом таких семейств, как *Macroceridae*, *Diadocidiidae*,

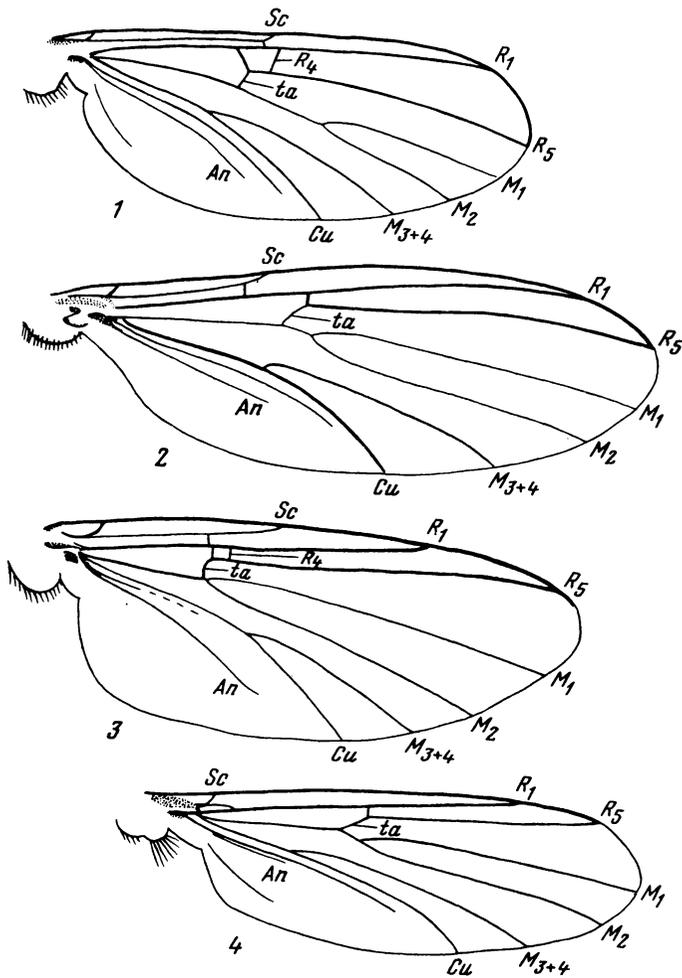


Рис. 6. Строение крыла

1 — *Mycetomya* sp. (Mycetophilidae), 2 — *Boletina ingraca* Stack. (Mycetophilidae), 3 — *Sciophila rufa* Meig. (Mycetophilidae), 4 — *Brachypeza bisignata* Winn. (Mycetophilidae)

отчасти *Keroplatae*, подтверждается и при анализе личиночных признаков. Именно для представителей трех последних семейств характерны личинки, обладающие массивными с небольшим числом крепких зубцов мандибулами. Характер их прикрепления к головной капсуле близок таковому *Ditomyiidae* (рис. 4,4,5), их движение осуществляется в горизонтальной плоскости. В пределах этих групп наблюдается изменение длины мандибул от коротких широких у мицетофагов (*Diadocidiidae*) [Laštovka, Matile, 1972, рис. 28] до удлинённых у мицето-зоофагов [*Keroplatus* Bosc. (рис. 4,5)] и зоофагов (*Platyura* Meig., *Macrocera* Meig.) [Laštovka, 1972]. Группа в целом представляет собой существенный шаг по пути специализации, по сравнению с *Ditomyiidae*, выразившейся в следующем: развитии пластинчатых максилл, несущих по внутреннему серповидно изогнутому краю многочисленные зубцы, редукции усиков, наличии удлинённых с венцом зубцов на конце склеритов, расположенных на вентральной

стороне верхней губы, а также редукции дыхалец. Уменьшение числа дыхалец на теле несомненно связано с образом жизни личинок. У обитающих на поверхности разлагающейся древесины внутри слизистых трубочек личинок *Diadocidiidae* сохранилась лишь первая пара дыхалец. У обитающих во влажных условиях, обычно под тонкой прозрачной пленкой на поверхности грибов-трутовиков, личинок *Macroceridae* и *Keroplastidae* дыхальца полностью редуцированы.

Определенная обособленность *Bolitophilidae* и *Mycetophilidae* от предыдущего комплекса, выявленная при анализе имагинальных признаков, подтверждается также при исследовании личинок. Именно в этих группах существенные изменения наблюдаются не только в строении максилл, но и мандибул. Последние сильно смещены на вентральную сторону, что достигается удлинением сочленованного дорсального выступа головной капсулы (рис. 4,6). При этом у обитающих на поверхности рыхлой древесины или в своеобразных полостях в ее толще личинок *Sciophilinae* мандибулы (рис. 4,6) еще слабо изменены по форме и во многом напоминают по строению мандибулы личинок *Diadocidiidae*. У личинок — мицетофагов *Bolitophilidae* и некоторых *Mycetophilidae*, обитающих в плодовых телах различных, в том числе дереворазрушающих, грибов наблюдается дальнейшая специализация. Мандибулы сближены с максиллами и несколько напоминают их по форме — плоские, по внутреннему закругленному краю с многочисленными зубцами.

Изменения, наблюдаемые в строении трахейной системы в зависимости от образа жизни, такого же порядка, как в предыдущей группе. Дыхальца хорошо развиты у свободноживущих *Bolitophilidae* и *Mycetophilidae* и сильно редуцированы у обитающих в слизистых трубочках или в пенистых выделениях слюнных желез *Sciophilinae* (например, *Boletina ingraca* Stack. — пропнейстическая форма). Личинки *Bolitophilidae*, как и имаго, характеризуются целым рядом черт плезиоморфного порядка: хорошо развитые 3-члениковые усики, слабо редуцированная нижняя губа, относительно примитивное строение дыхалец [Madwar, 1937, рис. 73—82]. В то же время для личинок характерны такие черты, как вставочные пластинки на вентральной стороне головной капсулы отсутствие простеки на мандибулах, резко выделяющие их среди мицетофилоидных двукрылых.

Таким образом, целый комплекс признаков указывает на наличие четких связей *Bolitophilidae* с *Mycetophilidae*. Однако следует отметить, что сохранение у первых многих плезиоморфных черт указывает на то, что их обособление произошло на ранних этапах становления этих групп.

* * *

Проведенный анализ признаков дает основание говорить о том, что *Mycetobiidae*, несомненно, сближаются в большей степени с *Anisopodidae*, чем с мицетофилоидными двукрылыми, от которых они сильно удалены по всему комплексу признаков как имаго, так и личинок. Гораздо сложнее определить их дальнейшее положение. По строению крыла, а в определенной степени и груди, они значительно отличаются от *Anisopodidae*, и, кажется нет достаточных оснований рассматривать их в рамках одного надсемейства. Вполне возможно, что наиболее правильная точка зрения Туомикоски [Tuomikoski, 1961], предлагающего выделить из *Vibionomorpha* инфраотряд *Anisopodomorpha*, куда и следует включить *Mycetobiidae*. Но такой подход требует кардинального пересмотра структуры всего инфраотряда *Vibionomorpha* и выходит за рамки настоящего исследования.

Наиболее изолировано среди мицетофилоидных двукрылых семейство *Ditomyiidae*, обнаруживающее наибольшее число плезиоморфных

черт по сравнению с остальными мицетофилоидами, а также определенные связи с *Pachyneura* Zett. и *Hesperinus* Walk. Кажется целесообразным рассмотреть *Ditomyiidae* как семейства, произошедшего с *Pachyneuridae* и *Hesperinidae* от общих предков, но обособившегося ранее, чем остальные группы мицетофилоидного комплекса. Остается не совсем ясным вопрос о положении *Keroplastidae*, *Macroceridae* и *Diadocidiidae*, наиболее близких к *Ditomyiidae* среди всех мицетофилоидных двукрылых; скорее всего, их обособление произошло ранее остальных *Mycetophiloidea* вслед за *Ditomyiidae*.

Рядом авторов большое внимание уделяется семейству *Bolitophilidae*, которое является "непосредственным потомком исходных форм мицетофилоидных и бибиоидных двукрылых" [Родендорф, 1946, 1964 и др.]. Действительно, сем. *Bolitophilidae* довольно своеобразно, но наряду с целым рядом плезиоморфных черт для него характерны признаки глубокой специализации. Это дает основание говорить о его большой обособленности от сем. *Ditomyiidae* и относительно близких к нему семейств, чем от специализированных представителей *Mycetophilidae*. Решающим моментом в данном заключении является выявленное сходство в строении ротового аппарата личинок. Мало вероятно, чтобы такие сходные структуры возникли параллельно в разных сильно удаленных ветвях развития. К такому же выводу можно прийти и на основании анализа строения крыла и переднегрудного отдела имаго. Представляется целесообразным предположить, что обособление *Bolitophilidae* произошло на достаточно ранних этапах становления признаков *Mycetophiloidea*, но позже отделения предковых форм *Ditomyiidae* и, возможно *Keroplastidae*, *Macroceridae* и *Diadocidiidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Кривошеина Н.П.* Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М.* Новые данные по семейству *Hesperinidae* и *Pachyneuridae* и их положение в отряде двукрылых (Diptera). — Зоол. журн., 1967, 46, № 2. с. 235—247.
- Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М.* Новые данные о реликтовых двукрылых семейства *Pachyneuridae* (Diptera). — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1972, 11, с. 13—18.
- Родендорф Б.Б.* Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых *Oligoneura* (Diptera, Nematocera) — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1946, 13, № 2. 108 с.
- Родендорф Б.Б.* Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1951, 35. 177 с.
- Родендорф Б.Б.* Историческое развитие двукрылых насекомых. М.: Наука, 1964.
- Родендорф Б.Б.* Система и филогенез двукрылых. — В кн: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л.: Наука, 1977, с. 81—88.
- Штакельберг А.А., Островерхова Г.П.* Сем. *Bolitophilidae*, *Ditomyiidae*, *Ceroplastidae*, *Diadocidiidae*, *Macroceridae*, *Manotidae*, *Mycetophilidae*. — В кн: Определитель насекомых европей-
- Anthorn H.* Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien. — Spol. zool. mus. hauniensis, 1943, 3, p. 1—61.
- Crampton G.C.* A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the non-tipuloid nematocerous Diptera. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1925, 18, p. 49—74.
- Delfinado M.D., Hardy D.E.* A catalog of the Diptera of the Oriental Region. Honolulu: Univ. Press Hawaii, 1973, 1. 443 p.
- Edwards F.W.* On the systematic position of the genus *Mycetobia* Mg. (Diptera, Nematocera). — Ann. Mag. Natur. Hist., 1916 (8), N 17, p. 108—115.
- Edwards F.W.* A note on the dipterous subfamily *Ditomyiinae*, with description of new recent and fossil forms. — Ann. Mag. nat. Hist., 1921 (9), N 7, p. 431—437.
- Edwards F.W.* British fungus-gnats (Diptera: *Mycetophilidae*) with a revised generic classification of the family. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1925, p. 505—670.
- Edwards F.W.* The phylogeny of Nematocerous Diptera, a critical review of some recent suggestions. — Verh. III Intern. Entomol. Kongr. Zurich, 1926, S. 111—130.
- ской части СССР. Л.: Наука, 1969. 5. № 1, с. 247—320.

- Edwards F.W., Keilin D.* Fam. Protorhyphidae, Anisopodidae, Pachyneuridae, Trichoceridae. — Gen. insect., 1928, fasc. 190, p. 1–41.
- Hendel F.* Diptera. — In: *Kükenthal — Krumbach. Handbuch der Zoologie*, 1938, Bd. 4, H. 2, Teil 2, S. 1729–1998.
- Hennig W.* Die Larvenformen der Dipteren. B., 1948. Bd. 1.
- Hennig W.* Flügelgeader und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Entomol., 1954, 4, N 3/4, S. 245–388.
- Hennig W.* Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. — Beitr. Entomol., 1958, 8, N 5/6, S. 505–688.
- Hennig W.* Neue Untersuchungen über die Familien der Dipteren Schizophora (Diptera: Cyclorrhapha). — Stuttgart. Beitr. Naturk., 1971, 226, S. 1–76.
- Keilin D.* On the structure of the larvae and the systematic position of the genera *Mycetobia* Mg., *Ditomyia* Winn., and *Symmerus* Walk. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1919, 8, p. 576–590.
- Lastovka P.* Předběžná ekologická klasifikace čeledi Mycetophilidae (Diptera). — Sb. Jihočeského muz. Česk. Budejovicích, Přír. vědy, 1972, 12, suppl. 2, s. 91–93.
- Lastovka P., Matile L.* Revision des Diadocidia holarctiques (Diptera, Mycetophilidae). — Ann. Soc. entomol. France, 1972, 8, N 1, p. 205–223.
- Madwar S.* Biology and morphology of the immature stages of Mycetophilidae. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1973, B 227, p. 1–110.
- Malloch J. R.* A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. Pt 1. — Bull. U.I.I. State Lab. Natur. Hist., 1917, 12, p. 161–410.
- Saigusa T.* A systematic study of the Mycetophilidae of Japan (Diptera). Pt 1. A revision of the subfamily Ditomyiinae. — Sieboldia, 1973a, 4, N 3, p. 167–215.
- Saigusa T.* A new genus and species of the Ditomyiinae from Celebes (Diptera: Mycetophilidae). — Sieboldia, 1973b, 4, N 3, p. 217–223.
- Shaw F.R.* A contribution to the phylogeny of the Mycetophilidae. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1948, 41, N 2, p. 189–199.
- Shaw F.R., Shaw M.M.* Relationships of certain genera of fungus gnats of the family Mycetophilidae. — Smithsonian Miscel. Coll., 1951, 117, N 2, p. 1–23.
- Speight M.C.D.* The prothoracic morphology of Acalyptrates (Diptera) and its use in systematics. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1969, 121, N 9, p. 325–421.
- Tuomikoski R.* Zur Systematik der Bibionomorpha (Diptera) I. Anisopodidae und Protorhyphidae. — Ann. Entomol. Fenn., 1961, 27, N 2, S. 65–69.
- Ulrich H.* Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax des Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. Zool. Staatssamml. München, 1971, 15, S. 1–44.

УДК 595.773.4

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК МИЦЕТОФИЛОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ РОДА SCIORHILA MEIG. (Diptera, Mycetophilidae)

А.И. ЗАЙЦЕВ

В последнее время при решении целого ряда вопросов в таксономии и филогенетике различных групп насекомых стало уже традиционным обращаться к признакам их преимагинальных фаз. Во многих случаях привлечение таких данных способствует уточнению положения отдельных представителей в системе группы и выявлению их родственных связей. Семейство Mycetophilidae изучено в этом плане крайне слабо. Сведения по морфологии личинок данной группы носят весьма фрагментарный характер. Единственной крупной сводкой по личинкам Mycetophilidae до последнего времени оставалась работа Мэдвара [Madwar, 1937]. Лишь в последние годы намечился определенный прогресс в изучении морфологии преимагинальных фаз мицетофилоидных двукрылых. Предприняты отдельные попытки использовать личиночные признаки при решении таксономических вопросов

[Matile, 1971], описан ряд новых форм [Plassmann, 1972, Plachter, 1979], составлены характеристики личинок некоторых родов [Laštovka, 1970, 1972a]. Однако преимагинальные фазы не только большинства видов *Mycetophiloidea*, но и многих родов до настоящего времени неизвестны.

Изучение личинок мицетофилоидных двукрылых весьма интересно также в морфо-экологическом плане. Уже создана экологическая классификация известных форм [Laštovka, 1972b], однако она носит лишь предварительный характер. Перспективными представляются исследования адаптивных изменений различных систем личиночных органов *Mycetophiloidea*, связанных с переходом к мицетофагии и совершенствованием ее как основного типа питания. Прогресс в решении как первого, так и второго вопроса теснейшим образом связан с детальным изучением возможно большего числа личинок данной группы.

В настоящей работе рассмотрена морфология личинок последнего возраста 6 видов рода *Sciophila* Meig. Имеющиеся до настоящего времени сведения по преимагинальным фазам этих двукрылых ограничиваются описаниями личинок *S. rufa* Meig., *S. lutea* Macq., *S. dziedickii* Edw. [Plassmann, 1972], *S. hirta* Meig. [Plachter, 1979], а также неидентифицированного вида [Madwar, 1937]. В задачу автора входило составление общей характеристики личиночных признаков данного рода, а также выявление различий в строении ротовых аппаратов, связанных с особенностями пищевой специализации личинок.

Автор признателен Т.В. Гусаковой, М.Л. Данилевскому и Н.П. Кривошейной, предоставившим свои материалы по некоторым видам *Sciophila*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК

Sciophila Meig.

Тело сильно удлинненное. Живые личинки, как правило, с характерной пигментацией покровов, образующей мраморный рисунок и исчезающей после фиксации.

Головная капсула (рис. 1, 5) удлинненная конусовидная, втягивающаяся в переднегрудь. Передние, задние и медиовентральные края ее склеротизированы значительно сильнее, чем вся остальная поверхность. Фронтально-клипеальная пластинка удлинненно-треугольная с несколькими, расположенными вдоль лобных швов, мелкими округлыми сенсиллами. Две такие же сенсиллы расположены у переднего края пластинки. Лобные швы сливаются на уровне заднего края головной капсулы. Эпикраниальные пластинки сзади с небольшими боковыми выемками. Каждая из пластинок несет мелкие округлые сенсиллы: 2 из них расположены сверху, вдоль лобного шва, 1 — сверху у заднего края, 1 — на латеральной поверхности и 2 — на вентральной стороне. Медиовентральные края пластинок спереди сближены на значительном протяжении, затем расходятся в стороны; задние края образуют выступы, направленные медиально и соединяются узкой полоской прозрачной кутикулы. Максиллярные пластинки треугольные, сильно склеротизованные, отделены четким швом от эпикраниальных пластинок и несут по 3 округлые сенсиллы. Антенны (рис. 1, 7) сильно редуцированные. Единственный членик представлен участком прозрачной кутикулы, окруженным кольцом темного хитина, и несет 3 очень мелкие сенсиллы на небольшом выступе и 2 округлые сенсиллы, расположенные латерально. Хитиновое кольцо, окружающее усик, с округлой сенсиллой на переднем крае. Глазки очень маленькие, округлые, расположены у переднего края головной капсулы, латеральнее антенн (рис. 1, 7).

Верхняя губа (рис. 2, 1) овальная или овально-прямоугольная. Базаль-

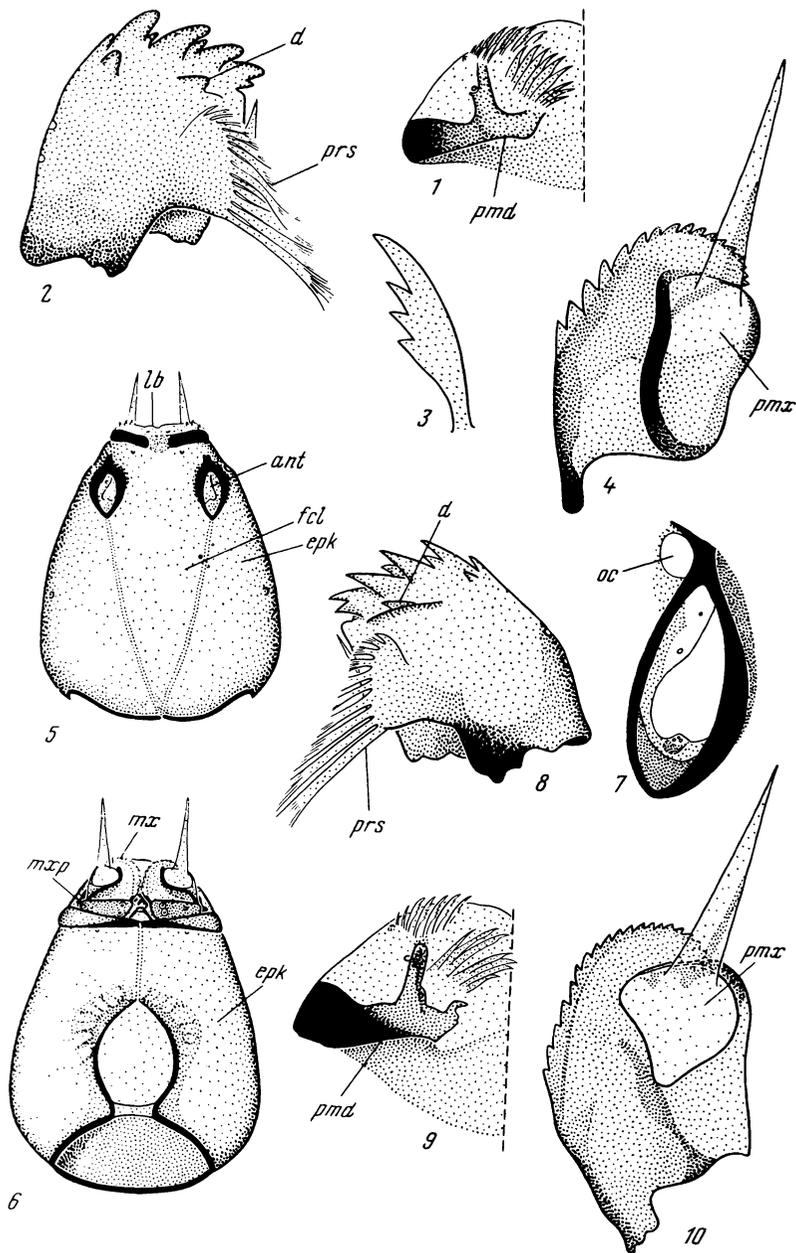


Рис. 1. Детали строения личинок *Sciophila lutea* Macq. (1-4) и *Sciophila varia* (Winn.) (5-10)

1, 9 — верхняя губа с вентральной стороны, 2, 8 — мандибула с дорсальной стороны, 3 — гребенчатая пластинка передней ветви премандибулы, 4, 10 — максилла, 5 — голова сверху, 6 — голова снизу, 7 — антенна

Обозначения: *ant* — антенна; *epk* — эпикраниальная пластинка; *fcl* — фронтотемпальная пластинка; *lb* — верхняя губа; *mx* — максилла; *mxp* — максиллярная пластинка; *oc* — глазок. Остальные обозначения см. на рис. 1.

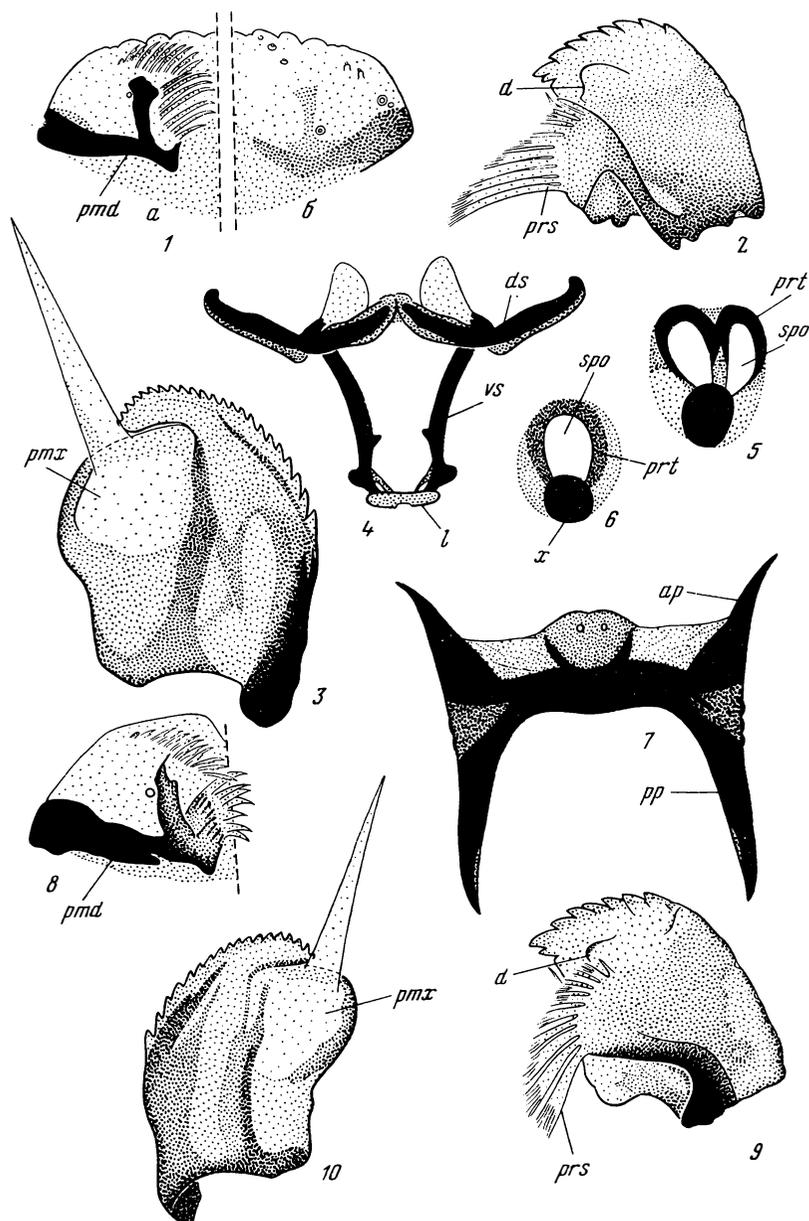


Рис. 2. Детали строения личинок *Sciophila rufa* Meig. (1–7) и *Sciophila limbatella* Ztt. (8–10)

1 – верхняя губа (а – с вентральной стороны, б – с дорсальной стороны); 2–9 – мандибула с дорсальной стороны, 3–10 – максилла, 4 – гипофаринкс и нижняя губа, 5 – переднегрудное дыхальце, 6 – первое брюшное дыхальце, 7 – склерит, охватывающий глотку, 8 – верхняя губа с вентральной стороны

Обозначения: *ap* – передний отросток склерита, охватывающего глотку; *d* – дорсальный зубец мандибулы; *ds* – дорсальный склерит гипофаринкса; *l* – нижняя губа; *pmd* – премандибула; *pmx* – максиллярный щупик; *pp* – задний отросток склерита, охватывающего глотку; *prs* – простека; *prt* – перитрема; *spo* – дыхательное отверстие; *vs* – вентральный склерит гипофаринкса, *x* – личиночный рубец дыхальца

ная часть дорсальной поверхности сильно склеротизованная. Склеротизация убывает по направлению к узкой светлой срединной полосе. Дорсальная сторона несет по 6 округлых и 2 более крупных цилиндрические сенсиллы, расположенные симметрично по обе стороны от средней линии. Вентральная сторона с 2 округлыми сенсиллами. К вентральной поверхности губы прилегают парные темные склериты с 2 апикальными ветвями. Подобные склериты у личинок многих длинноусых двукрылых рядом исследователей обозначаются как премандибулы [Goetghebuer, 1912, 1925; De Meijere, 1916; Bischoff, 1922; Steenberg, 1924; Anthon, 1943; Laštovka 1970, 1972a и др.]. Мэдвар [Madwar, 1937] показал, что эти образования не гомологичны премандибулам Campodea. Однако в силу сложившейся традиции мы считаем возможным использование данного термина для обозначения подвижных склеритов, примыкающих к верхней губе. К передним ветвям премандибул прилегает по ряду удлинённых узких пластинок с заостренными вершинами и гребенчатыми медиальными краями (рис. 1, 3), а также 1 латеральный зубец. Число этих выростов, как правило, постоянно для вида, и данный признак может быть использован в диагностике личинок. Задние ветви премандибул с длинными ножевидными, слегка изогнутыми пластинками. Их число также может быть использовано как видовой признак.

Мандибулы (рис. 1, 8, 2, 2) слегка уплощенные, с двумя округлыми сенсиллами на латеральной поверхности и 9 апикальными зубцами, 2 из которых, расположенные медиально, сближены. Длина зубцов и характер их расположения специфичны для родственных групп видов. Медиальная поверхность мандибулы несет заостренный перепончатый вырост. Дорсальная пластинка мандибулы с дополнительным зубцом или возвышением, расположенным в основании апикальных зубцов. Простека сильно развита, состоит из удлинённых узких пластинок с реснитчатыми вершинами. Число их может быть использовано как диагностический признак. Максиллы (рис. 1, 4) – плоские склеротизованные пластинки. Рукоятка максиллы очень короткая, сильно склеротизованная. Медиальный край внутренней лопасти с многочисленными зубцами, направленными вперед. Их количество у личинок одного вида может варьировать в небольших пределах, однако в ряде случаев этот признак можно использовать для диагностических целей. Наружная лопасть максиллы с апикально расположенной максиллярным щупиком, представляющим округлый участок тонкой кутикулы с очень длинным коническим выростом. Длина его, как правило, равна длине максиллы. Нижняя губа (рис. 2, 4) сильно редуцированная, представлена маленьким склеритом, расположенным между максиллами. Гипофаринкс (рис. 2, 4) образован сильно склеротизованными вентральными (вертикальными) и дорсальными (горизонтальными) стержнями. Вентральные стержни прилегают к нижней губе. Дорсальные в срединной части соединены с мандибулами. Передние края дорсальных стержней перепончатые и несут, как правило, мелкие шипики. Склерит, охватывающий глотку снизу (рис. 2, 7), темный, с длинными задними и более короткими передними отростками.

Покровы личинок тонкие. Поверхность сегментов тела с дорсальной стороны гладкая, с вентральной – с опорными шипиками, расположенными в задней части сегментов. Шипики переднегрудного сегмента либо не образуют четких рядов, либо расположены в 1 ряд. Средне- и заднегрудь, а также 1 и 8-й брюшные сегменты несут по 1 ряду шипиков. У отдельных видов шипики на заднегрудном сегменте отсутствуют. 2 – 7-й брюшные сегменты, как правило, с 2 рядами крупных шипиков. Последний сегмент несет обычно несколько нечетких рядов шипиков, широких хитиновых

пластинок и прерывистые ряды очень мелких шипиков. Шипики первых четырех сегментов тела направлены назад. Шипики передних рядов 5 – 10-го сегментов направлены **вперед**, задних – назад. Опорные хитиновые структуры 11 и 12-го сегментов направлены вперед.

Трахеальная система перипнейстического типа. Переднегрудные дыхальца (рис. 2, 5) значительно крупнее брюшных, с двумя дыхательными отверстиями, окруженными хорошо развитой перитремой, и отчетливым линочным рубцом. Брюшные дыхальца (рис. 2, 6) с 1 дыхательным отверстием. Отношение максимального диаметра переднегрудного дыхальца к таковому первого брюшного – от 1,3 до 2,0.

Личинки большинства видов развиваются на поверхности карпофоров различных грибов под покровом пленки из застывших выделений слюнных желез, или их тело заключено в слизистую трубочку. Некоторые виды связаны преимущественно с шляпочными грибами, развиваясь внутри плодовых тел. Обнаружены также ксилобионтные формы, обитающие в сильно разрушенной, рыхлой древесине, на поверхностях, покрытых пленкой грибного мицелия.

Sciophila rufa Meig.

Краткие сведения по морфологии личинок данного вида приведены в работе Плассмана [Plassmann 1972].

Личинки сероватые, с характерным мраморным рисунком на сегментах. Длина тела – 18–19 мм, длина головы – 0,7 мм, ширина – 0,6 мм.

Головная капсула сильно склеротизованная, темно-коричневая. Верхняя губа (рис. 2, 1) овальная. К передней ветви премандибулы примыкают 10 пластинчатых выростов, расположенных в ряд, и 1 небольшой зубец. Задняя ветвь премандибулы с 7 ножевидными выростами. Мандибулы (рис. 2, 2) склеротизованы неравномерно – их вершинная треть значительно светлее остальной поверхности. Апикальные зубцы примерно одинаковой формы и длины, расположены в одной плоскости и направлены медиально. Дорсальная пластинка с тупым выростом и простекой, состоящей из 10 узких пластинок с реснитчатыми вершинами. Максиллы (рис. 2, 3) с 22–24 зубцами по внутреннему серповидно изогнутому краю. Диаметр максиллярного шупика составляет половину длины наружной лопасти максиллы. Дорсальные склериты гипофаринкса (рис. 2, 4) с мелкими зубцами спереди и прозрачными треугольными лопастями. Склерит, охватывающий глотку (рис. 2, 7), широкий, его передние отростки примерно вдвое короче задних.

Опорные шипики переднегрудного сегмента относительно крупные, образуют удлиненное поле. Среднегрудь с 2–3 вентральными рядами шипиков. Вентральная поверхность заднегруды гладкая. 1-й брюшной сегмент с 1 рядом шипиков; 2 – 7-й – с двумя рядами каждый. 8-й брюшной сегмент несет 1 ряд крупных шипиков. Последний сегмент с несколькими прерывистыми рядами крупных шипиков и хитиновых пластинок, а также с прерывистыми рядами очень мелких шипиков.

Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру первого брюшного равно 1,33.

Личинки, по нашим наблюдениям, развиваются на поверхности гименофора плодовых тел *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Gill. под покровом пленки застывшего секрета слюнных желез. Окукливаются в плотных пергаментобразных коконах, которые, как правило, располагаются группами. Личинки питаются спороносной тканью.

Исследованы материалы с Северного Кавказа, из Бурятии, Тувы, Амурской области и о-ва Кунашир.

***Sciophila limbatella* Ztt.**

По внешнему виду похожи на личинок *S. rufa*.

Длина тела — 13 мм, длина головы — 0,6 мм, ширина — 0,4 мм.

Головная капсула желтая. Над передними ветвями премандибул расположено по 9–11 заостренных пластинок с слабо выраженными зубцами на медиальной стороне и по 1 латеральному зубцу. Задние ветви премандибул с 7 плоскими ножевидными выростами. Апикальная треть мандибулы значительно светлее остальной поверхности (рис. 2, 9). Зубцы примерно одинаковой длины и формы, плотно прилегают друг к другу и направлены медиально. Дорсальная пластинка мандибулы с небольшим пологим возвышением вблизи основания вершинных зубцов и простекой, состоящей из 10 удлинненных пластинок. Максиллы (рис. 2, 10) с 18 зубцами на внутреннем крае. Максиллярный щупик овальный, его диаметр немного превышает половину длины наружной лопасти максиллы. Склериты гипофаринкса темные, узкие. Передние края дорсальных стержней мелкие зубчики, расположенные рядами. Антенны удлинненно-яйцевидные.

Вентральная поверхность переднегрудного сегмента с шипиками, образующими прерывистые ряды. Средне- и заднегрудь несут по ряду мелких шипиков. Первый брюшной сегмент с рядом более крупных шипиков. 2 — 6-й брюшные сегменты несут по 2 ряда шипиков. 7-й брюшной сегмент, кроме 2 рядов крупных шипиков, несет дополнительный ряд мелких щетинок. Предпоследний сегмент с одним рядом крупных шипиков и мелкими щетинками, расположенными вдоль него. Последний сегмент несет широкие хитиновые пластинки, расположенные прерывистыми рядами и несколько рядов очень мелких шипиков.

Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру первого брюшного составляет 1,3.

Личинки обнаружены на поверхностях гименофоров плодовых тел *Phellinus* sp. По образу жизни сходны с личинками *S. rufa*.

Описание составлено на основе материалов из Таджикистана и Киргизии.

***Sciophila varia* (Winn.)**

Личинки длинные, светлые. Длина тела — 10,5 мм, длина головы — 3,2 мм, ширина — 2,2 мм.

Головная капсула (рис. 1, 5, 6) светлая, слабо склеротизованная. К передней ветви премандибулы прилегает 7 удлинненных пластинок, расположенных в ряд. Их медиальные края отчетливо зазубрены. Латеральное этих пластинок расположен небольшой туповершинный зубец (рис. 1, 9). Задняя ветвь премандибулы с 7 длинными ножевидными выростами. Мандибулы (рис. 1, 8) с сильно склеротизованными базальными частями. Зубцы с резко заостренными вершинами, неодинаковой длины — более длинные чередуются с короткими. Последний латеральный зубец смещен на дорсальную сторону. Дорсальная пластинка мандибулы с широким заостренным дополнительным зубцом и простекой, несущей 10 удлинненных пластинчатых выростов. Максиллы (рис. 1, 10) с 19 зубцами по внутреннему краю. Диаметр максиллярного щупика немного превышает половину длины наружной лопасти максиллы. Дорсальные стержни гипофаринкса с несколькими прерывистыми рядами шипиков на передних краях. Передние отростки склерита, охватывающего глотку, почти в 2 раза короче задних.

Грудные сегменты на вентральной стороне несут по ряду мелких шипиков. 1-й брюшной сегмент с 1 рядом более крупных шипиков; 2 — 8-й брюшные сегменты с 2 рядами шипиков каждый, однако 7 и 8-й сегменты несут

еще по дополнительному ряду очень мелких шипиков. Последний сегмент с полем различных по форме и размерам опорных структур, расположенных в несколько прерывистых рядов.

Брюшные дыхальца мелкие. Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру первого брюшного составляет 1,8.

По нашим данным личинки развиваются внутри карпофоров *Cantharellus cibarius* Fr. (лисички) (материалы из Московской области и Приморского края). В литературе указывается на нахождение личинок *S. varia* в других шляпочных грибах, а также в трутовиках [Winnertz, 1863]. Тело личинок заключено в слизистую трубочку. Питаются живыми тканями карпофоров. Окукливаются внутри рыхлых коконов.

***Sciophila lutea* Macq.**

Краткие сведения по морфологии личинок данного вида содержатся в работах Плассмана [Plassmann, 1972] и Пляхтера [Plachter, 1979].

Длина тела личинки — 12 мм, длина головы — 0,6 мм, ширина — 0,4 мм.

Головная капсула желтая. К передней ветви премандибулы прилегают 8 пластинчатых выростов с сильно зазубренными медиальными краями (рис. 1, 1). Задняя ветвь премандибулы с 9 длинными ножевидными выростами. Мандибулы (рис. 1, 2) с туповершинными зубцами различной длины. Латеральный зубец смещен на дорсальную сторону. Дорсальная пластинка мандибулы с хорошо выраженным туповершинным зубцом и простекой, образованной 14 удлинёнными пластинками. Максиллы (рис. 1, 4) сильно склеротизованные, с 17—18 зубцами. Диаметр максиллярного щупика примерно равен половине наружной лопасти. Дорсальные стержни гипофаринкса широкие, латеральные края их темные, значительно сильнее склеротизованы, чем остальная поверхность, с большими прозрачными треугольными лопастями. Передние края дорсальных склеритов с несколькими рядами мелких зубчиков. Задние отростки склерита, охватывающего глотку, примерно в 1,5 раза длиннее передних.

Грудные и 1-й брюшной сегменты на вентральной стороне несут по 1 ряду шипиков. 2 — 7-й брюшные сегменты с двумя рядами крупных шипиков. 7-й сегмент, кроме того, несет ряд дополнительных мелких шипиков. 8-й брюшной сегмент с 1 рядом крупных и 1 рядом мелких шипиков. Последний сегмент с 2 рядами крупных хитиновых пластинок и шипиков и 2 рядами очень мелких шипиков.

Брюшные дыхальца очень мелкие. Их диаметр вдвое меньше диаметра переднегрудных.

Личинки обнаружены на поверхности гименофоров плодовых тел грибов — трутовиков *Coriolus* sp. (материалы из Туркмении). По литературным данным [Плотникова, 1964; Яковлев, 1978; Bonnamour, 1925; Edwards, 1925; Vuxton, 1960; Dely-Draskovits, 1974], *S. lutea* может быть связана с карпофорами ряда других трутовиков, агариковых шляпочных грибов и с апотециями некоторых аскомицетов. Личинки окукливаются в довольно плотных коконах.

***Sciophila hebes* Joh.**

Личинки удлинённые, сероватые. Длина тела — 11 мм, длина головы — 0,5 мм, ширина — 0,35 мм.

Головная капсула светлая, слабо склеротизованная. К передней части премандибулы прилегают 8 удлинённых пластинчатых выростов, 7 из которых с зазубренными медиальными краями. Латеральнее их расположен

небольшой туповершинный зубец. Задняя ветвь премандибулы с 8 длинными ножевидными выростами (рис. 3, 1), Мандибулы (рис. 3, 2) с сильно склеротизованной базальной частью. Зубцы с тупыми вершинами, более длинные чередуются с короткими. Апикальный зубец смещен на дорсальную сторону. Дорсальная пластинка мандибулы с четким тупым зубцом. Простека состоит из 12 удлинённых узких пластинок. Максиллы (рис. 3, 3) с 18 зубцами по внутреннему краю. Диаметр максиллярного щупика примерно равен половине длины наружной лопасти максиллы. Гипофаринкс с широкими дорсальными склеритами, передние концы которых в месте соприкосновения несут 4 группы мелких шипиков. Латеральные поверхности с 2 прозрачными треугольными лопастями.

Грудные сегменты несут на вентральной стороне по 1 ряду небольших шипиков. 1-й брюшной сегмент с 1 рядом относительно длинных шипиков. 2 — 7-й брюшные сегменты несут по 2 ряда шипиков каждый. Предпоследний сегмент с 1 рядом крупных и 1 рядом очень мелких шипиков. 9-й брюшной сегмент несет несколько рядов широких хитиновых пластинок и 1 ряд мелких шипиков.

Брюшные дыхальца очень мелкие. Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру первого брюшного составляет 1,75.

Личинки развиваются внутри слизистых трубочек на поверхности старых карпофоров *Polyporus* sp. (материал с о-ва Кунашир) и на гименофорах *Coriolus versicolor* (Fr.) Quél. и *Phellinus* sp. (материал из Южного Приморья).

***Sciophila ochracea* Walk.**

Длина тела — 11–12 мм, длина головы — 0,5 мм, ширина — 0,3 мм.

Головная капсула желтая. Премандибулы (рис. 3, 4) темные, сильно склеротизованные. К их передним ветвям прилегает по 8–9 удлинённых гребенчатых пластинок и 1 тупому латеральному зубцу. Задние ветви с 6 ножевидными пластинками. Мандибулы (рис. 3, 5), за исключением темной базальной части, слабо и равномерно склеротизованы. Зубцы различной длины; латеральный зубец смещен на дорсальную сторону. Дорсальный зубец хорошо развит, туповершинный. Простека состоит из 12 узких удлинённых пластинок. Максиллы (рис. 3, 6) с 17–18 зубцами по внутреннему краю. Передние края дорсальных склеритов гипофаринкса с двумя группами мелких зубчиков и широкими прозрачными лопастями. Задние отростки склерита, охватывающего глотку, в 1,5 раза длиннее передних.

Переднегрудь на вентральной стороне с небольшим полем шипиков, расположенных беспорядочно. Средне- и заднегрудь, а также 1-й брюшной сегмент несут по 1 ряду опорных шипиков. 2–7-й брюшные сегменты с двумя рядами шипиков каждый. 8-й брюшной сегмент с 1 рядом крупных шипиков. 9-й сегмент несет 2 ряда крупных широких хитиновых пластинок и несколько прерывистых рядов очень мелких шипиков.

Диаметр переднегрудных дыхалец вдвое превышает диаметр передних брюшных.

Личинки найдены на поверхностях гименофоров некоторых дереворазрушающих грибов — *Coriolus versicolor* и *Phellinus* sp. (материал из Южного Приморья). Окукливание происходит на поверхности грибов, в довольно плотных, полупрозрачных коконах.

Таблица для определения видов

- 1 (4) Мандибулы с зубцами одинаковой длины, расположенными в одной плоскости (рис. 2, 2, 9). Брюшные дыхальца относительно крупные. Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру 1-го брюшного меньше 1.5.

- 2 (3) Головная капсула темно-коричневая. Заднегрудь с вентральной стороны без опорных шипиков. Максиллы с 22—24 зубцами по внутреннему серповидно изогнутому краю (рис. 2, 3). К передним ветвям премандибул прилегает по 10 гребенчатых пластинчатых выростов (рис. 2, 1) *S. rufa* Meig.
- 3 (2) Головная капсула светло-желтая. Заднегрудь с вентральной стороны с рядом опорных шипиков. Максиллы с 18 зубцами по внутреннему краю (рис. 2, 10). К передним ветвям премандибул прилегает по 11 гребенчатых пластинчатых выростов (рис. 2, 8) *S. limbata* Ztt.
- 4 (1) Мандибулы с зубцами разной длины — короткие чередуются с более длинными. Латеральный зубец смещен на дорсальную сторону (рис. 1, 2, 8; 3, 2, 5). Брюшные дыхальца мелкие. Отношение диаметра переднегрудного дыхальца к диаметру 1-го брюшного больше 1,5.
- 5 (6) Зубцы мандибул резко заостренные (рис. 1, 8). Дополнительный дорсальный зубец остроконечный. 2—8-й брюшные сегменты с вентральной стороны с 3 рядами опорных шипиков каждый *S. varia* (Winn.)
- 6 (5) Зубцы мандибул с тупыми вершинами (рис. 1, 2; 3, 2, 5). Дополнительный дорсальный зубец всегда туповершинный. 2—7-ой брюшные сегменты с 2 рядами опорных шипиков каждый.
- 7 (10) К передним ветвям премандибул прилегает по 8—9 гребенчатых выростов (рис. 1, 7). Последний сегмент тела с 2 рядами широких хитиновых пластинок и шипиков.
- 8 (9) Задние ветви премандибул с 9 ножевидными выростами каждая (рис. 1, 7). Простека с 14 удлинненными пластинками (рис. 1, 2) *S. lutea* Macq.
- 9 (8) Задние ветви премандибул с 6 ножевидными выростами каждая (рис. 3, 4). Простека с 12 удлинненными пластинками (рис. 3, 5) *S. ochracea* Walk.
- 10 (7) К передним ветвям премандибул прилегает по 7 гребенчатых выростов (рис. 3, 7). Последний сегмент тела с несколькими рядами широких хитиновых пластинок и шипиков *S. hebes* Joh.

Анализ особенностей строения личинок ряда рассмотренных видов *Sciophila* позволяет выделить на основе сходных черт 2 группы видов. К первой категории следует отнести 2 вида — *S. rufa* и *S. limbata*, для которых характерны общие особенности структуры ротовых частей. Мандибулы (рис. 2, 2,9) неравномерно склеротизованы — апикальная треть их значительно светлее, чем остальная поверхность, зубцы небольшие, одинаковой длины, плотно прилегают друг к другу и расположены в одной плоскости. Дорсальный зубец выражен в виде пологого возвышения. Эти формы, по нашим данным, облигатно связаны с гименофорами трутовых грибов, питаются их спорами. Личинки обоих видов ведут сходный образ жизни, обитая под покровом пленки застывшего секрета слюнных желез.

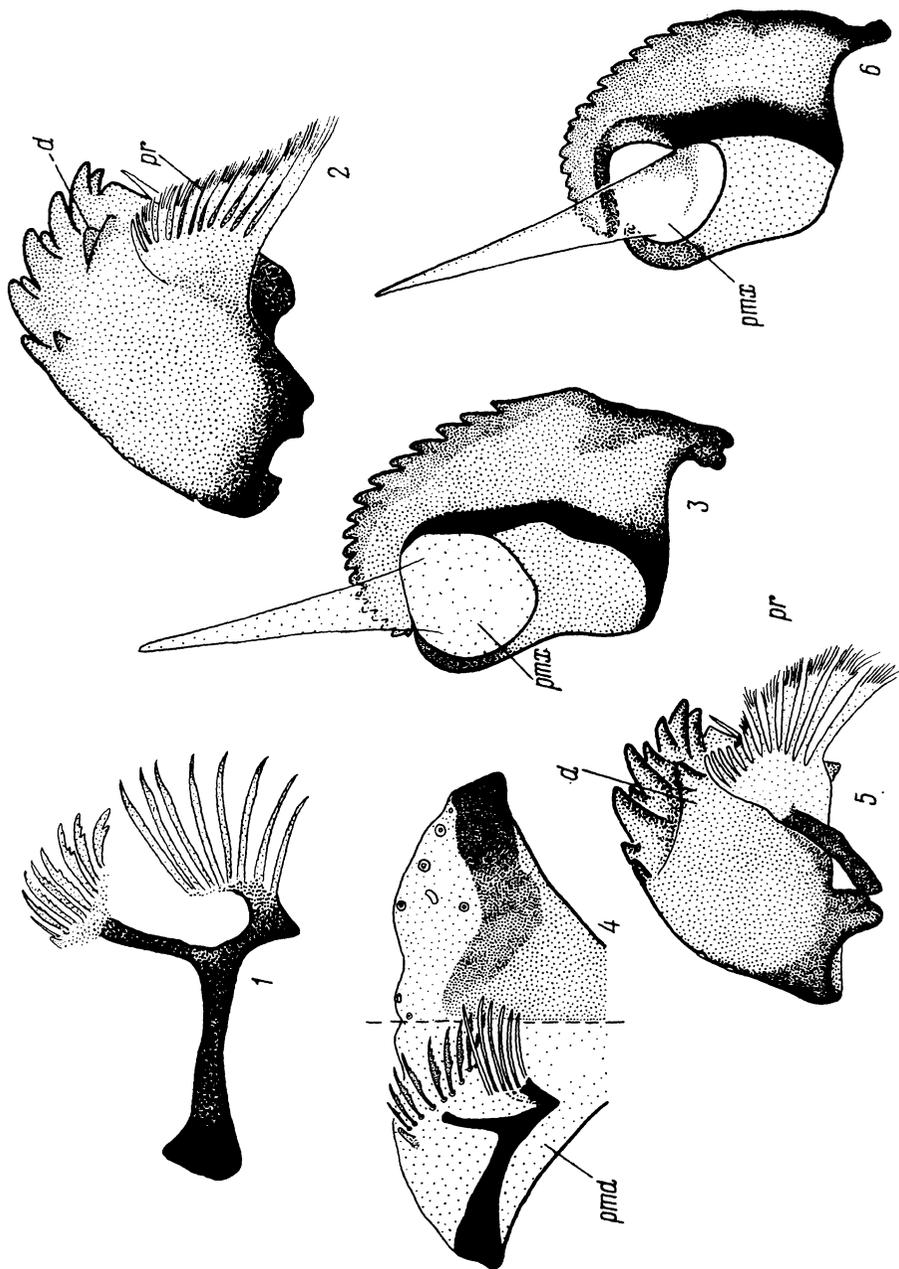
Ко второй группе относятся все остальные рассмотренные личинки. Этим формам свойственны мандибулы, основная часть поверхности которых склеротизована равномерно (рис. 1, 2, 8; 3, 2, 5). Зубцы, как правило, тупые, неодинаковой длины (более длинные чередуются с короткими). Крайний (латеральный) зубец смещен на дорсальную сторону. Дорсальный зубец, как правило, хорошо развит, лишь иногда редуцирован. Личинки одного и того же вида, принадлежащего к этой категории, могут развиваться в довольно различных условиях и питаться как спорами трутовиков, так и гифами и живыми тканями плодовых тел шляпочных грибов (например, *S. lutea*). У личинок с более определенными трофическими связями (например, у *S. varia*, приуроченной к карпофорам шляпочных грибов)



Рис. 3. Детали строения личинок *Sciophila hebes* Joh. (1—4) и *Sciophila ochracea* Walk. (5—6)

1 — премандибула, 2, 5 — мандибула с дорсальной стороны, 3, 6 — максилла, 4 — верхняя губа (а — с вентральной стороны, б — с дорсальной стороны)

Обозначения см. на рис. 1, 2.



можно выявить выраженные черты специализации ротовых частей — мандибулы обладают резко заостренными удлинненными зубцами (рис. 1, 8'). Такое преобразование верхних челюстей, по-видимому, совпадает с общим направлением специализации мандибул личинок мицетофилоидных двукрылых при переходе к питанию живыми тканями плодовых тел шляпочных грибов, отличающихся своеобразной консистенцией и рядом других особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Илотникова Г.П.** Грибные комары (Diptera: Fungivoridae) — обитатели высших базидиальных грибов в Западной Сибири. — Учен. зап. Том. гос. ун-та, 1964, **49**, с. 168—171.
- Яковлев Е.Б.** О трофических связях личинок грибных комаров (Diptera: Mycetophilidae) — Оперативно-информ. материалы за 1977 г.: (Лесоведение, лесоводство). Петрозаводск: Ин-т леса, 1978, с. 7—41.
- Anthon H.** Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien. — Spol. zool. mus. hauniensis, 1943, **3**, s. 1—61.
- Bischoff W.** Über die Kopfbildung der Dipterenlarven. — Arch. Naturgesch., 1922, **88A**, **6**, S. 1—51.
- Bonnamour S.** Les insectes parasites des champignons. II. Elevage et nouvelle liste de diptères fungicoles. — Ann. Soc. Linnean Lyon, 1925, **72**, p. 85—92.
- Buxton P.A.** British Diptera associated with fungi. III. Flies of all families reared from about 150 species of fungi. — Entomol. Mont. Mag., 1960, **21(96)**, p. 61—94.
- De Meijere J.C.H.** Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und Puppen. — Zool. Jahrb. Syst., 1916, **40**, S. 177—322.
- Dely-Draskovits A.** Systematische und ökologische Untersuchungen an den in Ungarn als Schädlinge der Hutpilze auftretenden Fliegen. VI. Mycetophilidae (Diptera). — Folia entomol. hung., 1974, **27**, N 1, S. 29—41.
- Edwards F.W.** British fungus — gnats (Diptera: Mycetophilidae). With a revised generic classification of the family. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1925, p. 505—670.
- Goetghebuer M.** Etudes sur les Chironomidae de Belgique. — Mem. Sci. Acad. Roy. Belg. 2 sér., 1912, **3**, p. 1—26.
- Goetghebuer M.** Contribution à l'étude des "premandibules" chez les larves des Diptères Nématocères. — Encycl. entomol. Belg., 1925, **2**, Dipt. 1, p. 143—157.
- Laštovka P.** A study of the last instar larvae of some Czechoslovak Mycetophilidae (Diptera, Mycetophilidae). — Acta Univ. carol. biol., 1970, **2**, p. 137—176.
- Laštovka P.** A contribution on the larval morphology of the genera *Platurocypta* and *Dynatosoma* (Diptera, Mycetophilidae). — Entomologist, 1972a, **105**, p. 59—76.
- Laštovka P.** Předběžná ekologická klasifikace čeledi Mycetophilidae (Diptera). — Sb. Jihočesk. muz. Česk. Budejovicích, Přír. vědy, 1972b, **12**, suppl. **2**, p. 91—93.
- Madwar S.** Biology and morphology of the immature stages of Mycetophilidae (Diptera, Nematocera). — Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B, 1973, **227**, N 541, p. 1—110.
- Matile L.** Caractères écologiques et morphologiques des larves de Mycetophilidae (Diptera) au niveau supraspécifique. — В кн.: Тр. 13-го Междунар. энтомол. конгр. Л.: Наука, 1971, с. 270.
- Plachter H.** Zur Kenntnis des Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophilidae). — Zool. Jahrb. Anat., 1979, **101**, S. 271—392.
- Plassmann E.** Morphologisch-taxonomische Untersuchungen an Fungivoridenlarven. — Dtsch. Entomol. Ztschr., 1972, **19**, N 1/3, S. 73—99.
- Steenberg C.M.** Etude sur deux espèces de *Phronia* dont les larves se forment leurs excréments une couche protectrice: la *Phronia strenua* Winn, et la *Phronia johannae* n. Sp. — Vidensk. Medd. naturhist. foren Kjøbenhavn, 1924, **78**, p. 1—49.
- Winnertz J.** Beitrag zu einer Monografie der Pilzmücken. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1863, **13**, S. 637—964.

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЛИЧИНОК *Staphylinoida* (Coleoptera)

В.А. ПОТОЦКАЯ

Staphylinoida представляют собой обширную и разнообразную группу семейства жесткокрылых. Различные авторы объединяют под этим названием от 10 до 14 семейств [Якобсон, 1913; Böving, Craighead, 1931; Paulian, 1941; Crowson, 1960; Dybas, 1976]. Существует, однако, группа семейств, постоянно фигурирующая в составе упомянутого надсемейства. К ним относятся *Anisotomidae* (= *Liodidae*), *Catorpidae* (рассматриваемые некоторыми авторами как часть *Anisotomidae*), *Leptinidae*, *Silphidae*, *Platypsyllidae*, *Staphylinidae*, *Pselaphidae*, *Scydmaenidae*, *Scaphidiidae* и *Ptiliidae*. Именно в этом объеме и принимается в данной работе стафилиноидный комплекс.

Несмотря на то, что существует довольно обширная литература, посвященная морфологии и экологии отдельных представителей *Staphylinoida*, морфо-экологические типы были выделены до сих пор только для личинок *Staphylinidae* [Потоцкая, 1971]. Данная работа представляет собой попытку выделить морфо-экологические типы для личинок всего надсемейства *Staphylinoida*, а также уточнить и дополнить морфо-экологическую типизацию личинок коротконадкрылых жуков в свете новых данных, полученных за последние годы. Эти изменения и дополнения не затрагивают 4 из 6 морфо-экологических типов, выделенных нами ранее [Потоцкая, 1971]: гемикриптобионтов-хищников, использующих для передвижения естественную скважность субстрата; гемикриптобионтов-хищников, способных к самостоятельному прокладыванию ходов (6-й тип в данной статье); крупных хищных криптобионтов, использующих при передвижении естественную скважность субстрата (13-й тип в данной статье) и криптобионтов-хищников, способных к самостоятельному прокладыванию ходов (14-й тип в данной статье).

В целях сокращения объема статьи вышеупомянутые морфо-экологические типы в данной работе подробно не описываются и литература по ним не приводится. Все эти сведения читатель найдет в работе В.А. Потоцкой [1971].

Материал, послуживший основой данной работы, был собран автором во время экспедиций в Архангельской и Вологодской областях, в Тульских засеках, Центрально-Черноземном заповеднике, в Молдавии, на Кавказе, в Средней Азии, в Сибири, Туве, в Амурской области, Хабаровском крае, в южном Приморье и на острове Кунашир. Личинки были собраны при исследовании разлагающейся древесины на разных стадиях ее разрушения, а также в подстилке, грибах, различных разлагающихся растительных остатках и в почве. Помимо этого, были просмотрены коллекции Зоологического института АН СССР и материалы, переданные отдельными исследователями — С.И. Аксентьевым, Т.В. Гусаковой, А.И. Зайцевым, М.Л. Данилевским, А.В. Компанцевым, Н.П. Кривошеиной, Б.М. Мамаевым и Дибасом (Dybas, США, Чикаго).

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность научным организациям и энтомологам за предоставленный материал и помощь в работе.

ОТКРЫТОЖИВУЩИЕ МИЦЕТОФАГИ

Представители: сем. Scaphidiidae, род Scaphosoma Kby. (рис. 1, 1)

Сведения об образе жизни и морфологии, относящиеся к данному морфо-экологическому типу личинок Scaphosoma, имеются в работах Бёвинга и Крайхета [Böving, Craihead, 1931], Полиана [Paulian, 1941], Даждо [Dajoz, 1965] и Клаузницера [Klausnitzer, 1978a]. По данным М.С. Гилярова (1964б), личинки Scaphosoma живут в грибах, однако это утверждение не находит подтверждения в работах других авторов. Так, Полиан [Paulian, 1941] находил личинок этого рода на нижней стороне свежего белого гриба *Boletus*, Даждо [Dajoz, 1965] — на нижней стороне свежих плодовых тел *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kicky и, хотя и реже, *Polyporus sulfureus* (Bull) ex Fr. Клаузницер также указывает, что личинки Scaphosoma встречаются на древесных грибах. Наши наблюдения подтверждают данные Даждо и Клаузницера. Мы находили личинок Scaphosoma — на нижней стороне свежего плодового тела *Fomes fomentarius*.

Следует подчеркнуть, что нижняя сторона свежих плодовых тел древесных грибов представляет собой весьма своеобразную микростацию. На ранних стадиях развития плодового тела — а именно такие грибы и заселяют

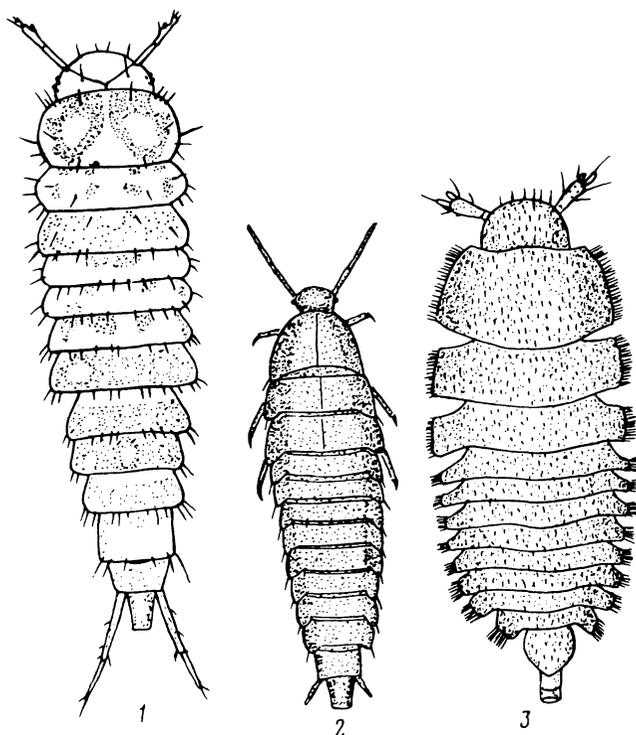


Рис. 1. Морфо-экологические типы личинок Staphylinodea

1 — открытоживущие мицетофаги *Scaphosoma assimile* Er. [no Dajoz, 1965], 2 — открытоживущие хищники, *Phosphuga atrata* L. (no Heymons, Lengerken, Bayer, 1927, схематизировано), 3 — мелкие хищные гемикриптобионты, раздвигающие субстрат при передвижении, *Scydmaenus tarsatus* Müll., Kunz., [из: Гиляров, 1964а, no Kühnelt, 1961]

личинки *Scaphosoma* — плодовое тело гриба отличается высокой влажностью, а нижняя сторона его покрыта многочисленными капельками влаги. Эти условия местообитания обуславливают ряд характерных особенностей личинок *Scaphosoma*. Как и многие другие обитатели открытых пространств, личинки *Scaphosoma* обладают уплощенным телом, напоминающим по общему габитусу некоторых *Silphidae*. Глазки хорошо развиты, урогомфы длинные и тонкие, ноги бегательного типа. Существование в условиях постоянной затененности и высокой влажности обуславливает слабую степень склеротизации покровов. Окраска тела расчленяющая — на беловато-желтоватом фоне имеются темно-коричневые тела. Личинки *Scaphosoma* — мицетофаги. В соответствии с особенностями потребляемого субстрата — влажного и довольно упругого — они обладают хорошо склеротизованными мандибулами с режущими мелко зазубренными вершинами. Лабио-максиллярный комплекс сдвинут почти к самому заднему краю головной капсулы. Лациния округлая, мягкая, слабо склеротизованная, служит, по-видимому, для формирования пищевого комка.

Открытоживущие хищники

Представители: сем. *Silphidae*, роды *Ablattaria* Rtt., *Phosphuga* Leach., *Xylodrepa* Thoms., *Sylpha carinata* Hbst. (рис. 1, 2).

Данные по их морфологии и экологии имеются в работах Ферхефа [Verhoeff, 1919a], Хеймонса, Ленгеркена и Байера [Heymons, Lengerken, Bayer, 1927, 1928], Хеймонса и Ленгеркена [Heymons, Lengerken, 1932a, b]. Полиана [Paulian, 1941], Бызовой [1964б], Клаузницера и Церхе [Klausnitzer, Zerche, 1978]. Большую часть времени личинки проводят на поверхности, хотя используют подстилку, мох, полости под камнями и т.п. как убежище или место отдыха. Все они являются хищниками и питаются либо личинками насекомых и молодыми дождевыми червями [*Xylodrepa 4-punctata* L. и *Silpha carinata* Hbst.), либо улитками [*Ablattaria laevigata* F.]. Относительно типа питания личинок *Phosphuga atrata* L. в литературе, правда, имеются противоречивые сведения. Бызова [1964б] и некоторые другие авторы считают, что личинки *Phosphuga atrata* растительноядны и вредят огородным культурам. По данным других авторов [Heymons, Lengerken, Bayer, 1927; Крыжановский, 1974], личинки этого вида питаются улитками. Особенности строения личинок *Phosphuga atrata*, общие с перечисленными ниже особенностями строения других открытоживущих хищных личинок сильфид, безусловно свидетельствуют в пользу последней точки зрения.

Представители этого морфо-экологического типа обладают комплексом адаптивных морфологических особенностей, особенно ярко выраженных у личинок *Ablattaria* и *Phosphuga*. Открытый образ жизни обуславливает сильную склеротизацию тергитов и стернитов, которые находят друг на друга, практически полностью закрывая более слабо склеротизованные межсегментные участки, что уменьшает потерю влаги. Благодаря темной окраске тела личинки мало заметны на поверхности почвы или подстилки. Они очень подвижны, обладают длинным, сравнительно узким гибким телом. Голова узкая, удлинённая, явственно выступает из-под тергита переднегруди. Усики длинные, тонкие, направлены вперед. Ротовые части, особенно длинные, крепкие, сильно склеротизованные мандибулы, сдвинуты к передней части головной капсулы. Ноги бегательного типа с длинной, равномерно покрытой мелкими шипиками голенелапкой.

**Мелкие хищные гемикриптобионты,
способные при передвижении
раздвигать частицы субстрата**

Представители: сем. Scydmaenidae, роды Eumicrus Thoms., Scydmaenus Latr., Stenichnus Thoms., Scephennium Müll. (рис. 1, 3).

Относимые к этому морфо-экологическому типу личинки встречаются в сфагновом мху, в торфянистой почве, лесной подстилке и разлагающихся растительных остатках [Paulian, 1941; Гиляров, 1964а, г; Klausnitzer, 1978b]. Экология личинок Scydmaenidae изучена слабо, и они отнесены к данному морфо-экологическому типу главным образом на основании интерпретации их морфологических особенностей.

Краткие сведения по морфологии личинок Eumicrus имеются в монографии Бёвинга и Крайхета [Böving, Craighead, 1931]. Наиболее полное описание личинок Scephennium и Stenichnus сделано Полианом [Paulian, 1941]. Помимо этого, отрывочные сведения по морфологии двух выше-названных родов содержатся в работах Жаннеля [Jeannel, 1909], Ионеско [Jonesco, 1939], М.С. Гилярова [1964 г] и Клаузницера [Klausnitzer, 1978b]. Согласно этим данным личинки достигают в длину 1–2 мм. Тело укороченное, мокрицеобразное. Оно бывает как более уплощенным (Stenichnus, Scydmaenus, Eumicrus), так и более выпуклым (Scephennium). Общий габитус личинок Scydmaenidae сходен с таковым у гемикриптобионтов со смешанным питанием, но в отличие от личинки Silpha L. Thapophilus Leach. или Aclypaе Rtt., тело мелких хищных гемикриптобионтов в целом более выпуклое. Эта особенность объясняется малыми размерами личинок Scydmaenidae, благодаря которым естественные полости субстрата оказываются для них, как правило, достаточно широкими для передвижения и поэтому отпадает необходимость в уплощенной форме тела, характерной для более крупных форм, как приспособления для раздвигания частиц субстрата. Все же личинки Scydmaenidae, несомненно, преодолевают препятствия в толще субстрата, если таковые возникают, раздвигая его частички, поскольку широкие, сильно склеротизованные, находящиеся друг на друга тергиты груди и брюшка делают невозможным более или менее существенное изгибание тела, необходимое при передвижении с использованием естественной скважности субстрата. Прямые наблюдения за характером связи личинок с субстратом отсутствуют, но сильная склеротизация и пигментация покровов говорят в пользу полускрытого образа жизни.

Сведения о питании личинок Scydmaenidae весьма скудны. Было установлено, что личинки Scephennium являются хищниками, поедающими клещей-орibatид. Личинка захватывает добычу при помощи лабио-максиллярного комплекса и старается оторвать ее от почвы, при этом она часто ложится на бок и на спину и обвивается кольцом вокруг клеща, прижимая его ногами. С помощью мандибул личинка прокалывает отверстие в панцире клеща через которое она впрыскивает пищеварительные ферменты и высасывает добычу [Schuster, 1966]. По данным Клаузницера [Klausnitzer, 1978b], питание клещами характерно для всех известных ныне личинок Scydmaenidae. Эти указания находят подтверждение в особенностях строения ротового аппарата Scydmaenus, Stenichnus и Eumicrus. Так же, как и для личинок Scephennium, для личинок выше-названных родов характерно наличие типичных для хищников сильно склеротизованных серповидных мандибул с острой вершиной. Строение лабио-максиллярного комплекса также сходно с таковым у Scephennium, что позволяет сделать вывод о том, что личинки Stenichnus и Eumicrus также являются хищниками.

Гемикриптобионты со смешанным питанием, раздвигающие при передвижении частицы субстрата

Представители: сем. Silphidae, роды *Necrodes* Leach., *Oiceoptoma* Leach., большинство видов *Silpha* L., *Thanatophilus* Leach., *Aclyraea* Rtt., (рис. 2, 1).

Литература, содержащая данные по морфологии и экологии личинок этого морфо-экологического типа довольно обширна. Отрывочные сведения по морфологии *Silpha* и *Necrodes* имеются в монографии Бевинга и Крайхета [Böving, Craighead, 1931]. Значительно подробнее морфология этих и других родов данного морфо-экологического типа освещена в работах Дорсея [Dorsey, 1940], Полиана [Paulian, 1941], Бызовой [1964б]. Клаузницера и Церхе [Klausnitzer, Zerche, 1978]. Наиболее полные данные по экологии различных видов вышеназванных родов содержатся в работах Ге [Goe, 1979], Хеймонса, Ленгеркена и Байера [Heymons, Lengerken, Bayer, 1926, 1929, 1930], Хеймонса и Ленгеркена [Heymons, Lengerken, 1930, 1931, 1934], Ленгеркена [Lengerken, 1938], Дорсея [Dorsey, 1940] и Ратклиффа [Ratcliffe, 1972].

Согласно данным этих авторов, личинки вышеназванного морфо-экологического типа предпочитают влажные условия (например, под трупом), но часто, особенно в пасмурную погоду появляются на поверхности. Некоторые виды из числа всеядных и особенно из числа тех видов, в рационе которых преобладает растительная пища, часто поднимаются на стебли и листья. В поисках убежища личинки забираются в поверхностные слои подстилки, но сколько-нибудь существенная роющая деятельность не наблюдается. Чаще всего личинки используют для передвижения поверхность земли или субстрата, но они могут передвигаться и в верхних слоях рыхлой подстилки, раздвигая ее частицы своим плоским микроцеобразным телом. Как уже указывалось выше, для личинок характерно смешанное питание, причем в пищевом спектре, как правило, преобладает какой-нибудь один из видов питания. Так, для личинок *Thanatophilus*, *Necrodes* и многих видов *Silpha* основным типом питания является некрофагия, но наряду с ней, хотя и в значительно меньшей степени, имеет место хищничество. В других случаях, как например, у личинок *Silpha obscura* L. и *Silpha tristis* Illig., личинки всеядны и преобладание в рационе растительной или животной пищи зависит от возраста личинок. Даже такие широко известные вредители, как личинки *Aclyraea ораса* L. и *Aclyraea undata* Müll., объединяющие листья сахарной, кормовой и столовой свеклы и повреждающие другие сельскохозяйственные культуры, не являются фитофагами в строгом смысле слова. Наряду с растительной пищей, они охотно поедают больных или мертвых беспозвоночных, в ряде случаев у этих видов был отмечен каннибализм.

У личинок-гемикриптобионтов со смешанным питанием, раздвигающих при передвижении частицы субстрата, прослеживается комплекс морфологических особенностей, адаптивных к данной экологии. В нашем распоряжении были серии личинок *Silpha* sp., *Oiceoptoma thoracica* L., *Thanatophilus sinuatus* F., *Necrodes littoralis* L., *Aclyraea* sp., *Aclyraea turkestanica* Ball. из коллекций ЗИН АН СССР. Полускрытый образ жизни, в частности, то обстоятельство, что личинки-гемикриптобионты часто поднимаются на поверхность, определяет некоторое их сходство с открытоживущими хищными личинками. Подобно открытоживущим хищникам, тело личинок-гемикриптобионтов сильно пигментировано и склеротизовано, тергиты и стерниты сплошные, находят друг на друга, так что слабосклеротизованные межсегментные участки оказываются скрытыми. Эта особен-

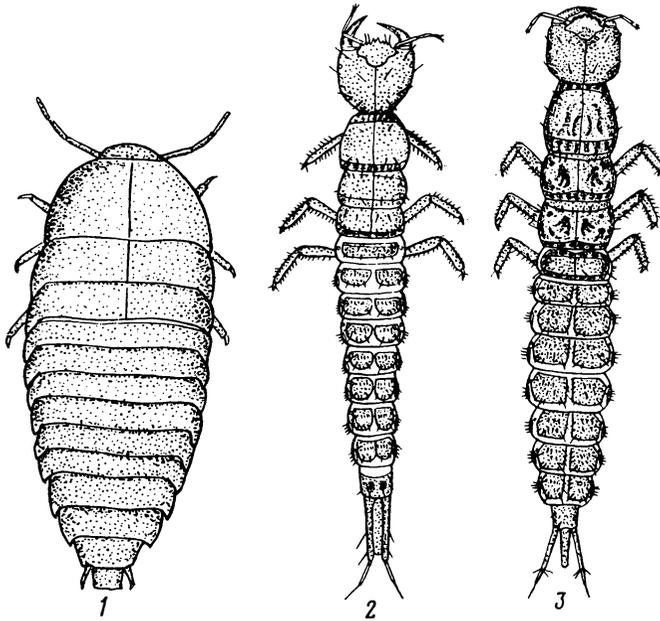


Рис. 2. Морфо-экологические типы личинок *Staphylinoidea*

1 — гемикриптобионты со смешанным питанием, раздвигающие субстрат при передвижении, *Aclyraea orasa* L. (по Neumons, Lengerken, Bayer, 1929; схематизировано)
 2 — гемикриптобионты — хищники, использующие для передвижения естественную скважность субстрата, *Tasgius* sp., 3 — гемикриптобионты, роющие хищники *Ocyrus similis* F.

ность морфологии, равно как и стигмы, которые расположены на внутреннем крае паратергитов и легко могут быть прикрыты латеральными частями средней стеральной пластинки, уменьшают потерю влаги. В отличие от открытоживущих личинок сильфид, тело личинок-гемикриптобионтов более широкое, сильно уплощенное, а голова почти полностью прикрыта тергитом переднегруди. Такая конфигурация тела обеспечивает более свободное передвижение как между частицами подстилки, так и в узких полостях под трупами или между отдельными его частями. Ноги бегательного типа, тонкие, равномерно покрыты мелкими шипиками. Анальная подпорка, выполняющая опорную функцию при ходьбе и лазанье, короткая, массивная, сильно склеротизованная, с мясистыми придатками, способными выворачиваться наружу. Ротовые части и усики не смещены вперед. Мандибулы короткие, сильно склеротизованные с острой вершиной. Крупный острый подвершинный зубец и сильно выступающий режущий край, часто зазубренный (особенно у видов, склонных к фитофагии), расположены ниже и вентральнее вершины. Таким образом, мандибулы обеспечивают как выгрызание пищевого субстрата, так и, хотя и в меньшей степени, прокалывание добычи.

Гемикриптобионты—хищники, использующие для передвижения естественную скважность субстрата

Представители: сем. Staphylinidae, роды *Stenus* Latr., и некоторые подроды рода *Staphylinus* L., а именно *Tasgius* Steph., *Abemus* Muls., *Rey*, *Trichoderma* Steph., *Alapsodus* Tott. (рис. 2, 2).

Как правило, личинки этого типа заселяют полости и скважины под камнями, упавшими стволами и у корней деревьев. Часто поднимаются на поверхность. Способность к прокладыванию ходов крайне ограничена. Адаптивные приспособления к данному образу жизни проявляются в следующих признаках. Тело стройное и гибкое, склеротизация и пигментация ярко выраженные, усики, нижнечелюстные щупики, урогомфы тонкие и длинные. Ноги бегательные.

Гемикриптобионты—хищники, способные к активному прокладыванию ходов

Представители: сем. Staphylinidae, роды *Ontholestes* GgIb., *Emus* Leach., *Ocyrops* Leach., подроды *Platydracus* S.Thoms., *Pseudocyrops* Muls., *Rey*, крупные виды рода *Philonthus* Curt. (рис. 2, 3).

Личинки встречаются в верхнем слое почвы, под поваленными деревьями, под навозом и гниющими кучами растительности остатков.

Адаптивными признаками являются форма тела, степень его склеротизации и окраска, сходные с таковыми у личинок гемикриптобионтов 5-го морфо-экологического типа. Специфическими адаптивными признаками, связанными с активной роющей деятельностью, являются массивная головная капсула с широким шейным перехватом, тенденция к слиянию зубцов назале, укороченные усики и нижнечелюстные щупики, ноги бегательно-копательного типа, голенелатка которых часто расширена в вершинной части и несет многочисленные крупные подгребающие щипы.

Криптомицетобионты—мицетофаги, прогрызающие ходы в толще плодового тела

Представители: сем. Staphylinidae, род *Oxyporus* F.; сем. Scaphidiidae, роды *Scaphium* Kirby и предположительно *Scaphidium* Ol. (рис. 3, 1).

Наиболее полные описания личинок *Oxyporus* и *Scaphidium*, а также отрывочные сведения по их экологии изложены в монографии Полиана [Paulian, 1941]. Фрагменты из этого описания и данные, касающиеся местобитания этих личинок, имеются в работах Гилярова [1964б], Потоцкой [1964, 1967] и Клаузницера [Klausnitzer, 1978d].

Личинки *Oxyporus lateralis* Grav. были найдены в пластинчатом грибе *Huholoma subateritium* (Fr.) Quél. [Paulian, 1941]. Сведения о заселении личинками *Oxyporus* древесных грибов [Потоцкая, 1964, 1967] ошибочны. Автором во время экспедиции в Комарово-Заповедное Приморского края в 1968 г. были собраны большие серии личинок рода *Oxyporus*. Как правило, эти малоподвижные личинки в массе встречались в свежих плодовых телах губчатых грибов, чаще всего в маслятах. Ножка гриба почти никогда не повреждалась ими. Личинки заселяли толщу шляпки, в которой они, питаясь, прогрызали длинные круглые ходы. Развитие очень быстрое. Окукливание, судя по лабораторным наблюдениям, происходит в почве. В пластинчатых грибах личинки встречались лишь в виде исключения по 1—2 штуке, обычно в месте перехода от ножки к шляпке гриба. Личинки являются мицетофагами. В лабораторных условиях мы доводили их до стадии имаго, давая в качестве пищи крупные куски губчатых грибов, в кото-

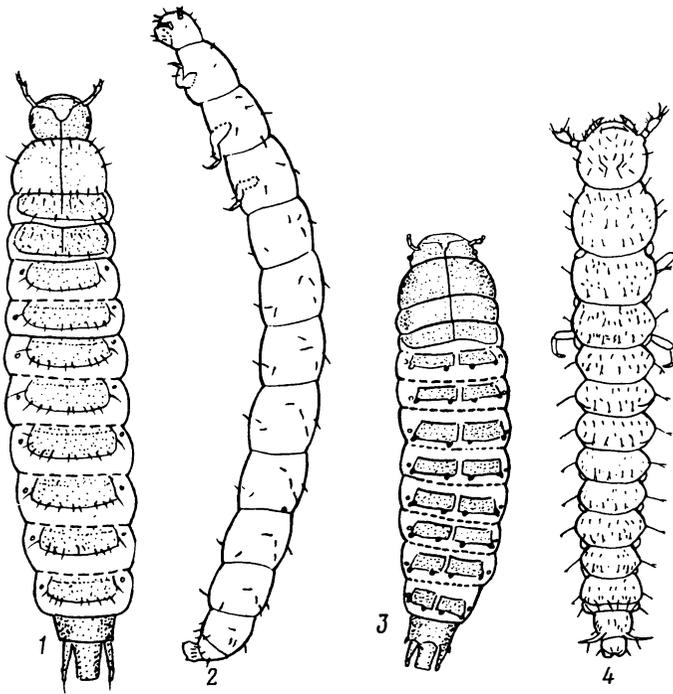


Рис. 3. Морфо-экологические типы личинок Staphylioida

1 — криптоцетобионты — мицетофаги, прогрызающие ходы, *Oxuroporus* sp., 2 — криптомицетобионты — мицетофаги, не прокладывающие ходов, *Nanosella* sp. [Dybas, 1976], 3 — криптобионты, роющие некрофаги, *Necrophorus* sp., 4 — мелкие криптобионты, сапрофаги и мицетофаги, использующие для передвижения естественную скважность субстрата, *Bathysciella schiodtei* [Deleurance—Glaçon, 1963]

рых отсутствовали какие-либо другие беспозвоночные. Относящиеся к вышеозначенному типу личинки рода *Scaphium* Kirby до сих пор не были известны. В нашем распоряжении была серия личинок этого рода, собранная А.В. Компанцевым в 1978 г. в Киргизии, в заповеднике Сары-Челек. Как мне любезно сообщил А.В. Компанцев, личинки заселяли плодовые тела пластинчатых грибов. Личинки *Scaphium* так же, как и личинки *Oxuroporus*, являются мицетофагами и, питаясь, прогрызают ходы в толще грибов.

Особенности морфологии личинок *Oxuroporus* и *Scaphidium* вполне соответствуют изложенному выше образу жизни. Они обладают вальковатым телом. Вследствие обитания в мягком субстрате при постоянной и высокой влажности склеротизация и пигментация покровов незначительна и отчетливо выражена только на дорсальной стороне тела. Стерниты и склериты боковых сторон тела почти лишены пигментации, крайне слабо склеротизованы и разделены широкими несегментированными пространствами. Стигмы свободные, более или менее сдвинуты к дорсальной стороне тела и так же окружены несклеротизованными участками покровов. Голова сильно склеротизованная, округлая с явственно выпуклой дорсальной стороной, гипогнатическая, с укороченными массивными усиками. Урогомфы и анальная подпорка, которые являются опорными структурами при передвижении и прокладывании ходов, короткие, сильно склеротизованные, массивные, причем. урогомфы не превышают по длине.

анальную подпорку. Жвалы сильно склеротизованные, раздвоенные на вершине, с режущими краями либо зазубренными, как у личинок *Scaphium*, либо снабженными широкой, слегка волнистой режущей закраиной, как у личинок *Oxurogus*. Вершины лацинии снабжены крупными массивными шипами, служащими для дополнительного измельчения пищи. Ноги бегательного-копательного типа, короткие, с массивными склеротизованными члениками и коротким коготком.

К этому же морфо-экологическому типу относятся и личинки рода *Scaphidium*. Наиболее подробное описание их морфологии содержится в монографии Полиана [Paulian, 1941], фрагменты из которой имеются в работах Гилярова [1964б] и Клаузницера [Klausnitzer, 1978d]. Экология личинок этого рода изучена далеко не полностью. Полиан [Paulian, 1941] высказывает предположение, что личинки *Scaphidium* должны встречаться под корой, в заболони, пронизанной мицелием грибов, на пнях и в стволах срубленных деревьев. По данным Гилярова [1964б], личинки обитают в гнилой древесине, в грибах и разлагающейся влажной растительной подстилке, а Клаузницер [Klausnitzer, 1978d] в качестве местообитания указывает старые пни. Несмотря на многолетние работы, в процессе которых нами были тщательно обследованы самые различные типы подстилки и разлагающейся древесины, мы ни разу не находили личинок *Scaphidium* ни в одной из этих местообитаний. Судя по некоторым особенностям морфологии, например, вальковатая форма тела, укороченные урогомфы и ориентированные вверх стигмы, вероятнее всего, личинки *Scaphidium* являются микцебионитами, заселяющими толщу плодового тела гриба.

Криптомицетобионты—мицетофаги, не прокладывающие ходов в плодовом теле гриба

Представители: сем. Ptiliidae, роды *Cylindrosella* Hub., *Nanosella* Motsch., *Throscoptilium* Barber (рис. 3, 2).

Личинки этих родов отличаются от остальных представителей семейства Ptiliidae весьма своеобразной морфологией и экологией. Краткое описание *Cylindrosella* впервые сделано Полианом [Paulian, 1941], который собрал серию личинок этого рода на грибе *Polyrogus*, но наиболее полно и подробно морфология и экология личинок вышеуказанных родов описаны в работе Дибаса [Dybas, 1976].

Представители этого морфо-экологического типа являются обитателями спороносных трубочек различных *Polyrogacea* и питаются спорами гриба.

Личинки обладают морфологическими особенностями, адаптивными к скрытому растительному образу жизни в узком тесном пространстве. Тело их сильно вытянуто в длину, округлое, червеобразное, с очень маленькой головой. Склеротизация и пигментация практически отсутствуют. Лишь у *Throscoptilium duryi* Barber 3 последних тергита брюшка окрашены в светло-желтый цвет. По сравнению с личинками других растительноядных криптобионитов хетотаксия у личинок *Nanosella*, *Cylindrosella* и *Throscoptilium* выражена крайне слабо. Резко уменьшается и количество щетинок и их длина. К адаптивным особенностям, несомненно, относится и такой признак, как укорочение усиков и других придатков головной капсулы. Ноги личинок криптобионтов-мицетофагов, обитающих в спороносных трубочках гриба, также укорочены, а церки вообще отсутствуют. Некоторая редукция ног компенсируется наличием мало отличающейся по размерам от IX сегмента брюшка мощной анальной подпорки, которая не только обеспечивает опору, но и облегчает проталкивание длинного тела по узкой спороносной трубочке гриба. Ротовой аппарат личинок имеет комплекс

морфологических особенностей, адаптивных к питанию растительной пищей. Так, моларная часть мандибул сильно расширена и снабжена зубцами или гранулами, приспособлена к размельчению и перетиранию пищи, а максиллы несут мягкую малу, служащую для формирования пищевого комка.

Криптобионты-нектофаги, активно прокладывающие ходы

Представители: сем. Silphidae, род *Necrophorus* F. (рис. 3, 3).

Морфология личинок этого рода описана в работах Бёвинга и Крайхета [Böving, Craighead, 1931], Полиана [Paulian, 1941], Бызовой [1964б] и Клаузницера и Церхе [Klausnitzer, Zerche, 1978], а наиболее полные сведения по экологии содержатся в работе Пуковского [Pukowski, 1933]. Согласно данным этого автора, личинки *Necrophorus* заселяют зарытые в землю трупы мелких позвоночных, заключенные благодаря деятельности взрослых жуков в плотную капсулу из навоза. Личинки вбуравливаются в труп, а перед окукливанием прокапывают в толще почвы длинные, до 30 см, ходы, в конце которых сооружают куколочную колыбельку.

В нашем распоряжении была серия личинок *Necrophorus* из коллекций ЗИН АН СССР. В отличие от личинок Silphidae, ведущих открытый или полускрытый образ жизни у личинок вышеназванного рода тело вальковатое, склеротизация тела незначительна: имеются лишь маленькие склеротизованные пластинки на дорсальной стороне тела, значительная часть тергитов, а также боковые и вентральная стороны тела, несклеротизованы. Эти особенности строения объясняются скрытым образом жизни в субстрате высокой влажности, при котором отпадает необходимость как в покровительственной окраске, так и в значительной склеротизации покровов.

Способность к активному прокладыванию ходов обусловливает наличие хотя и небольшой, но массивной и сильно склеротизованной головной капсулы, укороченных массивных усиков и нижнечелюстных щупиков. Ноги личинок копательные, короткие, массивные, сильно склеротизованные, с голенелапкой, снабженной подгребающими шипами. Анальная подпорка и церки, выполняющие опорную функцию, также сильно склеротизованы, массивные. С прокладыванием ходов связано и наличие шипов, хорошо развитых на склеротизованных пластинках тергитов и тоже, по-видимому, выполняющих опорную функцию.

Криптобионты—сапрофаги и мицетофаги

Мелкие формы, использующие для передвижения естественную скважность субстрата.

Представители: сем. Ptiliidae, роды *Nossidium* Er., *Pteryx* Matth., *Ptinella* Motsch., *Actidion* Matth., *Actinopteryx* Matth., *Acrotrichis* Motsch., *Nefanes* Thoms. и др.; сем. Leptinidae, роды *Leptinus* Müll.; сем. Anisotomidae (=Liodidae), роды *Liodes* Latr., *Agathidium* Pz., *Anisotoma* Ill.; сем. Catopidae, роды *Choleva* Latr., *Catops* Pk., *Anemadus* Rtt., *Ptomophagus* Ill., *Bathysciella* Jeann., *Speonomus* Jeann., *Trogloedromus* S.Cl.Dev., *Isereus* Rtt., *Bathysciola* Jeann., (рис. 3, 4); сем. Staphylinidae, роды *Trigonurus* Muls., *Phloeonomus* Heer, *Trogophloeus* Mnnh., *Oxytelus* Grav., *Bledius* Leach., *Elo-nium* Leach., *Platystethus* Mnnh., *Acrulia* Thoms. и др.

Данный морфо-экологический тип объединяет очень мелких (1,2–5,0 мм в длину) личинок, не поднимающихся на поверхность.

В нашем распоряжении, помимо перечисленных выше личинок стафили-

нид, были серии личинок *Actinopteryx*, *Nefanes*, *Actidium* и *Pteryx* (*Ptiliidae*), любезно предоставленные нам для исследования доктором Дибасом.

Литература, посвященная морфологии этих личинок, весьма обширна, что же касается экологии, то она изучена гораздо слабее. Некоторые отрывочные сведения о строении личинок *Ptiliidae* мы находим в монографии Бёвинга и Крайхеда [Böving, Craighead, 1931] и в статье Хинтона [Hinton, 1941], а также в монографии Полиана [Paulian, 1941]. Наиболее полные и подробные данные по этому вопросу содержатся в работах Дибаса [Dybas, 1976]. Краткие сведения о морфологии личинок 4 родов семейства *Ptiliidae* имеются в монографии Клаузницера [Klausnitzer, 1978c]. Сведения о морфологии личинок *Leptinus* носят отрывочный характер [Emden, 1943; Peterson, 1960; Casale, 1976]. Литературные данные, относящиеся к личинкам *Anisotomidae* (= *Liodidae*), несколько полнее. Некоторые сведения об их строении можно подчеркнуть в монографии Бёвинга и Крайхеда [Böving, Craighead, 1931], подробные описания личинок родов *Anisotoma* Ill, *Parabystus* Port, и *Scotocryptus* Girard содержатся в работе Полиана [Paulian, 1941], и, наконец, данные о строении *Liodes* Latr., *Agathidium* Pz. и *Anisotoma* Ill содержатся в монографии Клаузницера [Klausnitzer, 1978a].

Морфология личинок *Catoripidae* была предметом исследования многих ученых, но к сожалению, описания либо весьма неполны, либо очень плохо иллюстрированы, что делает их использование крайне затруднительным. Это относится к работам Пейеримхова [Peyerimhoff, 1906, 1907], Бёвинга, Крайхеда [Böving, Craighead, 1931] и Цвика [Zwick, 1978].

Несколько подробнее строение личинок *Catoripidae* описано в работах Жаннеля [Jeannel, 1908, 1909, 1922] и Бызовой [1964a], но наиболее полные описания сделаны Полианом [Paulian, 1941], Казале [Casale, 1976] и особенно французской исследовательницей Делеранс-Гласон, опубликовавшей большую серию работ, посвященную личинкам *Bathysciinae*. Содержащиеся в этих статьях данные были обобщены в специальной работе [Deleuran-Glaçon, 1963].

Строение личинок стафилинид, относящихся к вышеназванному морфо-экологическому типу, описано в работах Ферхеффа [Verhoeff, 1919b], Полиана [Paulian, 1941], Стила [Steel, 1970], Потоцкой [1964, 1965, 1967, 1976a, б], Мамаева, Кривошеиной и Потоцкой [1977].

Как уже указывалось выше, экология личинок многих вышеназванных родов изучена довольно слабо. Так, известно, что личинки неспециализированных *Ptiliidae* встречаются в подстилке, в сильно разложившихся остатках древесины, в гниющих растительных остатках, под корой, в гниющих водорослях на морских побережьях и питаются гифами и спорами грибов [Hinton, 1941; Paulian, 1941; Dybas, 1976; Klausnitzer, 1978c].

Личинки *Leptinidae* заселяют разлагающуюся древесину, гнезда мышей, кротов, шмелей и муравьев, а также подстилку [Peterson, 1960; Гиляров, 1964d]. По данным Клаузницера [Klausnitzer, 1978a], личинки *Liodes* (*Anisotomidae*) встречаются на подземных частях плодовых тел грибов и на мицелии аскомицет, личинки *Agathidium* — в древесных грибах, под корой деревьев и в пронизанной грибами лесной подстилке, а личинки *Anisotoma* — в древесных грибах, под корой деревьев и в старых пнях. Все они являются мицетофагами.

Экология личинок *Catoripidae* до сих пор изучена недостаточно. Известно, что это скрытоживущие формы. Чаще всего личинки встречаются в толще подстилки, среди детрита, в ходах кротов, в гнездах (*Trigona*), иногда на мелкой падали. Они являются сапрофагами и мицетофагами, хотя личинки *Bathysciinae* при случае охотно поедают мелких беспозвоночных, а личинки *Choleva*, по-видимому, могут употреблять в пищу мертвые животные

ткани [Бызова, 1964а; Peyerimhoff, 1907; Paulian, 1941; Heun, 1955; Deleurance-Glaçon, 1963; Casale, 1976].

Личинки коротконадкрылых жуков, относящиеся к данному морфо-экологическому типу, являются гигрофилами и мезофилами и заселяют такие микростадии, как толща разлагающейся древесины (*Trigonurus*, *Acgulia*), ходы короедов (*Phloeopomus*), гниющие растительные остатки (*Elonium*, *Trogophloeus*), влажная дернина (*Plathystethus*) и т.п. Все они питаются различными растительными остатками — разлагающейся древесиной (*Trigonurus*), органическими частицами, имеющимися под корой, в ходах короедов, в скоплениях разлагающихся растительных остатков и пр. (*Acgulia*, *Phloeopomus*, *Oxytelus*, *Plathystethus*, *Trogophloeus*), а личинки *Bledius* — диатомовыми водорослями [Saalas, 1917; Beaver, 1967; Steel, 1970, Потоцкая, 1972, 1973, 1975, 19786]. Они не способны к самостоятельному прокладыванию ходов и используют для передвижения либо естественную скважность субстрата, либо ходы, проложенные другими более крупными насекомыми (например, короедами или усачами, если речь идет о видах, обитающих в древесине).

Несмотря на то, что, как уже указывалось выше, данный морфо-экологический тип объединяет личинок нескольких семейств *Staphylinidea*, его представители обладают комплексом конвергентно возникших признаков, адаптивных к скрытому образу жизни и сапро- или мицетофаги. Тело личинок слабо склеротизовано, или вообще лишено склеротизации. Окраска светлая, ноги бегательного типа. Форма тела — камподеовидная, но в отличие от крупных хищных криптобионтов, использующих для передвижения естественную скважность субстрата, оно более короткое и вальковатое, лишено шейного перехвата, что связано с мелкими размерами личинок, при которых используемые ими ходы оказываются для них достаточно просторными, т.е. отпадает необходимость в сильном изгибании тела при передвижении по извитым ходам. Головная капсула, как правило, поперечная, с усиками, далеко отстоящими от переднего края и широко расставленными мандибулами. Особенности сенсорных органов также связаны со скрытым образом жизни. Так, отсутствие глазков — частое явление у личинок данного морфо-экологического типа, особенно у пещерных форм. Оно компенсируется в таких случаях сильным развитием чувствующих придатков на усиках и наличием длинных чувствующих щеток, или щеток с длинными сенсорными волосками (*Bathysciinae*, *Ptiliidae*).

Ротовой аппарат обладает комплексом приспособлений к питанию разлагающимися растительными остатками или грибами. Мола сильно склеротизованных мандибул резко расширена, часто снабжена зубцами и гранулами, т.е. приспособлена для перетирания пищи. У некоторых видов (например, у *Phloeopomus pusillus* Grav. и видов, сходных с ним по экологии) вершинная часть мандибул снабжена хитинизированным гребнем для соскребания органических частиц и крупной, веерообразной простекой, которая удерживает собранную таким образом пищу. Сдвинутый к заднему краю головной капсулы лабио-максиллярный комплекс также приспособлен для удержания пищевого комка. Это достигается либо расширением язычка, либо сильным развитием прементума, а также наличием поддерживающих структур в верхней части максилл (шипиков на жевательном крае лацини, бахромчатой веерообразной галей).

Следует отметить, что, по данным Делеранс-Гласон [Deleurance-Glaçon, 1963], в пределах группы троглобионтов — *Bathysciinae* наблюдается процесс постепенного перехода от обычного образа жизни (свободноживущие питающиеся формы с 2 линьками в течение личиночного периода развития) к афагии и пожизненному обитанию в куколочной колыбельке (личиночные

линьки при этом отсутствуют). К последней группе относятся такие виды, как *Speonomus longicornis* Saul., *Antrocharis querilhaci* Lesp. и др.

Поскольку морфологические изменения личинок не носят пока принципиального характера, мы не считаем возможным выделять подобные виды в самостоятельный морфо-экологический тип. Следует однако отметить, что в их строении прослеживаются признаки начинающейся редукции. Так, несмотря на то, что все части ротового аппарата сохраняют в целом присущую им форму, размер зубцов и гранул на молярном расширении явственно уменьшается, так же, как и бахромы галеи. Исчезают параглоссы, а церки резко укорачиваются и утолщаются. Тело, хотя и сохраняет в общем камподеовидную форму, становится более вальковатым [Deleurance-Glaçon, 1963].

Криптобионты — сапроксилофаги, неспособные к самостоятельному прокладыванию ходов

Представители: сем. Staphylinidae, роды *Piestus* Grav., *Siagonim* Kirby, *Leptochirus* Germ., *Priochirus* Scharp., *Lispinus* Er., *Holusus* Motsch. (*Piestinae*) *Olisthaerus* Heer. (*Phloeocharinae*) (рис. 4, 1).

Сведения по морфологии и экологии личинок этих родов содержатся в работах Сааласа [Saalas, 1917], Полиана [Paulian, 1941], Касуле [Kasule, 1966] и Потоцкой [1967, 1972, 1973, 1974, 1975, 1976]. Согласно данным этих авторов, личинки, относящиеся к данному морфо-экологическому типу, являются специализированными подкорниками. Они встречаются в отмерших, как правило, поваленных деревьях с плотно прилегающей корой, бурым, влажным, сильно перегнившим лубом и твердой древесиной, покрытой влажной темно-бурой пленкой. Личинки средних размеров, сравнительно малоподвижны, заселяют пространство между лубом и древесиной и толщу луба. Они неспособны к роющей деятельности и передвигаются чаще всего, раздвигая волокна луба, реже — используя щели подкоркового пространства. В монографии Полиана [Paulian, 1941] впервые отмечен тот факт, что личинки *Leptochirus diversus* Bernh. питаются разлагающейся древесиной. Кишечник личинок *Leptochirus* sp., переданных нам для исследования сотрудниками Лаборатории систематики Зоологического института АН СССР, также был наполнен частицами разлагающейся древесины. По нашим наблюдениям, сапроксилофагами являются и личинки *Siagonim vittatum* Fauv. Они питаются разлагающимся лубом. Судя по строению ротового аппарата, такой же тип питания характерен и для других представителей данного морфо-экологического типа.

Личинки специализированных подкорников-сапроксилофагов обладают комплексом морфологических особенностей, адаптивных к описанному выше образу жизни, способу передвижения и типу питания. Так, для всех личинок данного морфо-экологического типа характерна резко дорсо-вентрально уплощенная форма тела, облегчающая передвижение между волокнами разлагающегося луба или в узких щелях подкоркового пространства. Анализная подпорка и церки, которые являются опорными структурами при передвижении, обладают ярко выраженной склеротизацией. Сильная склеротизация покровов обеспечивает защиту личинок от повреждения частицами субстрата, а слабая пигментация связана со скрытым образом жизни.

Не менее четко адаптивные особенности прослеживаются в строении ротового аппарата. Мандибулы личинок короткие, массивные, сильно склеротизованные, как правило, с развитой молярной частью. Вершины мандибул снабжены мощными притупленными зубцами, лежащими в разных плоскостях, так что в целом они имеют совкообразную форму. Такое стро-

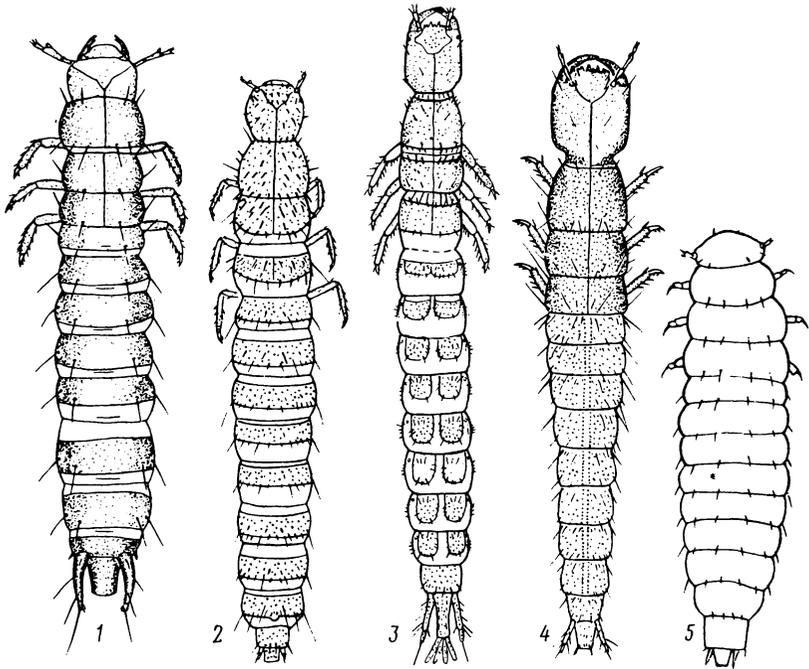


Рис. 4. Морфо-экологические типы личинок Staphylinioidea

1 — криптобионты, сапроксилофаги, непрокладывающие ходов, *Siagonium vittatum* Fauv., 2 — мелкие криптобионты — хищники, использующие при передвижении естественную скважность субстрата, *Охурода* sp., 3 — крупные криптобионты — хищники, использующие для передвижения естественную скважность субстрата, *Gabrius* sp., 4 — криптобионты, роющие хищники, *Nudobius lentus* Grav., 5 — паразитические формы, *Platypssyllus* sp. [по Piechocki, 1959]

ение мандибул обеспечивает захват и перетирание субстрата, а жевательный край лацинии, несущий крупные щетинки или шипики, и поперечный, лопатовидный язычок нижней губы служат для захвата и поддержки пищевого комка. У личинок *Olisthaerus*, сходных с личинками *Piestinae* по общегабитуальным признакам (форма тела, склеротизация, пигментация), язычок нижней губы более узкий, но эта особенность компенсируется наличием мощного пучка жестких щетинок на внутреннем крае стипеса нижних челюстей. Судя по строению мандибул, более вытянутых и обладающих острой вершиной для личинок *Olisthaerus* возможно факультативное хищничество.

Криптобионты—хищники. Мелкие формы, использующие при передвижении естественную скважность субстрата

Представители: сем. *Pselaphidae*, роды *Batrisodes* Rtt., *Euplectes* Leach., *Plectophloeus* Rtt., *Trichonyx* Caud.; сем. *Staphylinidae*, роды *Haralaraea* Thoms., *Lathrimaeum* Er., *Arpedium* Er., *Lesteva* Latr. и др. хищные *Omalinae*; некоторые *Tachyporinae*, такие как *Tachinus* Grav., *Tachyporus* Grav., некоторые роды подсемейства *Aleocharinae*, например, *Placusa* Er., *Anomognathus* Sol., *Leptusa* Kr., *Охурода* Mnnh., *Atheta* Thoms. (рис. 4, 2).

Литературные данные по морфологии личинок *Pselaphidae* довольно скудны. Отрывочные сведения о строении личинок *Batrisodes* и *Euplectes* име-

ются в монографии Бёвинга и Крайхета [Böving, Craighead, 1931]. Наиболее полные описания личинок *Plectophloeus* и *Trichonux* сделаны Безюше [Bésuchet, 1952, 1956]. Данные этих авторов суммированы в определительных таблицах Гилярова [1964в] и Клаузницера [Klausnitzer, 1978e]. Строение личинок стафилинид, которые отнесены нами к 12-у морфо-экологическому типу, описано в работах Полиана [Paulian, 1941], Дажо [Dajoz, 1960], Липкова [Lipkow, 1966], Касуле [Kasule, 1968], Журанской [Zurańska, 1970], Стила [Steel, 1970., Потоцкой [1964; Potockaja, 1966; 1967, 1973; 1976], Мамаева, Кривошеиной и Потоцкой [1977].

Так же, как и личинки 10-го морфо-экологического типа, личинки рассматриваемой группы заселяют влажные микростанции и никогда не поднимаются на поверхность. Так, личинки *Batrissodes* встречаются под корой и в муравейниках [Klausnitzer, 1978e], а в личинки *Plectophloeus* и *Trichonux* — в сильно разложившейся древесине [Bésuchet, 1952, 1956]. По данным Клаузницера [Klausnitzer, 1978e], личинки *Euplectes* встречаются под гниющими растительными остатками, но мы находили их на Северном Кавказе под корой пихты. Сходные микростанции заселяют и личинки стафилинид. Этим мелким хищникам можно обнаружить в толще подстилки, в разлагающихся растительных остатках, в разлагающейся древесине, под корой, реже в грибах [Paulian, 1941; Lipkow, 1966; Steel, 1970; Потоцкая, 1964, 1972, 1974, 1975, 1976; Мамаев, Кривошеина, Потоцкая, 1977].

По характеру заселяемых микростадий, скрытому образу жизни и характеру передвижения, личинки рассматриваемого типа сходны с личинками 10-го морфо-экологического типа. Вследствие этого особенности морфологии личинок двух типов обладают рядом сходных черт. Они так же, как и личинки 10-го морфо-экологического типа, слабо склеротизованы и бледно окрашены. Ноги бегательного типа, тонкие; приспособления к прокладыванию ходов отсутствуют. Основным отличием от 10-го морфо-экологического типа является тип питания. Если личинки 10-го типа — сапрофаги и мицетофаги и употребляют животную пищу в крайне редких случаях, то личинки рассматриваемого типа — типичные хищники. В связи с этим для них характерны более удлиненная форма тела и головной капсулы, мандибулы, приближающиеся по форме к серповидным, с острым режущим краем, часто снабженным зубчиками, отсутствие веерообразной простеки, удлиненная форма язычка, передний край назале или верхней губы часто вооружен зубчиками и шипиками. Лабιο-максиллярный комплекс расположен ближе к переднему краю головной капсулы, чем у личинок 10-го морфо-экологического типа. Такая же тенденция к смещению к переднему краю и к медиальной линии наблюдается и в топографии мандибул и усиков.

Криптобионты—хищники

Крупные и средних размеров формы, использующие для передвижения естественную скважность субстрата.

К данному типу относятся личинки коротконадкрылых жуков трибы *Paederini* (роды *Lathrobium* Grav., *Glyptomerus* H. Müll., *Paederus* F.) и некоторые личинки трибы *Philonthini* (роды *Gabrius* Steph., частично *Philonthus* F., *Remus* Hol.) (рис. 4, 3).

Они постоянно живут в толще рыхлой подстилки, в кучах гниющих водорослей, под корой деревьев. Неспособны к самостоятельному прокладыванию ходов. Адаптивные приспособления проявляются в следующих признаках: тело стройное и гибкое, окраска светлая, склеротизация слабо выражена, шейный перехват узкий. Ноги бегательного типа, урогомфы длинные, снабженные тонкими щетинками.

Криптобионты—хищники, способные к активному прокладыванию ходов

Данный морфо-экологический тип объединяет личинок коротконадкрылых жуков, относящихся к трибам Xantholinini, некоторых Platyprosopini и Quediini (роды Xantholinus Betrhold, Nudobius Thoms., Atrecus Jacq., Othius Steph., Zeteotomus Jacq., Platyprosopus Mnnh., Quedius Steph.) (рис. 4, 4).

Личинки этого типа встречаются в нижних слоях подстилки, верхних слоях почвы, под корой отмерших деревьев, реже — в норах и древесной трухе. Не поднимаются на поверхность, способны к прокладыванию коротких ходов в рыхлом субстрате.

Адаптивными признаками являются форма тела, его окраска и степень склеротизации, сходные с таковыми у скрытноживущих личинок 13-го морфо-экологического типа. Специфическими адаптивными признаками, связанными со способностью к прокладыванию ходов, являются наличие массивной головной капсулы, выступающего вперед назале, широкого шейного перехвата и коротких ног, снабженных крупными склеротизованными шипами и тибальной щеткой.

Паразитические формы

К данному морфо-экологическому типу относятся личинки рода *Lomechusodes* Tott., (= *Lomechusa* Grav.), старшие возрасты личинок *Aleochara* Grav. (Staphylinidae), а также личинки *Platypsyllus* Ritz. (Platypsyllidae) и *Silphopsyllus* Olsuf. (Leptinidae) (рис. 4, 5).

В нашем распоряжении, помимо личинок рода *Aleochara*, была серия личинок *Lomechusoides* из гнезда *Formica aquilonia* Yarr. (Московская обл.).

Морфология, экология и адаптивные особенности личинок рода *Aleochara* описаны нами ранее [Потоцкая, 1971]. Там же приведена и литература по этому вопросу. Что же касается личинок *Platypsyllus* и *Silphopsyllus*, то количество работ, посвященных им, хотя и невелико, но содержащиеся в них данные, тем не менее, позволяют сделать определенные выводы. Сведения об их морфологии и экологии содержатся в работах А.П. Семенова-Тян-Шанского и Ф.Г. Добржанского [1927], Бёвинга и Крайхета [Böving, Craighead, 1931], Полиана [Paulian, 1941] и Пихоки [Piechocki, 1959].

Личинки *Silphopsyllus* и *Platypsyllus* являются эктопаразитами: первые паразитируют на выхухоли, вторые — на бобрах. Широко известные личинки *Lomechusoides* паразитируют в гнездах муравьев рода *Formica*, причем муравьи выкармливают их. Строго говоря, такой образ жизни нельзя назвать паразитическим, поскольку муравьи выкармливают личинок "добровольно" и этот термин употреблен здесь за неимением другого. Тем не менее, подобный образ жизни влечет за собой почти те же последствия, что и классические случаи паразитизма.

Тело личинок *Lomechusa* вальковатое, белое, полностью лишенное склеротизации. Головная капсула также несклеротизованная. В отличие от свободноживущих самостоятельно питающихся личинок стафилинид промезо- и метоторакс *Lomechusa* равной длины. Хетотаксия представлена только короткими, равномерно расположенными щетинками. Так же, как и у паразитических личинок *Aleochara*, у личинок *Lomechusa* наблюдается редукция сенсорного, ротового и локомоторного аппарата. Усики резко укорочены, мясистые на достигают даже переднего края верхней губы.

Только мандибулы более или менее склеротизованы, все же остальные части ротового аппарата, включая верхнюю губу — мясистые. Максиллы с округлой лацинией. Нижнечелюстные щупики сильно укорочены. Церки отсутствуют; ноги короткие. Членики ног по форме и размерам отличаются один от другого несколько больше, чем у неподвижных паразитических личинок *Aleochara*, но эти различия значительно меньше тех, которые наблюдаются у всех самостоятельно питающихся личинок *Staphylinidae*.

Личинки *Platypusyllus castoris* Ritz. питаются эпителием хозяина и могут повреждать его кожу, прокусывая ее до крови [Piechocki, 1959]. Адаптивные особенности этих личинок сходны с таковыми у *Lomechusoides* по форме тела, его склеротизации и цвету, особенностям строения ног, расположению и строению усиков, строению максилл и нижнечелюстных щупиков. Морфологические адаптации, связанные со спецификой экологии данного вида, заключаются в том, что у личинок *Platypusyllus castoris* части ротового аппарата, особенно мандибулы, склеротизованы значительно сильнее. Коготки ног длинные с очень острой вершиной. Церки имеются. Более выраженная склеротизация ротового аппарата связана с питанием эпителием, т.е. плотным и упругим "субстратом". Острые коготки и церки дают возможность личинке более прочно удерживаться на теле хозяина.

Адаптивные морфологические особенности *Silphopsyllus desmane* Olsuf. сходны с особенностями *P. castoris*, хотя и выражены слабее.

Суммируя изложенные выше данные, мы можем представить себе общую систему морфо-экологических типов и проследить насколько полно они представлены в различных семействах стафилиноидного комплекса (табл.).

Наибольшее разнообразие — 9 из 15 морфо-экологических типов личинок — наблюдается в семействе *Staphylinidae*, чьи представители, тяготея к скрытому и полураскрытому образу жизни, проявляют высокую экологическую пластичность, которая обеспечивает личинкам этого семейства широкий спектр экологических особенностей. Следующее по разнообразию семейство — *Silphidae* — представлено уже только тремя морфо-экологическими типами; *Leptinidae*, *Scaphidiidae* и *Ptiliidae* двумя морфо-экологическими типами каждое, а для каждого из остальных пяти семейств в настоящее время удается выделить лишь по одному морфо-экологическому типу. Это объясняется, с одной стороны, резкой специализацией личинок некоторых семейств, например, *Platypusyllidae*, а с другой стороны — недостаточной изученностью личиночных форм таких семейств жесткокрылых, как например, *Pselaphidae*, *Anisotomidae* и др.

В соответствии с особенностями экологии личинки стафилиноидного комплекса образуют несколько неравноценных по объему групп. Так, свободноживущие формы объединяют представителей 9 семейств, в то время как паразитические формы включают представителей всего 3 семейств. У свободноживущих личинок *Staphylinodea* наблюдается различный характер связи с субстратом. Среди них встречаются открытоживущие формы, гемикриптобионты и криптобионты. Первые сравнительно немногочисленны и объединяют всего два морфо-экологических типа, вторые — четыре, и, наконец, наиболее обширной группой являются криптобионты, объединяющие восемь морфо-экологических типов. Что же касается паразитических форм, то они независимо от того, являются ли относящиеся к ним виды эктопаразитами или эндопаразитами, обладают сходным набором адаптивных признаков и не подлежат более дробному делению.

У личинок стафилиноидного комплекса наблюдается тесная адаптивная корреляция между характером связи с субстратом в сочетании со спосо-

Таблица

Система морфо-экологических типов Staphylinoidae

Морфо-экологические типы	Catopidae	Silphidae	Anisotomidae-Liodidae	Leptinidae	Platytyllidae	Staphylinidae	Pselaphidae	Scydmaenidae	Scaphidiidae	Ptiliidae
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Открытоживущие формы</i> мицетофаги хищники		+							+	
<i>Гемикриптобионты</i> мелкие хищники, раздвигающие субстрат при передвижении								+		
со смешанным питанием, раздвигающие субстрат при передвижении		+								
хищники, использующие для передвижения естественную скважность субстрата						+				
хищники, роющие формы						+				
<i>Криптобионты</i> мицетофаги, прокладывающие ходы						+				
<i>Криптобионты</i> мицетофаги, не прокладывающие ходов										+
некрофаги, способные к активному прокладыванию ходов		+								
сапрофаги и мицетофаги, использующие для передвижения естественную скважность субстрата	+		+	+		+				+
сапроксилофаги, раздвигающие субстрат при передвижении						+				
мелкие хищники, использующие при передвижении естественную скважность субстрата						+	+			

Таблица (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
крупные хищники, использующие при передвижении естественную скважность субстрата						+				
хищники, роющие формы						+				
<i>Паразиты</i> паразитические формы				+	+	+				

бом передвижения и габитусом. Так, открытый и полускрытый образ жизни в сочетании с передвижением, при котором личинки раздвигают части субстрата, либо вообще не испытывают никакого сопротивления, коррелирует с мокрицеобразной формой тела. Полускрытый и скрытый образ жизни при передвижении с использованием естественной скважности субстрата сочетается с камподеовидной, а обитание в спороносных трубочках грибов — с червеобразной формой тела.

Для сапрофагов и мицетофагов независимо от характера связи с субстратом характерно расположение усиков и ротовых частей ближе к средней и задней части головы. Хищничество ведет к смещению упомянутых органов кпереди головной капсулы.

Адаптивными признаками активной роющей деятельности являются наличие массивной, сильно склеротизованной головной капсулы с укороченными придатками, короткие ноги, голенелапка которых часто расширена в вершинной части и снабжена подгребающими шипами, укороченные, сильно склеротизованные церки и анальная подпорка, которые служат для упора.

Для паразитических форм характерна редукция сенсорного, ротового и локомоторного аппарата.

В заключение следует отметить, что выделенные в данной статье пятнадцать морфо-экологических типов представляют собой только первые шаги в морфо-экологической типизации Staphylinoidea. Дальнейшее изучение морфологии и экологии этого огромного, разнообразного и удивительно пластичного в экологическом отношении надсемейства несомненно позволит выделить большее количество морфо-экологических групп. Это тем более вероятно, что личинки ряда семейств до сих пор остаются практически вне поля зрения исследователей. Особенно остро недостаток данных по личиночным формам ощущается для таких семейств, как Pselaphidae Scydmaenidae, Platypyllidae, много нового и неожиданного можно ожидать и от более детального изучения Ptiliidae. Дальнейшее тщательное исследование личинок надсемейства Staphylinoidea позволит не только выявить новые морфо-экологические типы, но и составить ряды таких групп, отражающие их эволюцию.

ЛИТЕРАТУРА

- Бызова Ю.Б.* Семейство Catopidae. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964а, с. 207—211.
- Бызова Ю.Б.* Семейство Silphidae — мертвоеды. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964б, с. 212—225.
- Гиляров М.С.* Общая практическая таблица для определения семейств жесткокрылых, встречающихся в почве. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964а, с. 91—104.
- Гиляров М.С.* Семейство Scaphidiidae — челноvidки. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964б, с. 226—277.
- Гиляров М.С.* Семейство Pselaphidae — ошупники. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964в, с. 275—276.
- Гиляров М.С.* Семейство Scydmaenidae. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964г, с. 277—278.
- Гиляров М.С.* Семейство Ptiliidae (=Trichopterigidae). — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964д, с. 279.
- Крыжановский О.Л.* Семейство Silphidae — мертвоеды. — В кн.: Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Л.: Наука, 1974, с. 15—16.
- Мамаев Б.М., Кривошвина Н.П., Потоцкая В.А.* Определитель личинок хищных насекомых — энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука, 1977.
- Потоцкая В.А.* Семейство Staphylinidae — хищные, или коротконадкрылые жуки. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964, с. 228—274.
- Потоцкая В.А.* Личинки из родов *Soprophilus* Latr. и *Platystethus* Mann. (Coleoptera, Staphylinidae). — Зоол. журн., 1965, 44, № 6, с. 877—882.
- Потоцкая В.А.* Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) европейской части СССР. М.: Наука, 1967.
- Потоцкая В.А.* Морфо-экологические типы личинок Staphylinidae (Coleoptera). — Зоол. журн., 1971, 50, № 11, с. 1665—1673.
- Потоцкая В.А.* Некоторые данные об экологии стафилиид, развивающихся в древесине. — Экология, 1972, 6, с. 61—65.
- Потоцкая В.А.* Морфология личинок некоторых ксилобионтных стафилиид (Coleoptera, Staphylinidae). — Зоол. журн., 1973, 52, № 1, с. 54—63.
- Потоцкая В.А.* Сравнительная характеристика ксилобионтных личинок стафилиид в связи с особенностями пищевой специализации. — В кн.: Насекомые — разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1974, с. 65—73.
- Потоцкая В.А.* Материалы по биологии ксилофильных стафилиид Южного Приморья. — Энтотом. обозрение, 1975, 54, № 4, с. 760—764.
- Потоцкая В.А.* Морфология личинки *Trigonurus asiaticus* Reiche и взаимоотношения трибы *Trigonurini* с другими трибами подсемейства *Piestinae*. — В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976а, с. 13—21.
- Потоцкая В.А.* Личинки жуков-стафилиид (Coleoptera, Staphylinidae), развивающихся в древесине. — В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976б, с. 156—174.
- Семенов Тянь-Шанский А.П., Добрянский Ф.Г.* Личинка *Silphopsyllus desmanae* Ols. (Leptinidae). — Рус. энтотом. обозрение, 1927, 21, № 1/2, с. 8—16.
- Якобсон Г.Г.* Жуки России и Западной Европы. СПб.: Изд. Девриена, 1913.
- Beaver R.A.* Notes on the fauna associated with elm bark beetles in Wytham Wood, Berks. I. Coleoptera. — Entomol. Mon. Mag., 1967, 102, 1226/1228, p. 163—170.
- Bésuchet Cl.* Larves et nymphes de *Plectrophloeus* (Col. Pselaphidae). — Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 1952, 25, N 3, S. 251—256.
- Bésuchet Cl.* Larves et nymphes des *Pselaphidae* (Col.). — Rev. Suisse Zool., 1956, 63, N 4, 31, p. 693—705.
- Böving A., Craighead F.* An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — Entomol. Amer. (N.S.), 1931, 11, p. 1—351.
- Casale A.* Ciclo biologico e morfologia preimaginale di Coleoptera Staphylinidae delle famiglie Leptinidae e Catopidae. — Redia, 1976, 56, p. 199—230.
- Crowson R.A.* The natural classification of the families of Coleoptera. L., 1960.
- Dajoz R.* Description de la larve de *Leptusa doderoi* Bernhauer (Col., Staphylinidae). — Bull. Soc. entomol. France, 1960, 65, 132—134.
- Dajoz R.* Morphologie et biologie de la larve de *Scaphosoma assimile* Er. (Col., Scaphidiidae). — Bull. mens. Soc. Linnéenne Lyon, 1965, 34, 105—110.
- Deleurance-Glaçon S.* Recherches sur les

- Coléoptères troglobies de la sous-familié des Bathysciinae. — Ann. Sci. nat. Zool. Paris, 1963, 12 ser., 5, 1, 1–172.
- Dorcey C.K.* A comparative study of the larvae of six species of *Silpha* (Silphidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1940, 33, N 2, p. 120–139.
- Dybas H.S.* The larval characters of featherwing and limulodid beetles and their family relationships in the Staphylinoidae (Col., Ptiliidae and Limulodidae). — Fieldiana Zool., 1976, 70, N 3, p. 29–78.
- Emden F.J.van.* Larvae of British beetles 4. Various small families. — Entomol. Mon. Mag., 1943, 79, p. 209–223.
- Goe M.T.* Life history and habits of *Silpha inaequalis* Fab. (Coleoptera). — Entomol. News, 1919, 30, N 9, p. 253–255.
- Heun Ch.* Biologie und Ökologie von *Choleva holsatica* Ben. et Ihss. — Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Mus. Hamburg, 1955, 7, p. 3–34.
- Heymons R., Lengerken H.von.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). V. *Sylpha tyrolensis* Laich. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1930, 17, N 1/2, S. 262–274.
- Heymons R., Lengerken H.von.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). VII. *Oiceoptoma thoracica* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1931, 20, N 4, S. 691–706.
- Heymons R., Lengerken H.von.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). VIII. *Ablattaria laevigata* F. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1932a, 24, N 2, S. 259–287.
- Heymons R., Lengerken H.von.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). IX. *Silpha carinata* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1932b, 25, N 2/3, 534–548.
- Heymons R., Lengerken H.von.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). X. *Silpha tristis* Illig. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1934, 28, N 4, S. 469–479.
- Heymons R., Lengerken H.von, Bayer M.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). I. *Silpha obscura* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1926, 6, N 2, S. 287–322.
- Heymons R., Lengerken H.von, Bayer M.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). II. *Phosphuga atrata* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1927, 9, N 1/2, S. 271–312.
- Heymons R., Lengerken H.von, Bayer M.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphina (Coleopt.). III. *Xylodrepa 4-punctata* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1928, 10, N 2/3, S. 330–352.
- Heymons R., Lengerken H.von, Bayer M.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). IV. *Blitoghaga opaca* L. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1929, 14, N 1, S. 234–260.
- Heymons R., Lengerken H.von, Bayer M.* Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). VI. *Blitophaga undata* Mull. — Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere, 1930, 18, N 1/2, S. 170–188.
- Hinton H.E.* The immature stages of *Acrotrichis fascicularis* Herbst. (Ptiliidae). — Entomol. Mon. Mag. Ser. 4, 1941, 2(77), p. 245–250.
- Jeannel R.* Biospéologica 5. Coléoptères (première série). — Arch. zool. exp. et gén. 4 sér., 1908, 8, p. 267–326.
- Jeannel R.* Biospéologica 10. Coléoptères (deuxième série). — Arch. zool. exp. et gén. 5, sér., 1909, 1, p. 447–532.
- Jeannel R.* Silphidae, Catopidae. Biospéologica XLVII. — Arch. zool. exp. et gén., 1922, 61, 1, p. 1–98.
- Jonesco M.A.* La larve de *Caphenium carnicum* Reitter (Coleoptera). — Etud. morphol. Bucharest, 1939, p. 101–109.
- Kasule F.K.* The subfamilies of the larvae of Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the larvae of the British genera of Steninae and Proteininae. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1966, 118, N 8, p. 261–283.
- Kasule F.K.* The larval characters of some subfamilies of British Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the known genera. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1968, 120, N 4, p. 115–138.
- Klausnitzer B.* Liodidae. — In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Acad.-Verl., 1978a, Lief. 10, S. 91–92.
- Klausnitzer B.* Scydmaenidae. In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978b., Lief. 10, S. 93–94.
- Klausnitzer B.* Ptiliidae. — In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978c, Lief. 10, S. 97–98.
- Klausnitzer B.* Scaphidiidae. In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978d, Lief. 10, S. 99–100.
- Klausnitzer B.* Pselaphidae. — In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978e, Lief. 10, S. 101–102.
- Klausnitzer B., Zerche L.* Silphidae. — In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978, Lief. 10, S. 87–90.
- Lengerken H.von.* Studien über die Leben-

- erscheinungen der Silphini (Coleopt.). XI—XIII. *Thanatophilus sinuatus* F., *rugosus* L. und *dispar* Hrbst. — *Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere*, 1938, 33, N 4, S. 654—666.
- Lipkow E.* Biologisch—Ökologische Untersuchungen über *Tachyporus*—Arten und *Tachinus rufipes* (Col., Staph.). — *Pedobiologia*, 1966, 6, N 2, S. 140—177.
- Paulian R.* Les premiers états des Staphylinidae. — *Mém. Mus. natur. hist. natur. (N.S.)*, 1941, 15, p. 1—356.
- Peterson A.* Larvae of insects: An introduction to Nearctic species. Pt II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonaptera, Mecoptera, Trichoptera. Columbus (Ohio), 1960.
- Peyerimhoff P.* Sur quelques larves de Coleoptères cavernicoles (Catopidae). — *Bull. Soc. entomol. France*, 1906, 8, p. 109—118.
- Peyerimhoff P.* Deux types nouveaux de larves de Silphides. — *Ann. Soc. entomol. France*, 1907, 76, p. 83—88.
- Piechocki R.* Zur Biologie des Biberkäfers *Platypsyllus castoris* Ristema (Coleoptera). — *Beitr. Entomol.*, 1959, 9, N 5/6, p. 523—528.
- Potockaja V.A.* Quatres espèces des larves de sous-famille Tachyporinae. — *Beitr. Entomol.*, 1966, 16, N 5/6, S. 615—631.
- Rukowski E.* Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. — *Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere*, 1933, 27, S. 518—586.
- Ratcliffe B.* The natural history of *Necrodes surinamensis* (Fabr.) (Coleoptera, Silphidae). — *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 1972, 98, N 4, p. 359—364, 408—410.
- Saalas U.* Fichtenkäfer Finlands. — *Ann. Acad. sci. fenn.*, 1917, 8, N 1, p. 1—298.
- Schuster R.* Scydmaeniden—Larven als Milbenrauber. — *Naturwissenschaften*, 1966, 53, N 17, S. 439—440.
- Steel W.O.* The larvae of the genera of Omaliniinae (Coleoptera, Staphylinidae). — *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 1970, 122, N 1, p. 1—47.
- Verhoeff K.W.* Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte sowie Regeneration der *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata* (Col.). — *Suppl. Entomol. Berlin*, 1919a, 8, S. 41—116.
- Verhoeff K.W.* Studien über die Organisation und Biologie der Staphylinidae. IV. Zur Kenntnis der Staphyliniden—Larven. V. Zur Kenntnis der Oxyteliden—Larven. — *Arch. Natur. Berlin*, 1919b, Abt. A, 85, N 6, S. 1—111.
- Zuraska I.* On the morphology of larvae of the genera *Tachinus* Grav. and *Tachyporus* Grav. (Staphylinidae, Tachyporinae). — *Pol. pis. entomol.*, 1970, 40, N 1, s. 83—89.
- Zwick P.von.* Bestimmungstabelle für die Larven der Catopidae. — In: Klausnitzer B. Ordnung Coleoptera (Larven). Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. B.: Akad.-Verl., 1978, Lief. 10, S. 302—303.

УДК 595.768.11

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ТОЧИЛЬЩИКОВ (Coleoptera, Anobiidae)

М. Л. ДАНИЛЕВСКИЙ

Семейство жуков-точильщиков представляет собой высоко специализированную группу, большинство представителей которой приспособились к развитию за счет твердой, сухой древесины. Можно предположить, что древесина была той средой, с которой связано обособление этой группы жесткокрылых. Личинки целого ряда представителей семейства развиваются за счет стеблей и плодов травянистых растений. Однако освоение этой экологической ниши имело, судя по всему, вторичный характер. Большинство таких точильщиков приурочено к жарким сухим областям, для которых переход ксилофагов на травянистые растения вообще очень характерен. Значительная группа точильщиков перешла к развитию в плодовых телах грибов. В этом случае направление экологической адаптации не вызывает никакого сомнения, так как личинки, развивающиеся в грибах, представляют собой формы с крайней степенью морфологической специализации.

Многие виды точильщиков являются серьезными техническими вредителями, некоторые вредят запасам. Это издавна обуславливало пристальный интерес к личинкам точильщиков. Их описания появляются очень

рано. Первая работа по личинкам Anobiidae относится ко второй половине XVIII века [Bjerkander, 1783]. В начале XIX века появляются первые более или менее детальные описания [Bouché, 1834; Ratzeburg, 1839; Rouzet, 1849; Westwood, 1839]. Перри описал личинок семи видов точильщиков [Perris, 1854, 1878]. С тех пор регулярно появляются статьи с описаниями отдельных личинок, часто с небольшими определительными таблицами, в основном по европейской фауне [Altson, 1922; Bletchly, 1953; Buddeberg, 1855; Emden, 1925; Erichson, 1841; Gahan, 1925; Gardiner, 1953; Hayashi, 1951; Houlbert, 1903; Janisch, 1923; Kemner, 1915; Leiler, 1960; Munro, 1915; Picard, 1919; Portevin, 1896; Sharp, 1899; Taschenberg, 1879; Verhoeff, 1923; Viedma, 1977; Wachtl, 1876; White, 1963, 1966].

На фоне большого числа частных работ выделяется статья Паркина [Parkin, 1933] по европейским личинкам точильщиков. В ней рассмотрены личинки восьми родов, а детальные описания снабжены рисунками и определительными таблицами. Основные сведения о личинках точильщиков имеются в работах Бёвинга [Böving, 1927, 1954]. В монографии содержится подробный анализ внешней морфологии, основанный на изучении мускулатуры личинок, тщательные описания большого количества личиночных форм и таблицы для их определения (в основном по американской фауне). Текст снабжен большим количеством иллюстраций. В статье [1927] делаются интересные филогенетические обобщения на личиночном материале.

У нас в стране работ по личинкам точильщиков очень немного. Это прежде всего таблица для определения личинок точильщиков А.А. Захваткина [1953] с описаниями восьми видов и небольшая таблица в книге И.И. Ильинского [1962]. Личинка *Xestobium subincanum* Reitt. описана Н.Н. Дубровиным [1977]. В работе Ф.А. Зайцева [1956] нет данных по строению личинок, но она содержит интересные биологические указания.

Занимая большое количество разнообразных экологических ниш, личинки точильщиков демонстрируют значительное морфологическое разнообразие. Нам представляется интересным проследить пути его формирования в сравнении с морфологической эволюцией личинок жуков-ксилофагов других семейств.

Строение личинок точильщиков *Ernobius* sp., *Xestobium rufovillosum* Deg., *X. subincanum* Reitt., *Hedobia pubescens* Ol., *Lasioderma turcestanicum* Reitt., *Priobium dendrobiiforme* Reitt., *Hemicoelus rufipes* F., *Paroligomerus costatus* Logv., *Oligomerus retowskyi* Schils., *Microbregma emarginatum* Dufts., *Anobium pertinax* L., *Gastrallus* sp., *Pseudoxyletinus fissicollis* Reitt., *Ptilinus pectinicornis* L., *Perithea gyrosa* Logv., *Dorcatoma sibirica* Reitt., *D. pilosella* Reitt., *D. dresdensis* Hbst., *Coenocara* sp. изучено по собственным материалам. Данные по морфологии *Xyletinus* sp., *Ochina ptinoides* Marsh., *Anytis rubens* Hoffm., *Nicobium castaneum* Ol., *Habrobregmus carinatus* Say, *Trypopytes sericeus* Say., *Coelostethus notatus* Say, *Microanobium* sp., *Cryptorama minutum* les., *Coenocara oculata* Say приводятся на основе описаний и рисунков из монографии Бёвинга [Böving, 1954].

Тело личинок точильщиков С-образно изогнуто (рис. 1,1–5). Голова гипогнатическая. Эти черты, формирующие внешний облик личинок, достаточно постоянны, но в их пределах могут быть отмечены некоторые специальные отклонения. Голова, как правило, не является строго гипогнатической. У большинства ксилофагов и мицетофагов (рис. 1,1,4–5) она слегка скошена вперед, а теменная часть несколько втянута в переднегрудь. У более специализированных ксилофагов степень прогнатизма увеличивается, например у личинок рода *Ptilinus* Geoffr. (рис. 1,2). Край-

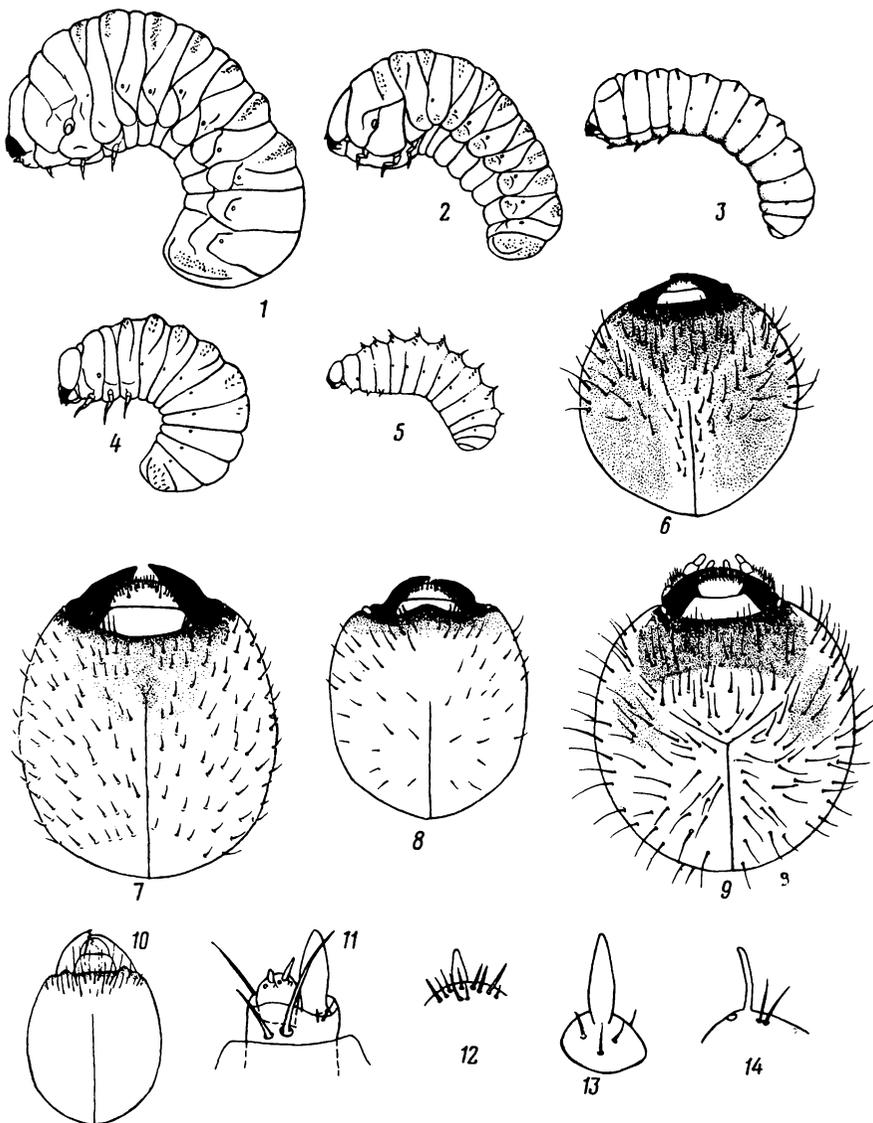


Рис. 1. Строение тела, головы и антенн личинок жуков-точильщиков

Общий вид личинки: 1 — *Hemicoelus rufipes*, 2 — *Ptilinus pectinicornis*, 3 — *Gastrallus* sp., 4 — *Dorcatoma sibirica*, 5 — *Coenocara* sp., Голова: 6 — *Ernobius* sp., 7 — *Hedobia pubescens*, 8 — *Anobium pertinax*, 9 — *Lasioderma turcestanicum*, 10 — *Gastrallus* sp.; Антенны: 11 — *Xestobium subincanum*, 12 — *Pseudoxyletinus fissicollis*, 13 — *Dorcatoma sibirica*, 14 — *Dorcatoma dresdensis*

не редко этот процесс доходит до полного завершения и голова становится прогнатической, как у личинок рода *Gastrallus* Jacq. du Val. (рис. 1,3). Выработка прогнатизма сопровождается удлинением головной капсулы (рис. 1,10) и погружением ее теменной части в переднегрудь (рис. 1,3). Форма головы точильщиков слабо удлиненная (рис. 1,6-8). У *Lasioderma* Steph., личинки которой приспособились к развитию в стеблях травя-

нистых растений, голова строго гипогнатическая, совершенно свободная и имеет округлую форму (рис. 1,9).

Практически все направления специализации личинок точильщиков ведут к уменьшению изогнутости тела. У личинок рода *Ptilinus* она значительно меньше, чем в большинстве других групп (рис. 1,2). У специализированных ксилофагов и мицетофагов тело становится почти прямым: роды *Gastrallus* (рис. 1,3) и *Coenocara* Thoms. (рис. 1,5). Тело большинства личинок точильщиков имеет утолщения в грудной области и в области 6–8-го сегментов брюшка (рис. 1,1). У более специализированных ксилофагов развитие грудных сегментов увеличивается (*Ptilinus*, рис. 1,2). При специализации к мицетофагии наблюдается относительное уменьшение грудных сегментов в сравнении с брюшными. Это заметно у *Dorcatoma* Hbst. (рис. 1,4) и совершенно отчетливо — у *Coenocara*.

Покровы личинок точильщиков всегда слабо склеротизованы и не пигментированы (за исключением головы). Очень характерно присутствие шипиков на спинной стороне тела на передней части (претергуме) заднегруди и первых семи сегментах брюшка, а также на боковых частях 9-го сегмента. Такое вооружение покровов встречается в далеких друг от друга родах (*Anobium* F., *Oligomerus* Redtb., *Xyletinus* Latr.) и, судя по всему, является следствием более сильно выраженной специализации, так как в родах с общими чертами плезиоморфии шипики часто присутствуют на 8-м и 10-м сегментах. Например, у *Ernobius* Thoms. на 8-м сегменте брюшка имеются многочисленные шипики, у *Xestobium* Motsch. на 8-м сегменте их немного, у *Ochina* Sterh. — нет совсем, но на анальном сегменте шипики имеются в обоих родах. В роде *Hedobia* Latr. несколько шипиков есть даже на тергите среднегруди. У *Ptilinus* развитие шипиков наиболее значительно. Они имеются не только на 2–3-м грудных тергитах, 1–8-м тергитах брюшка и боках 9-го сегмента, но занимают также плевральные участки заднегруди и 1–7-го сегментов брюшка. Это является, скорее всего, результатом вторичной специализации, так как род *Ptilinus* отмечен общим высоким уровнем апоморфизма. Редукция покровного вооружения происходила независимо при различных направлениях адаптации. Постепенная редукция шипиков наблюдается при освоении плодовых тел грабов. В роде *Perithesa* Logv. шипики имеют типичное для семейства расположение на тергитах заднегруди, 1–7-го сегментов брюшка и на боках 9-го сегмента. У *Dorcatoma* и *Anitis* шипики на тергитах расположены только в два ряда, а на седьмом тергите их нет совсем. Личинки *Coenocara* полностью лишены шипиков, вместо них на тергитах брюшка появились поперечные ряды коротких щетинок. Исчезают шипики у личинок, перешедших к развитию в стеблях травянистых растений (*Lasioderma*), замещаясь густым опушением. У развивающихся в коре личинок *Gastrallus* шипики также исчезают, а на их месте развиваются гранулированные мозоли. Здесь редукция вооружения связана с уменьшением механической прочности среды. Однако к тому же приводит и более глубокая адаптация к типичному для точильщиков месту обитания — твердой древесине. Лишены шипиков, например, личинки *Paroligomerus costatus*, развивающиеся в твердой сухой древесине разнообразных лиственных деревьев. По-видимому, редукцию шипиков можно считать общей для семейства тенденцией, проявляющейся в различных направлениях специализации. Род *Ptilinus* представляет собой исключение из этого правила.

Развитие щетинок на теле имеет в общем незначительный характер и не увеличивается у ксилофагов и мицетофагов даже при редукции шипиков. Густое опушение имеют только личинки рода *Hedobia*, а также, как было отмечено выше, личинки *Lasioderma*.

Лобные швы у большинства личинок точильщиков незаметны (рис. 1,8). Они сохраняются полностью только у примитивных личинок рода *Ernobius* (рис. 1,6). У *Lasioderma* (рис. 1,9) они заметны лишь частично. При исчезновении лобных швов лобный треугольник может выделяться своей пигментацией (*Hedobia*, рис. 1,7) или же пигментацией выделяется только его передняя часть. Какие-либо скульптурные образования на голове не характерны для личинок точильщиков и встречаются очень редко. В роде *Dorcatoma* имеются длинные субфоссальные отростки. У некоторых личинок (*Anobium pertinax*, *Priobium* Motsch.) выступает передняя часть лба, нависая над наличником (рис. 1,8).

Большинство личинок точильщиков имеют по одному глазку с каждой стороны головы. При увеличении специализации глазки уменьшаются в размерах и становятся плохо заметными. Личинки рода *Ptilinus* полностью лишены глазков.

Антенны личинок точильщиков демонстрируют все степени редукции от довольно крупных двучлениковых до почти полного исчезновения. Двучлениковые антенны имеют представители родов *Ernobius*, *Xestobium*, *Anobium* (рис. 1,11) причем на базальной мембране иногда заметны остатки еще одного членика. У *Nicobium castaneum* и *Ptilinus* антенны одночлениковые. У первого редуцировался основной членик, базальная мембрана несет сенсорий и апикальный членик; у второго редуцировался апикальный членик и на первом членике остается только один сенсорий. В большинстве же случаев все членики редуцируются, и сенсорий с группой щетинок располагается прямо на базальной мембране (рис. 1,12). Интересно, что у мицетофильных личинок рода *Dorcatoma* при крайней степени редукции антенн сенсорий претерпевает прогрессивное развитие. У *Dorcatoma sibirica* он просто удлиняется (рис. 1,13), а у *Dorcatoma dresdensis* Hbst. представлен длинным палочковидным образованием (рис. 1,14).

Вооружение антеклипеуса у личинок точильщиков достаточно разнообразно. Первичным нам представляется голый антеклипеус, лишенный какой-либо склеротизации. Такое положение типично для большинства личинок жуков и именно оно сохраняется в примитивном роде *Ernobius*. Тем не менее по переднему краю эпистома у боковых углов антеклипеуса всегда наблюдается концентрация длинных щетинок. В целом ряде родов можно наблюдать переход этих щетинок на антеклипеус, когда у различных особей одного вида в углах антеклипеуса бывает разное число щетинок, а у некоторых они отсутствуют. Следующий этап — наличие на антеклипеусе постоянных групп щетинок и образование в углах небольших склеротизованных площадок, типичных для большинства точильщиков (*Xestobium*, *Ochina*). Наличие отдельных рассеянных щетинок на наличнике (Соеносара) является производным от этого варианта. В других случаях наблюдается расширение и слияние склеротизованных пластинок (*Nicobium castaneum*). В дальнейшем это развитие могло приводить к частичной (*Hadrobregmus carinatus*, *Tropopitys sericeus*) или полной (*Coelostethus notatus*) склеротизации антеклипеуса. Не вызывает сомнения, однако, что отсутствие или наличие небольшого числа щетинок на антеклипеусе в целом ряде высоко специализированных групп (*Dorcatoma*, *Ptilinus*) может иметь вторичный характер.

Верхняя губа имеет у точильщиков овально-поперечную форму, но у мицетофагов обнаруживает отчетливую тенденцию к удлинению (*Amytis*, *Dorcatoma*) (рис. 2,6), а у Соеносара приобретает сложную сердцевидную форму (рис. 2,7). Степень опущения верхней губы различна в разных родах, а в целом обнаруживает тенденцию к уменьшению. Оно наименее развито в родах *Anitis*, *Dorcatoma*, *Coenocara*.

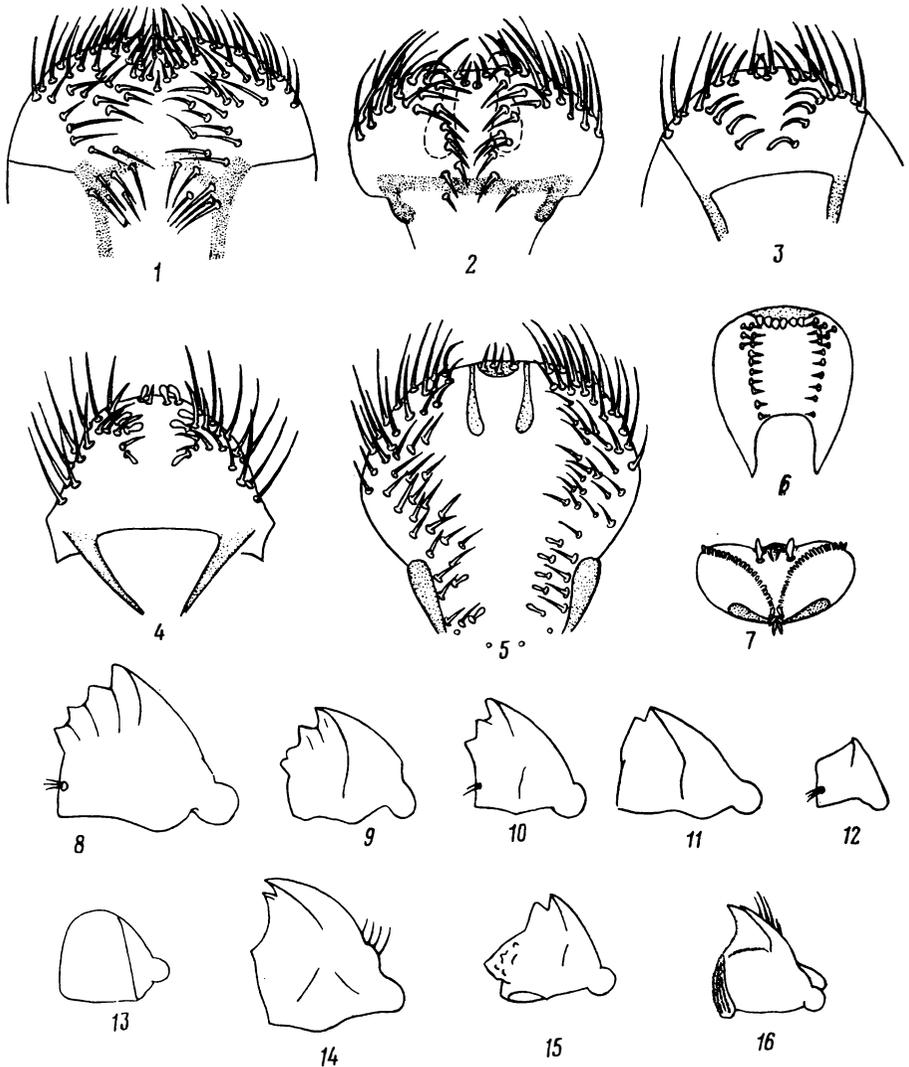


Рис. 2. Строение эпифаринкса и мандибул личинок жуков-точильщиков

Эпифаринкс: 1 — *Hedobia pubescens*, 2 — *Ernobius* sp., 3 — *Microbregma emarginatum*, 4 — *Gastrallus* sp., 6 — *Pseudoxyletinus fissicollis*, 6 — *Dorcatoma sibirica*, 7 — *Coenocara* sp., Мандибулы: 8 — *Xestobium rufovillosum*, 9 — *Amobium pertinax*, 10 — *Microbregma emarginatum*, 11 — *Hemicoelus rufipes*, 12 — *Gastrallus* sp., 13 — *Ptilinus pectinicornis*, 14 — *Lasioderma turcestanicum*, 15 — *Dorcatoma sibirica*, 16 — *Coenocara* sp.

Эпифаринкс точильщиков очень разнообразен, причем последовательная связь между различными типами строения далеко не всегда является очевидной. Изучив имеющиеся в нашем распоряжении материалы, мы считаем возможным вывести основные варианты строения эпифаринкса из того состояния, которое имеется в роде *Hedobia*. Эпифаринкс *Hedobia* (рис. 2,1) имеет большое и неопределенное число акантопарияльных, акропарияльных, хетопарияльных и корифальных щетинок, не модифициро-

ванных каким-либо специфическим способом. Такой эпифаринкс мог изменяться в двух основных направлениях. С одной стороны, происходит увеличение числа щетинок при отсутствии специализации их формы. Так мог возникнуть эпифаринкс *Xyletinus* sp. и *Oligomerus* Redtb. Завершением этой линии изменений можно считать эпифаринкс *Nicobium castaneum*, полностью покрытый щетинками. В другом направлении происходило уменьшение числа щетинок, причем остающиеся укорачиваются и приобретают специфическую форму. У *Ernobius* щетинки слегка короче, а число корифальных щетинок уменьшилось до четырех (рис. 2,2). У *Hemicoelus rufipes*, *Microbregma emarginatum* и *Anobium* хетопариальные щетинки расположены только в один ряд, и общее число щетинок на эпифаринксе значительно уменьшилось (рис. 2,3). У *Gastrallus* корифальные и хетопариальные щетинки превратились в короткие булавовидные образования (рис. 2,4). Максимально редуцированный эпифаринкс наблюдается у *Microanobium* sp., где присутствуют только четыре хетопариальных щетинки и четыре корифальных.

Специфическое развитие получает эпифаринкс у мицетофагов. С удлинением верхней губы сильно вытягивается ряд хетопариальных щетинок, что можно видеть у личинок *Pseudoxyletinus fissicollis* (рис. 2,5). Апикальная часть эпифаринкса сильно склеротизируется, корифальные щетинки, как и соседние акропариальные, превращаются в сильные зубцы (*Dorcatoma*, рис. 2,6). Аналогичное расположение щетинок наблюдается у личинок *Coenocara*, только здесь хетопариальные щетинки расположены в один ряд, очень многочисленны и сильно укорочены, а корифальные — специфически модифицированы по форме у различных видов (рис. 2,7).

Мандибулы личинок точильщиков в наиболее плезиоморфном состоянии имеют четыре зубца и пучок щетинок у дорсальной границы режущего края (рис. 2,8). Снаружи мандибулы также покрыты щетинками (*Ernobius*, *Xestobium*, *Ochina*). У *Anobium* третий и четвертый зубцы значительно уменьшены (рис. 2,9). У *Microbregma emarginatum* сохраняются только три зубца (рис. 2,10). У *Hemicoelus rufipes* мандибулы имеют только два зубца — наиболее обычный вариант в семействе (рис. 2,11). Наконец, у *Gastrallus* sp. мандибулы имеют пирамидальную форму с одним зубцом (рис. 2,12). У личинок *Ptilinus* зубцов нет совсем, а мандибулы имеют закругленный долотовидный режущий край (рис. 2,13). Для личинок мицетофагов очень характерно развитие псевдомолы. У мало специализированных мицетофагов (*Perithea*) псевдомола едва намечена. Примерно такие мандибулы имеют личинки *Lasioderma*, питающиеся в стеблях травянистых растений (рис. 2,14). У *Anitis* и *Dorcatoma* псевдомола развита очень сильно (рис. 2,15), а у *Coenocara* молярный край приобретает сложную гранулированную структуру (рис. 2,16).

Максиллы также обнаруживают большое разнообразие строения. Щупик почти всегда трехчлениковый, но у *Microbregma emarginatum* и *Nicobium castaneum* сохраняется четырехчлениковый щупик (рис. 3,1), а редукция до двух члеников наблюдается только у *Cryptogama minutum*. Лациния присутствует всегда, но развита различно в разных родах. За исходный для семейства тип лацинии мы считаем возможным принять то состояние, в котором она находится в роде *Ernobius* (рис. 3,2). Небольшая мясистая доля усажена длинными щетинками и несет длинный острый стилет. Такая же лациния имеется у *Xestobium* и *Ochina*. В дальнейшем наблюдается два основных направления развития лацинии. С одной стороны, происходит ее редукция. Очень маленькая лациния у *Hedobia pubescens* (рис. 3,3), причем стилет заменен группой щетинок. С другой стороны,

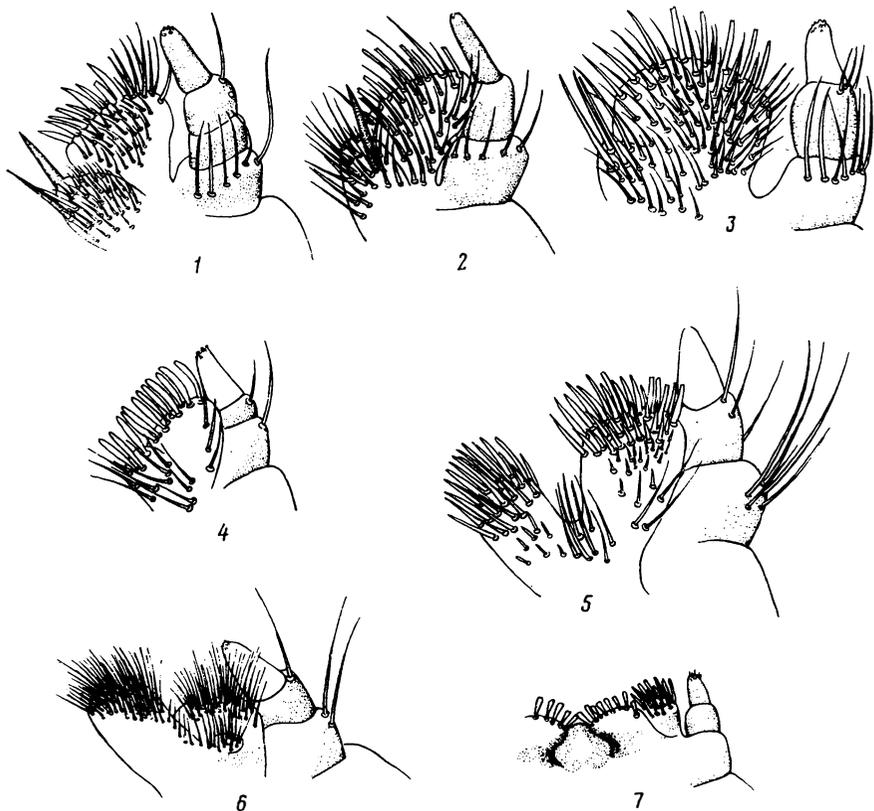


Рис. 3. Строение апикальной части максиллы личинок жуков-точильщиков
 1 — *Microbregma emarginatum*, 2 — *Ernobius* sp., 3 — *Hedobia pubescens*, 4 — *Gastrallus* sp., 5 — *Pseudoxyletinus fissicollis*, 6 — *Dorcatoma pilosella*, 7 — *Coenocata* sp.

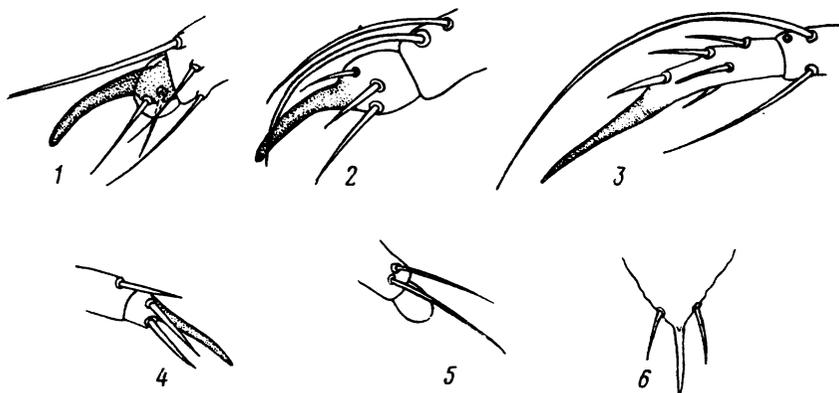


Рис. 4. Строение апикальной части ноги личинок жуков-точильщиков
 1 — *Lasioderma turcestanica*, 2 — *Xestobium rufovilosum*, 3 — *Hedobia pubescens*, 4 — *Dorcatoma pilosella*, 5 — *Gastrallus* sp., 6 — *Coenocara*

наблюдается редукция стилета с увеличением размеров самой лацинии. Часто она приближается к размерам галеи (*Nicobium castaneum*, *Xyletinus* sp., *Oligomerus*, *Anobium*, *Pseudoxyletinus fissicollis*, рис. 3,5). У *Gastrallus* и *Lasioderma* лишенная стилета лациния вторично уменьшается, что сопровождается специализацией формы щетинок (рис. 3,4). Стилетовидная форма последних может способствовать появлению вторичных крупных стилетов, которые легко отличаются от первичных благодаря наличию у них сочленения. Таких стилетов может быть несколько на одной доле. Наиболее сильного развития достигает лациния у мицетофагов. У *Anitis* и *Dorcatoma* она всегда больше галеи, связана с ней склеротизованной перемычкой и склеротизована изнутри (рис. 3,6). Крайне специализированную форму имеет лациния у *Coenocara*. Внутри край лацинии вогнут и сильно утолщен. Эта вогнутая склеротизованная поверхность накладывается на выпуклую поверхность гипофарингиальной склеромы, что, очевидно, является приспособлением для перетираания споровых зерен (рис. 3,7).

Нижняя губа не обнаруживает у личинок точильщиков специальных модификаций. Можно только отметить прогрессивное развитие склеротизации в основании прементума, достигающее максимума в роде *Ptilinus*, где она представлена характерной треугольной пластинкой.

Гипофаринкс личинок точильщиков в примитивном варианте несет группу щетинок, которые часто исчезают, и два боковых палочковидных склерита. Выше отмечалась склеротизация этих склеритов у *Coenocara*.

Подразделение сегментов тела весьма постоянно. Интересно только отметить специализацию средней груди у *Gastrallus*, связанную с выпрямлением тела у этой личинки и формированием прогнатизма. У нее образовался настоящий пронотум с глубокими латеральными бороздами, очень похожий на соответствующее образование у личинок дровосеков, имеет даже неглубокая продольная исчерченость.

Ноги личинок точильщиков присутствуют почти всегда, однако их относительное развитие, пропорции и особенно форма претерпевают существенные изменения. В наиболее примитивном случае претарзус короткий, его мембранная часть короче коготка, несет две щетинки, имеется хорошо развитый аролиум. Такой претарзус имеют личинки *Lasioderma turcestanica* (рис. 4,1). У *Ochina* аролиум еще заметен, у *Xestobium* — уже отсутствует (рис. 4,2). В дальнейшем может происходить увеличение базальной части претарзуса с увеличением на ней количества щетинок (*Hedobia*, рис. 4,3). Часто щетинки укорачиваются и утолщаются, превращаясь в два сильных шипа, как у *Xestobium*. У *Ptilinus* остается только один такой шип. У *Dorcatoma* количество шипов на конце ноги увеличивается за счет дистальных щетинок голенелапки (рис. 4,4). Для большинства личинок точильщиков характерно увеличение и утоньшение коготка при сохранении двух длинных щетинок в базальной части (*Anobium*). Редукция коготка наблюдается крайне редко. В этих случаях претарзус оканчивается мягким аролиумом, у основания которого на голенелапке расположены две щетинки, как у *Gastrallus* (рис. 4,5).

Ноги личинок точильщиков обычно различаются по размеру: как правило, передние короче задних и обычно несколько толще. Своеобразное соотношение размеров ног наблюдается у видов рода *Dorcatoma*. У них передние ноги слегка короче средних, а задние — сильно редуцированы. Ряд направлений специализации ведет к уменьшению размеров ног. Относительно маленькие ноги имеют личинки *Ptilinus* и особенно *Gastrallus*. Но в этих случаях сохраняются все четыре членика и претарзус. Более значительная редукция ног происходит в роде *Coenocara*. У *Coenocara* sp.

на конусовидном рудименте ноги границы члеников едва различимы, но коготок еще имеется (рис. 4,6). У *S. oculata* исчезает и коготок.

Дыхальца личинок точильщиков только редко имеют правильную округлую форму. Обычно перитрема снабжена одним или несколькими выростами.

Проанализировав развитие основных морфологических признаков *Apobiidae*, мы можем констатировать, что плезиоморфными чертами в этом семействе являются четко выраженная С-образная форма тела с гипогнатической головой; слегка продолговатая головная капсула с хорошо выраженными лобными швами и сильно пигментированной лобной пластинкой; наличие глазков и двучлениковых антенн; отсутствие каких-либо скульптурных образований на голове. Наличник не склеротизованный, без щетинок. Верхняя губа с множеством щетинок по краю и единичными в центре. Эпифаринкс несет множество недифференцированных щетинок в акропариальной, акантопариальной, хетопариальной и корифальной частях. Мандибулы с четырьмя острыми апикальными зубцами, пучком щетинок, лишённые псевдомолы. Максиллярный щупик 4-члениковый, лacinия меньше галеи, покрыта недифференцированными щетинками и несет длинный острый стилет, не связана с галеей поперечной перемычкой и не склеротизована. Гипофаринкс несет пару палочковидных склеритов в боковых частях и группу щетинок — на вершине. В основании прементума имеется склеротизованная полоска.

Ноги длинные, причем размеры их увеличиваются от первой пары к третьей. Претарзус короткий, коготок изогнутый. Базальная часть претарзуса несет группу недифференцированных щетинок. Имеется аролий. Претергумы 2—3-го грудных и 1—8-го брюшных сегментов, а также 9 и 10-й сегменты несут множество шипиков. Дыхальца округлые.

Почти все эти признаки характерны для личинок подсемейства *Ernobiinae*; для рода *Ernobius* — в большей степени, для рода *Xestobium* — в меньшей.

Специализация мицетофагов и ксилофагов идет различными путями. Среди мицетофагов наиболее специализирован род *Coenopsaga*, а из ксилофагов — род *Gastrallus*. Приспособление к питанию тканями травянистых растений способствовало сохранению большого количества плезиоморфных признаков, что, возможно, связано с относительной мягкостью субстратов такого рода.

В сравнительном плане интересно рассмотреть морфологические адаптации личинок точильщиков и личинок ксилофагов из других семейств жуков, например капошонников, которые также имеют С-образную форму тела и часто живут совместно с точильщиками. В первую очередь обращает на себя внимание глубокое различие в степени развития важнейших морфологических характеристик при совпадении направления их изменений. А иногда различаются, по-видимому, и сами эволюционные тенденции.

У точильщиков отчетливо выражена тенденция к прогнатизму и удлинению головы, однако полностью она реализуется крайне редко, только у самых специализированных форм. Для капошонников удлинённая прогнатическая голова является правилом, и только в одном из наиболее плезиоморфных семейств сохраняется гипогнатизм. В обоих семействах происходит исчезновение швов на головной капсуле, но у примитивных точильщиков они еще отчетливо заметны. У точильщиков прослеживается тенденция к редукции покровного вооружения, у капошонников шипики на теле отсутствуют всегда. У точильщиков происходит последовательное исчезновение зубцов на мандибулах, но долотовидные мандибулы с округлым режущим краем появляются крайне редко, напротив, для

высших капюшонников такие мандибулы являются правилом, а зубы сохраняются только у наиболее плезиоморфных групп. При общей тенденции к редукции числа члеников щупиков капюшонники и здесь специализируются в большей степени, чем точильщики, — у них известны одночлениковые губные щупики, не отмеченные у точильщиков, а двухчлениковые максиллярные щупики — правило для высших групп. С другой стороны, у капюшонников наблюдается сокращение размеров антенн и слияние 3 и 2-го члеников. Тем не менее антенны у них остаются длинными и только в наиболее специализированном подсемействе *Apatinae* редуцируются почти полностью. У точильщиков сильная редукция антенн является правилом и у высших групп антенны не имеют ни одного членика. Такая зависимость сохраняется и в отношении швов на тергитах тела. У точильщиков тергиты разделены не более чем одним поперечным швом, напротив, у капюшонников имеется целый ряд переходов к этому состоянию.

Примеров различных направлений эволюции морфологических структур наблюдается гораздо меньше. У точильщиков почти любое направление специализации связано с тенденцией к выпрямлению формы тела и параллельным процессом редукции ног. У капюшонников такая тенденция практически отсутствует. Для основного подсемейства здесь, наоборот, характерно прогрессивное развитие ног. Возможно, только у *Dinoderinae* имеет место уменьшение ног и слабое выпрямление тела. Вторым характерным различием является разнообразное развитие лациний у точильщиков, которая в некоторых группах принимает на себя даже жевательные функции. У капюшонников наблюдается быстрая редукция лацинии. У высших родов в этом семействе она отсутствует. У точильщиков редукция является только одним из возможных путей эволюции лацинии. Глубокие различия лежат между этими семействами в формах развития эпифаринкса и гипофаринкса. У точильщиков неизвестно что-либо хотя бы отдаленно напоминающее эпифаренгеальную склерому *Psolinae* и *Dinoderinae*. С другой стороны, эпифаринкс высших капюшонников устроен очень просто, в отличие от разнообразнейших специализированных вариантов точильщиков. Совершенно разными путями развивается в этих семействах склеротизация гипофаринкса.

Таким образом, можно отметить, что основные морфо-эволюционные тенденции: прогнатизм, удлинение головной капсулы, исчезновение зубов на мандибулах, редукция члеников антенн, максиллярных и лабиальных щупиков, редукция глазков и редукция ног у личинок точильщиков те же, что и в других группах ксилофагов.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубровин Н.Н.* Описание личинки *Xestobium subincanum* Reitt. (Coleoptera, Anobiidae). — В кн.: Насекомые — вредители материалов. М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 39—44. (Тр. Биол. сектора; Т.7).
- Зайцев Ф.А.* Жуки-точильщики в фауне Закавказья. — Тр. Ин-та зоологии АН СССР, 1956, 14, с. 49—77.
- Захваткин А.А.* Личинки жуков-точильщиков (Anobiidae). — В кн.: Сборник научных работ. М., 1953, с. 251—266.
- Ильинский А.И.* Определитель вредителей леса. М.: Сельхозгиз, 1962.
- Altson A.M.* Beetles damaging seasoned Timber. — Timber Trades J., 1922, 15.
- Bjerkander C.* Beskrifning pa en Hallen Mask. — Kgl. sven. Vetensk. Akad. handl., 1783, 4.
- Bletchly J.D.* A note on the prepupal stage and the external sex characters of the pupae of *Anobium punctatum* (Deg.) (Coleoptera, Anobiidae). — Bull. Entomol. Res., 1953, 43, N 4, p. 587—590.
- Bouché P.F.* Naturgeschichte der Insekten, B., 1834.
- Böving A.G.* The larvae of *Novermannia*

- dorcatomoides Fischer with comments on the classification of the Anobiidae according to their larvae (Coleoptera, Anobiidae). — Proc. Entomol. Soc. Wash., 1927, 29, N 3, p. 51–62.
- Böving A.G.** Nature larvae of the beetles family Anobiidae. — Biol. meddel. kgl. Dan. videns. selskab., 1954, 22, 2.
- Buddeberg C.D.** Beitrag zur Biologie einheimischer Käferarten. — Jahrb. Nassauisch. Ver. Naturk., 1855, 38, S. 81–83.
- Emden, Van F.** Bericht über die entomologische Überwachung der Speicher und Kulturen der Firma Caesar und Loretz A.-G. im Jahre 1923. Jaber. 1924 v. Caesar und Loretz. Leipzig, 1925.
- Erichson W.F.** Zur systematischen Kenntniss der Coleopteren-Larven. I. Beitrag. Die Larven der Coleopteren. — Wiegmann Arch. Naturges., 1841, 7, N 1, p. 98–99.
- Gahan C.J.** Furniture beetles. — Brit. Mus. (Natur. Hist.), Econ. ser. 11, 1925.
- Gardiner P.** The morphology and biology of *Ernobius mollis* L. (Coleoptera, Anobiidae). — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1953, 104, p. 1–24.
- Hall D.W. Howe R.W.** A revised key to the larvae of the Ptinidae associated with stored products. — Bull. Entomol. Res., 1953, 44, p. 85–96.
- Hayashi N.** Studies on the Japanese species of the genus *Dorcatoma* 2. The classification of the Larvae and pupae (Studies of *Dorcatomina*, Anobiidae, 1). The Chuhu, 1951, 4, p. 1–12.
- Houlbert C.** Les insectes ennemis des livres. P., 1903.
- Janisch E.** Zur Bekämpfungsbiologie des Brotkäfers, *Sitotreda panicea*. — Arb. biol. Reichsanst., 1923, 12, S. 243–284.
- Kemner N.A.** De ekonomiskt viktiga vednagande Anobierna. — Medd. Cent. Anst. Försöks. Jordbr., 1915, p. 108.
- Leiler T.E.** Die Larve von *Xyletinus* (*Ptilinus*) *banatensis* Pic (Coleoptera, Anobiidae). — Opusc. Entomol., 1960, p. 25.
- Munro J.W.** The larvae of the furniture beetles — families Anobiidae and Lyctidae. — Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 1915, 19, p. 220–236.
- Parkin E.A.** The larvae of some wood-boring anobiidae (Coleoptera). — Bull. Entomol. Res., 1933, 24, N 1, p. 33–68.
- Perris E.** Histoire des insectes du Pin maritime. — Ann. Soc. entomol. France, 1854, 3, p. 622–640.
- Perris E.** Laves des Coléoptères. P., 1878.
- Picard F.** Les insectes du Figuier. — Ann. epiphyt., 1919, 6, p. 46–47.
- Portevin G.** Description de la larva de *Hedobia* (*Ptinomorphus*) *regalis* Duft. — Bull. Soc. entomol. France, 1896, p. 15–16.
- Ratzeburg J.Th.** Die Forst-Insekten. Die Käfer. B., 1839.
- Rouzet M.J.H.** Histoire de metamorphoses des *Anobium abietis* et *striatum*. — Ann. Soc. entomol. France, 1849, 2, N 17, p. 305–313.
- Shar D.** Insects. Cambridge Nat. Hist., 1899, p. 6.
- Taschenberg E.L.** Praktische Insektenkunde, 1879.
- Verhoeff K.W.** Beitrag zur Kenntniss der Coleopteren-Larven mit besonderer Berücksichtigung der *Clavicornia*. — Arch. Naturgesch. A, 1923, 89, 1.
- Viedma M.G.** Description de la larva de *Clada fernandezii* espanol y consideraciones acerca de la subfamilia *Hedobiinae* (Coleoptera, Anobiidae). — Misc. zool., 1977, 4, N 1, S. 143–146.
- Wachtl F.** Beschreibung der Metamorphose und der Lebensweise von *Hedobia pubescens* Oliv. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1876, 26, S. 709–712.
- Westwood J.O.** An introduction to the modern classification of insects. L., 1839.
- White R.E.** The Mexican book beetle *Catorama herbarium*, established in the United States (Coleoptera, Anobiidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1963, 56, p. 280–285.
- White R.E.** A new genus and new species of Anobiidae from Jamaica with a larval description (Coleoptera). — Coleopterist's Bull., 1966, 20, N 2, p. 60–63.

**НАПРАВЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ
КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (Coleoptera, Elateridae)***Т.В. КОМПАНЦЕВА, Б.М. МАМАЕВ*

Одной из интересных проблем лесной биоценологии является изучение закономерностей становления и развития сообществ беспозвоночных в мертвой древесине. Являясь обычным компонентом энтомокомплексов, формирующихся на разных стадиях разрушения древесины и коры, личинки жуков-щелкунов оказывают определенное воздействие на структуру и характер развития этих энтомокомплексов. Среди ксилофильных личинок щелкунов имеются хищники, влияющие на численность ксилофагов, сапрофаги и мицетофаги, участвующие в механическом разрушении древесины, зоонекрофаги, характеризующиеся смешанным типом питания и т.д.

Всесторонне и правильно оценить значение отдельных видов щелкунов и их ассоциаций в комплексе насекомых ксилобионтов невозможно без изучения видового состава, экологических характеристик и закономерностей развития экологической специализации видов, перешедших к обитанию в разрушающейся древесине.

В данном исследовании ставится задача на основании обобщения литературных данных по фауне и экологии ксилофильных щелкунов и материалов коллекционных сборов авторов проследить основные направления развития экологической специализации у форм, перешедших к обитанию в разрушающейся древесине.

Несмотря на обширность исследований по личинкам жуков-щелкунов, ксилофильные виды в эколого-фаунистическом отношении изучены слабо. Отсутствуют фундаментальные сводки по личинкам щелкунов ксилобионтов, особенно из тропических областей. Что же касается элатеридофауны различных регионов Палеоарктики, достаточно полное представление о комплексе ксилофильных щелкунов Европы дают монографии В.Г. Долина [1964], Пальма [Palm, 1972], Рудольфа [Rudolph, 1974]. Материалы эколого-фаунистических исследований ксилофильных щелкунов Кавказа и Закавказья приводятся в работах Л.В. Чопикашвили [1973], Б.И. Агаева [1971]. Слабее европейской изучена ксилофильная элатеридофауна Сибири и Дальнего Востока. Наиболее полная сводка опубликована по Западной Сибири А.И. Черепановым [1965]. Разрозненные сведения по ксилофильным видам Восточной Сибири и Дальнего Востока приводятся в работах Е.П. Бессолициной [1974], А.И. Аверенского, Е.Л. Гурьевой [1975], Л.А. Ивлиева, Д.Г. Кононова [1970]. Фауна ксилофильных щелкунов Сахалина и Курильских островов охарактеризована в работах С.А. Катюхи [1977], Е.Л. Гурьевой, Г.О. Криволицкой [1968]; Японских островов — в монографии Охиры [Ohira, 1962]. Сведения о ксилофильной элатеридофауне Казахстана и Киргизии имеются в работах Р.С. Тугушевой [1972], В.Г. Долина [1965], А.И. Проценко [1975].

Экологическая характеристика некоторых видов как компонентов энтомокомплексов, возникающих в мертвой древесине, приводится в ряде работ: Husler F., Husler J. [1940], Palm [1952], Dajoz [1966], Мамаев [1977].

Эти литературные материалы были использованы для характеристики основных экологических групп ксилофильных жуков-щелкунов.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ И ГРУПП, ПЕРЕШЕДШИХ К ОБИТАНИЮ В ДРЕВЕСИНЕ

Большая часть палеоарктических родов, биологически связанных с разрушающейся древесиной, установлена в подсемействах *Agrypninae*, *Athoinae*, *Elaterinae*. В подсемействе *Agrypninae* с разрушающейся древесиной связано развитие представителей триб *Agrypnini* (роды *Agrypnus* Esch., *Lacop* Cast.) и *Hemirhipini* (роды *Alaus* Esch., *Tetrigus* Cand.). У палеоарктических видов рода *Lacop*, биология которых известна, личинки обычно развиваются под сильно отстающей корой, реже в толще древесины. Наиболее обычны в древесине виды *L. fasciatus* L., *L. conspersus* Gyll., *L. lepidopterus* Panz., *L. punctatus* Herbst., *L. quercus* Herbst. [Долин, 1964], *L. parallelus* Lew. [Ohira, 1962].

Большинство изученных к настоящему времени рода *Agrypnus* — обитатели почвы. В наших сборах имеются экземпляры *A. argillaceus* Sols., выведенные из личинок, собранных под корой дуба. Отмечено развитие в древесине для всех изученных видов рода *Alaus* — *A. parreysii* Stev., *A. berus* Cand., *A. putridus pini* Lew. [Ohira, 1962; и др.]. Развивается в мертвой древесине японский вид рода *Tetrigus* — *T. lewisi* Cand. [Ohira, 1962].

В подсемействе *Oxynopterinae*, представители которого широко распространены в тропических областях, с разрушающейся древесиной связано развитие некоторых видов из родов *Oxynopterus* Hope., *Pectocera* Hope. Распространенный в Японии вид рода *Pectocera* — *P. fortunei* Cand. встречается под корой и в гнилой древесине.

Ксилофильные формы в подсемействе *Athoinae* представлены родами, установленными в трибах *Athoini* (роды *Athous* Esch., *Harminius* Fairm., *Stenagostus* Thoms., *Denticollis* Pili., *Miwacrepidius* Ohira, *Gambrinus* Lec., *Crepidophorus* Müls. et Guill.) и *Stenicerini* (роды *Hypoganus* Kiesw., *Calambus* Thoms., *Orithales* Kiesw.). Подавляющее большинство видов рода *Athous* развивается в почве и подстилке различных биотопов. Ксилофильных форм как таковых немного, но личинки многих подстилочных и почвенных видов нередко встречаются в трухе дупел, под сильно отстающей корой или в бесструктурной древесине. К таким видам относятся *A. niger* (L.), *A. subfuscus* (Müll.), *A. haemor rhoidalis* F., *A. pliginskyi* Reitt., *A. inornatus* Lew., *A. mollis* Reitt. По нашим материалам установлено, что дальневосточный вид *A. filicollis* Reitt. связан преимущественно с древесиной. Его личинки часто встречаются во влажной, сильно разложившейся древесине колод в низинных, сырых участках леса. Известна биология двух видов рода *Crepidophorus* — *C. mutilatus* Rosh., *C. rufiventris* Esch., их личинки развиваются в гнилой древесине стволов, а также часто встречаются в старых трухлявых дуплах. В разрушающейся древесине обитают личинки видов рода *Harminius*, в частности — *H. menetriesi* Reitt. [Агаев, 1971] *H. limbaticollis* Motsch. [Ивлиев, Кононов, 1970], *H. singularis* (Lew.) [Ohira, 1962]. Обычны в древесине представители рода *Stenagostus* — *S. villosus* Geoff., *S. rufus* Deg., *S. rosti* Schw., *S. carbonaria* Stép. [Чопикашвили, 1973], *S. umbratilis* (Lew.) [Ohira, 1962]. Личинки обитают под корой, в буровой муке ксилофагов или в сильно разложившейся древесине. В сходных условиях развиваются представители рода *Denticollis* — *D. linearis* (L.), *D. borealis* (Payk.), *D. varians* Germ., *D. cinctus* Cand., *D. rubens* (Pill.), *D. parallelocollis* Aube, *D. flabellatus* Reitt. [Чопикашвили, 1973], *D. dilutiangulus* Motsch. [Гурьева, Криволицкая, 1968], *D. miniatus* (Cand.), *D. versicolor* (Lew.) [Ohira, 1962]. Отмечаются в гнилой древесине представители родов *Miwacrepidius*, *Gambrinus*, а именно — *M. subcyaneus* (Motsch.), *G. montivagus* (Lew.). Личинки ксилофильных видов трибы *Stenicerini* отмечаются под корой, в гнилой древесине, в трух-

лявых дуплах живых и мертвых стволов. В мертвой сухой древесине, в ходах ксилофагов, а иногда в плодовых телах трутовых грибов встречаются очень подвижные личинки рода *Hypoganus* — *H.cinctus* (Payk.), *H.stepanovi* Denis. В сильно разложившейся древесине и под корой обитают личинки представителей рода *Calambus* — *C.mundulus* (Lew.), *C.bipustulatus* L. По данным Охира [Ohira, 1962], личинки *C.mundulus* встречаются также в дуплах живых деревьев и в трещинах коры. Известна биология только одного вида рода *Orithales* — *O.serraticornis* Payk.. По данным В.Г. Долина и Н.Г. Надворного [1967], личинки развиваются в трухлявой древесине старых колод и пней. В других родах подсемейства типичные ксилофилы не представлены, однако личинки целого ряда видов нередко встречаются в древесине утратившей свою структурность или под корой упавших на землю стволов. Таковыми являются — *Limonijs aeneoniger* Geer., *Limoniscus violaceus* Müll., *Pheletes aeneoniger* Deg., *Ctenicera cirens* Schw., *Liotrichus affinis* Payk., *Selatosomus cruceatus* L., *S.eorinatus* Stef., *S.puncticollis* Motsch., *Elathous candezei* Reitt. С разрушающейся древесиной связано развитие представителей всех триб подсемейства *Elaterinae*. Для триб *Megarentini* (роды *Megarenthes* Kiesw., *Procaerus* Redtb.), *Physorrhini* (роды *Podeonius* Kiesw.), *Ampedini* (роды *Haterumelater* Ohira, *Ischnodes* Germ., *Brachygonus* Buyss., *Ampedus* Dej.) древесина является основной средой обитания. Представители триб *Elaterini* (роды *Elater* L., *Pittonotus* Kiesw., *Neotrichophorus* Jacob., *Parallellostethus* Schw.) *Sericosomini* (роды *Sericus* Esch., *Dolerosomus* Motsch., *Campylomorpha* Lacq. du Val.), *Agryotini* (роды *Ectinus* Esch., *Idolus* Desb.), *Melanotini* (роды *Melanotus* Esch., *Natomelus* Dol.) встречаются в древесине наряду с другими субстратами. Представитель рода *Megarenthes* — *M.lugens* Redtbl. развивается в гнилях широколиственных пород, часто в ходах дровосеков рода *Rhamnusium* F. [Husler F., J., 1940]. Старые, заполненные трухой дупла, после личинок ксилофагов заселяют виды рода *Procaerus* — *P.tibialis* Lac., *P.opacofulvus* Reitt. В сходных условиях обитают личинки *Brachygonus megerlei* Lac. и *Podeonius acuticornis* Germ. Как отмечает Е.Л. Гурьева [1979], личинки *B.megerlei* предпочитают верхние слои содержимого дупла, часто заселенного личинками жуков-бронзовок. Личинки *P.acuticornis* концентрируются в более глубоких слоях древесной трухи и в старых ходах слоника-трухляка *Cossonus parallelolepipedus* Herbst. [Husler F., Husler J., 1940].

Практически все изученные виды рода *Ampedus* развиваются в гнилой древесине или под корой мертвых деревьев. Сходные условия развития, вероятно, у вида *Haterumelater bicarinatus* Cand. Сильно разложившуюся древесину, обычно перемешанную с поверхностным слоем почвы, предпочитают заселять личинки рода *Ischnodes* — *I.sanguinicollis* Panz., *I.sibiricus* Tsch. Известна биология четырех палеоарктических видов рода *Elater* — *E.ferrugineus* L., *E.luctuosus* Sols., *E.niponensis* Lew., *E.sieboldi* Cand. Личинки этих видов заселяют предпочтительно старые трухлявые дупла, а также встречаются в древесине сохранившей свою структуру. В бесструктурной древесине развиваются личинки *Pittonotus theseus* Germ., *Parallellostethus suturalis* Mats. В таких же условиях отмечаются личинки *Sericus brunneus* L., *Sericoderma subaenea* (Redtb.), *Dolerosomus gracilis* Cand., *Campylomorpha homalisinus* Ill., известные как обитатели подстилки.

Древесина является одной из основных сред обитания для рода *Melanotus* [Гурьева, 1969]. Среднеазиатские виды — *M.avitus* Cand., *M.persicus* Gurjeva, *M.kirgizicus* Dol. обитают в древесине гнилых пней и колод, под корой усыхающих деревьев, а также в подстилке и почве под пологом орехово-плодовых лесов. Наиболее обычны в древесине европейско-сибир-

ские виды — *M.rufipes* Herbst., *M.matsumurae* Schenk., *M.sobrinus* Men. Некоторые виды (*M.tenebrosus* Er., *M.crassicollis* Er.), известные как обитатели почвы и подстилки лесных биоценозов, обычны и в трухлявой гнили стволов и пней.

Большая часть палеоарктических видов рода *Ectinus* развивается в лесной подстилке и почве, а также в сильно разложившейся древесине, перемешанной с гуммурированным слоем почвы. В таких условиях развиваются личинки *E.koltzei* Reitt., *E.atterimus* L., *E.piloselloides* Schw., *E.dauricus* Cand. [Гурьева, 1972]. В сходных условиях обитают личинки *Idolus adrastoides* Reitt.

Подсемейство *Cardiophorinae* — группа, в основном перешедшая к обитанию в почве. В древесине встречается незначительное число видов, из которых наиболее обычны представители рода *Cardiophorus* Esch., *C.ruficollis* L., *C.mutabilis* Gur., *C.discicollis* Herbst., *C.cinereus* Herbst. Их личинки заселяют заполненные трухой полости под корой стволов и пней, а также верхние слои содержимого дупел.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

Заселение разлагающейся древесины личинками щелкунов регулируется такими факторами, как степень разрушения коры и древесины, обилие в ней мицелия дереворазрушающих грибов, наличие дупел и других пустот, а также зависит от породы дерева, влажности и температуры субстрата, видового состава сопутствующих ксилофагов и т.д.. В связи с этим можно выделить ряд направлений экологической специализации ксилофильных видов: развитие на определенной группе древесных пород (хвойных или лиственных), развитие в определенных зонах ствола, развитие в гнилях определенного типа (бурых или светлых), питание определенным пищевым субстратом (трофическая специализация).

Специализация к развитию на определенных древесных породах

Четко выраженной специализации к развитию на определенной древесной породе у личинок жуков-щелкунов не проявляется. Обычно достаточно четко выражена специализация к определенному кругу древесных пород (лиственных или хвойных). В большей степени такая тенденция наблюдается у обитателей толщи разлагающейся древесины.

В подсемействе *Аgrupninae* приуроченность к определенному кругу древесных пород проявляется у представителей рода *Lascon*. Преимущественно с хвойными связано развитие *L.conspersus*. Его личинки обычны под корой разнообразных хвойных: ели, сосны, лиственницы, кедра, кедрового стланика [Ивлиев, Кононов, 1970], иногда встречаются и в лиственных [Черепанов, 1965; Бессолицина, 1974]. Личинки щелкуна *L.lepidopteris*, напротив, развиваются в лиственных породах — ольхе, дубе, вязе. Хуслер [Husler F. and J., 1940], а также Рудольф [Rudolph, 1974] находили личинок этого вида под корой еловых стволов. Узко специализированным к развитию на одной породе, вероятно, можно считать вид *L.querceus*. Его личинки отмечаются исключительно в древесине старых дубовых колод [Долин, 1964; Rudolph, 1974]. Личинки *L.fasciatus*, *L.punctatus*, *L.altaicus* (Cand.) обычны как на хвойных, так и на лиственных породах.

В подсемействе *Athoinae* специализация к развитию на группе пород проявляется у ряда видов. В древесине исключительно лиственных пород — ольхи, черемухи, ильма, кленов, дуба развиваются личинки *A.filicollis*. Вид *Strepidophorus mutilatus* заселяет старые трухлявые дупла таких пород,

как дуб, вяз, бук. Исключительно с лиственными породами связано развитие ряда видов рода *Harminius* — *H.singularis*, *H.menetrices*.

На острове Кунашир *H.singularis* развивается в гнилой древесине и под корой ольхи, ильма, черемухи Сюри. По наблюдениям Агаева [1971], личинки *H.menetrices* предпочитают заселять гнилую древесину бука, платана, дуба во влажных, низинных участках леса. С лиственными породами связаны виды *Stenagostus villosus*, *S.carbonarius*. Личинки *S.villosus* зарегистрированы под корой и в древесине бука, каштана, липы. В Западной Европе он переходит и на хвойные породы [Rudolph, 1974]. Кавказский эндемик *S.carbonarius* развивается также на разнообразных широколиственных породах — дубе, буке, грабе и т.д. Исключительно на сосне отмечается *S.rufus*, личинки которого встречаются в старых гнилых колодах и пнях, а также под корой [Долин, 1964; Rubolph, 1974]. В одинаковой мере часто и на лиственных и на хвойных встречаются личинки *S.undulatus* Deg. Приуроченность к определенному кругу пород проявляют виды рода *Denticollis*. В древесине и под корой разнообразных хвойных — лиственницы, ели пихты — отмечаются личинки *D.varians*. С лиственными — буком, дубом, вязом, ольхой — связано развитие *D.rubens*, *D.borealis* также обычен в лиственных породах — березе, иве, ольхе, манчжурском орехе — и редко отмечается в хвойных. В гнилях разнообразных лиственных — березы, ильма, липы, кленов, осины — часто встречаются личинки вида *D.cinctus*. Эндемик Кавказа *D.parallelcollis* Aube отмечается в гнилях широколиственных пород — бука, граба, дуба. Литературные данные по экологии *D.linearis* весьма разноречивы. Ряд авторов связывает развитие этого вида с хвойными [Долин, 1964], другие, — напротив, с лиственными [Rudolph, 1974]. В наших сборах этот вид обычно встречается на лиственных породах, например клене, черемухе, березе, осине, липе, дубе, и значительно реже на хвойных — сосне, ели, лиственнице.

В сухой мертвой древесине, в ходах мелких ксилофагов хищничают личинки *Nuroganus cinctus*, *N.stepanovi*. Долин [1964] собирал личинок *N.cinctus* в древесине ивы и березы. Личинки *N.stepanovi* зарегистрированы в древесине тоже лиственных пород — ольхи, граба, дуба, бука, и иногда встречаются в плодовых телах, развивающихся на стволах деревьев трутовых грибов. С обычными лиственными породами связано развитие личинок *Calambus bipustulatus*. *C.mundulus* также обычен на лиственных и встречается в старых трухлявых дуплах или заполненных буровой мукой подкорных полостях бархата, ильма, манчжурского ореха, тополя Максимо-вича, кленов и т.д.; имеются также экземпляры с хвойных — пихты кедра.

Наиболее четко приуроченность к определенным породам выражена в роде *Ampedus*. На лиственных породах отмечаются личинки таких видов, как *A.satrapa* Kiesw., *A.hirticollis* Sem., *A.cinnabarinus* Esch., *A.sanguinolentus* Schr., *A.nigerrimus* Lac., *A.elongatulus* Fbr., *A.nigroflavus* Goez., *A.pallipes* Kr., *A.sinuatus* Germ.. В основном с хвойными связано развитие *A.sobrinus* Motsch., *A.adrastoides* Reitt., *A.balteatus* L., *A.sanguineus* L., *A.purus* Gur., *A.aethiops* Lac. и др. Виды *A.cardinalis* Schw., *A.ruficeps* Müll. et Gull. развиваются, вероятно, на одной лиственной породе — дубе, причем отмечено, что *A.cardinalis* встречается, как правило, в трухлявых дуплах живых стволов, а *A.ruficeps* заселяет древесину старых обомшелых колод [Rudolph, 1974].

Приуроченность к определенному кругу лиственных пород проявляется у представителей рода *Elater* — *E.ferrugineus* L., *E.luctuosus*, личинки которых обычно встречаются в дуплах таких пород, как граб, бук, каштан, вяз (*E.ferrugineus*), клен, ильм, дуб, манчжурский орех (*E.luctuosus*)

В трухлявой гнили и дуплах лиственных пород обитают личинки *Proscraerus tibialis*, *P. opacofulvus*, *Megapenthes lugens*. В сходных условиях, но приурочены в основном к древесине дуба, обитают личинки *Ectinus atterimus*, *E. koltzei* [Гурьева, 1969]. Личинки представителей рода *Melanotus* — *M. rufipes*, *M. matsumurae* не проявляют склонности к обитанию на определенных породах.

Специализация к развитию в определенных зонах ствола

По приуроченности к развитию в определенной зоне ствола выделяются две четко очерченные как в экологическом, так и в морфологическом плане группы: обитателей подкоровой зоны ствола и обитателей толщи разрушающейся древесины. Обитатели подкоровой зоны характеризуются уплощенным в дорсо-вентральном направлении телом, хорошо развитыми урогомфами и более или менее скошенной кпереди головой. В отличие от них обитатели толщи древесины имеют тело цилиндрической формы, каудальный сегмент лишен урогомф.

К группе обитателей подкоровой зоны относятся представители подсемейств *Agrypninae* (под *Lacon*) и *Athoinae* (роды *Harminius*, *Stenagostus*, *Denticollis*, *Athous*). Их личинки заселяют подкоровую зону на довольно ранних (кора еще плотно прилегает к древесине) и на поздних (кора, сильно отстает от древесины) стадиях разрушения. В зависимости от условий, возникающих в подкоровой зоне на разных этапах разрушения коры, экологическая специализация личинок развивалась по двум направлениям.

Первое направление — приспособление к обитанию в широких полостях под сильно отставшей корой. В таких условиях развиваются личинки большинства видов рода *Lacon*. Личинки характеризуются неравномерно склеротизованными покровами, слабым вооружением ног, слабым развитием опорно-фиксирующих структур каудального сегмента (зубцы, крючья на урогомфах, шипики и т.п.), слабо скошенной кпереди головой с тонкими, специализированными к хищничеству серповидными мандибулами. Сходные признаки характеризуют личинок многих родов из подсемейств *Agrypninae*, *Oxynopterinae*, *Negastriinae*, известных как обитателей естественных полостей, образующихся в трещинах коры, под корой, в почве, подстилке, под камнями и т.п. Личинки активно передвигаются по широким полостям, часто используют готовые ходы других насекомых. Собственных ходов они, как правило, не прокладывают.

Второе направление связано с развитием специализации к обитанию в пространствах под плотно прилегающей корой, приспособлением к активному прокладыванию ходов между плотно сомкнутыми волокнами луба и коры. Обитают в таких условиях представители родов *Stenagostus*, *Harminius*, *Denticollis* (*Athoinae*). Личинки характеризуются сильной равномерной склеротизацией покровов, хорошо развитым вооружением каудального сегмента и ног, сильно скошенной кпереди головой капсулой, т.е. комплексом признаков, характерным для личинок ксилобионтов, активно прокладывающих ходы в плотном субстрате. Мандибулы хищного типа, но в отличие от специализированных мандибул предыдущей группы отличаются массивным основанием с сильно развитым срединным зубцом, ретинакулем. Такая форма не только позволяет прокалывать покровы добычи, но и перетирать ее. Представители других родов подсемейства *Athoinae* известны как обитатели разнообразных почв плотного сложения, подстилки, т.е. субстратов, где личинкам также приходится активно прокладывать ходы.

Обитатели толщи разлагающейся древесины широко представлены в подсемействе *Elaterinae*. Личинки заселяют древесину, уже подвергшуюся воздействию дереворазрушающих грибов, но еще не потерявшую своей структуры, а также обитают на стадиях, когда древесина и кора в результате процессов гниения и деятельности насекомых-ксилофагов практически утрачивают свою структуру. В зависимости от специализации к обитанию в структурных или бесструктурных гнилях возникают специфические в экологическом плане группы: обитатели структурной и, соответственно, бесструктурной гнили.

К обитателям структурной древесины относятся виды родов *Ampedus*, *Haterumelater* – обычные обитатели гнилой древесины, редко встречающиеся в других субстратах. Передвигаются личинки по собственным ходам, прокладывая их между сомкнутыми волокнами древесины, резе ходы прогрызаются сквозь волокна. Скошенная впереди голова, сильная равномерная склеротизация покровов, веретенообразная форма тела, мощное вооружение ног указывает на активный характер прокладывания ходов в субстрате.

К обитателям бесструктурных гнилей относятся представители родов *Megapenthes*, *Procrærus*, *Elater*, *Ischnodes*, *Ectinus*, *Pittonotus*, *Dolerosomus*, *Podeonius* и т.д. Их личинки живут в сильно сгнившей древесине стволов, пней, дупел, предварительно переработанной личинками разнообразных ксилофагов. Морфологически личинки сходны с предыдущей группой, однако у личинок отдельных родов наблюдается тенденция к уплощению дорсальной поверхности вершины каудального сегмента.

Специализация к развитию в определенных типах гнили

Свойства древесины на завершающих этапах ее разложения определяются комплексом дереворазрушающих грибов, воздействие которых на древесину чаще всего приводит к образованию двух хорошо различающихся типов гнили: светлой и бурой. Четкую приуроченность к развитию в определенном типе гнили проявляют в основном обитатели толщи разлагающейся древесины. Подкорные формы, несмотря на видимое отсутствие экологических основ для подобной специализации, также проявляют предпочтение к заселению определенного типа гнили. Так, например, в теряющей структуру бурой гнили хвойных пород встречаются личинки *Lason conspersus*, в бурых гнилях лиственных – личинки *L.punctatus*; в бурых гнилях хвойных – личинки *Denticollis varians*; *D.rubens*, напротив, обычен в гнилях светлого типа. В светлых гнилях лиственных развиваются личинки *Harminius singularis*, *Athous filicollis* и другие.

Среди обитателей толщи древесины четко выражена специализация у многих изученных нами видов рода *Ampedus*. Приуроченность к бурым гнилям хвойных и лиственных пород проявляют виды: *A.ochropterus* Germ., *A.nigrinus* Herbst., *A.basalis* Mannh., *A.nigror* Reitt., *A.wachtangi* Dol., *A.optabilis* Lew., *A.erythrogonus* Müll., *A.praeustus* F., *A.aethiops*, *A.ganglbaueri* Reitt. В бурых гнилях лиственных пород развиваются *A.sanguinolentus*, *A.niggerimus*, *A.elegantulus* Schönh., *A.decumanus* Gur., *A.hjorti* Hye, *A.cardinalis*. В бурых гнилях хвойных отмечены личинки *A.sobrinus*, *A.adrastoides*, *A.balteatus*, *A.sanguineus*. Преимущественно со светлыми гнилями связаны виды *A.cinnabarinus* Esch., *A.hirticollis*, *A.ogloblini* Den., *A.pomona* Steph., *A.rufipennis* Steph. и некоторые другие. В светлых гнилях хвойных и лиственных пород развиваются личинки *A.latiusculus* Reitt., *A.pomorum* Herbst.

Трофическая специализация

В зависимости от преобладающего пищевого режима личинок ксилофильные формы можно разделить на следующие трофические группы: облигатные хищники, факультативные хищники, сапро-некрофаги и полифаги, употребляющие как животную, так и растительную пищу.

Основу питания облигатных хищников составляют живые личинки, куколки, отродившиеся, еще не окрепшие жуки-ксилофаги. Известны случаи питания недавно погибшими насекомыми. К этой группе относятся представители подсемейства *Agrypninae* (роды *Lacon*, *Agrypnus*, *Alaus*, *Tetrigus*), *Athoinae* (роды *Hypogonus*, *Calambus*). Их личинки активно хищничают под корой и в древесине, используя для поисков пищи полости или ходы ксилофагов. Пищевой специализации к определенному кругу жертв не наблюдается, личинки нападают на самых разнообразных насекомых-ксилобионтов. Так, личинки *Lacon fasciatus*, *L.conspersus* питаются личинками ксилофагов семейств *Scolytidae*, *Cerambycidae*, *Melandryidae*, *Scarabaeidae*. Пальм [Palm., 1952] отмечал нападение личинок *L.fasciatus* на личинок рогача *Sinodendron cylindricum* L. (*Lucanidae*) и щитовидок *Peltis grossa* L., *Ostoma ferruginea* L. (*Peltidae*). Нами отмечено нападение личинок данного вида на куколок и личинок рода *Melandrya* (*Melandryidae*), дровосека *Monochamus urussovi* Fisch. (*Cerambycidae*), рогача *Platyserus carrea* Deg. (*Lucanidae*). Активное хищничество отмечено у личинок рода *Hypogonus* (*H.cinctus*) и *Calambus* (*C.bipustulatus*). Личинки этих видов нападают на куколок и личинок мелких ксилофагов, короедов (*Scolytidae*) и капюшонников (*Bostrychidae*) [Долин, 1964]. Питание живыми насекомыми является для этой группы личинок необходимым условием для завершения развития.

В группу факультативных хищников входят виды, личинки которых наряду с живыми насекомыми могут питаться не только погибшими личинками, но и их разлагающимися остатками. Основной пищевой режим (зоофагия) у многих видов данной группы в большей или меньшей степени комбинируется с другими режимами питания, чаще всего с некрофагией и сапрофагией. По классификации, предложенной Б.М. Мамаевым [1977], пищевой режим данной группы можно охарактеризовать как зоонекро-сапрофагию. Данный пищевой режим характерен для видов родов *Harminius*, *Denticollis*, *Stenagostus*, *Athous* и других в подсемействе *Athoinae*, а также для родов *Ampedus*, *Elater* в подсемействе *Elaterinae*. Личинки данной группы питаются в толще древесины или под довольно плотно прилегающей корой. Представители родов *Harminius*, *Denticollis* нападают чаще всего на пассивные стадии развития ксилофагов (яйца, предкуколки, куколки), а также поедают погибших личинок и их разлагающиеся остатки. Виды *D.rubens*, *D.borealis* известны и как активные хищники. Согласно Пальму [Palm, 1952], личинки *D.borealis* нападают на личинок *Upis ceramboides* L. (*Tenebrionidae*), этот же вид им отмечен на березе в сообществе с личинками таких ксилофагов, как *Scolytus ratzeburgi* Jans. (*Scolytidae*), *Strangalia nigripes* Deg. (*Cerambycidae*), *Dicerca acuminata* Pall., *Agrius paludicola* Krog. (*Buprestidae*), *Magdalis carbonaria* L. (*Curculionidae*). Большую склонность к питанию активными стадиями развития ксилофагов проявляют личинки *Stenagostus undulatus*, *S.rufus*, которые по наблюдениям Пальма [Palm, 1952] и Рудольфа [Rudolph, 1974] часто нападают на куколок и личинок златок и усачей. Личинки *S.undulatus* нередко встречаются с личинками *Denticollis borealis* под корой березы, где они нападают на личинок *Upis ceramboides*. Сходный пищевой режим отмечается у личинок *Athous filicollis*, *Crepidophorus mutilatus*. Рудольф [Rudolph, 1974] наблюдал случаи канибализма у личинок *C.mutilatus*. Нами отмечалось

нападение личинок *A.filicollis* на личинок мух *Pachyneura fasciata* Zeitt. Личинки рода *Elater* часто встречаются в дуплах, заселенных личинками различных пластинчатоусых (*Scarabaeidae*). Донисторп [Donisthorpe, 1927] отмечает нападение личинок *E.ferrugineus* на личинок рогачей рода *Dorcus* Mac.L. и пластинчатоусых рода *Gnorimus* Serv. Нами личинки этого вида найдены в дуплах, заселенных личинками чернотелок рода *Neatus* Lec. (*Tenebrionidae*), пыльцеедов рода *Pseudocistela* Grotch. (*Alleculidae*). Личинки *E.luctuosus* также встречаются в дуплах, заселенных личинками различных пластинчатоусых и пыльцеедов из родов *Mycetochara* Berth., *Pseudocistela*, *Microcistela* Pic. Наблюдалось нападение личинок этого вида на личинок *Pachyneura fasciata* (*Pachyneuridae*). Основные режимы питания у личинок рода *Ampedus* — зоофагия и некрофагия. Личинки питаются преимущественно малоактивными личинками и куколками различных ксилофагов, а также, вероятно, мелкими беспозвоночными, обитающими в древесине. Значение сапро-, некро- и мицетофагии для представителей данного рода невелико и в большей степени, вероятно, характерно для личинок младших возрастов. Способность к сапро- и мицетофагии играет положительную роль, по-видимому, для переживания неблагоприятных периодов с нехваткой животной пищи, но без питания животной пищей завершить цикл развития личинки не могут. Имеется ряд наблюдений нападения личинок данного рода на живых личинок. Так, Пальм [Palm, 1952] отмечает питание личинок рода *Ampedus* куколками и личинками восковинок рода *Trichius* F. (*Scarabaeidae*) и чернотелок рода *Upis* F. (*Tenebrionidae*). Личинки *A.borealis* Palm по данным того же автора часто встречаются вместе с личинками *Necydalis major* L. (*Cerambycidae*) и *Dicerca acuminata* (*Buprestidae*), которыми, возможно, питаются. Активно нападают на куколок *Peltis grossa* L. (*Peltidae*) личинки *A.tristis* L. [Palm, 1952]. Мы наблюдали нападение личинок *A.lateritius* (Dol. et Protz.) на личинок двукрылых семейства *Mycetophilidae* в толще трутового гриба. На Дальнем Востоке в бурых гнилях в сообществе с личинками *Nematoplus semenovi* Nik. (*Nematopidae*) *Istrisia rufobrunnea* Lew. (*Salpingidae*) отмечены личинки *A.basalis*, *A.nigrinus*, *A.patricius* Gur. На Северном Кавказе в бурой древесине дуба в сообществе с преобладанием личинок *Aesalus ulanovskyi* Gglb. (*Lucanidae*), *Gnorimus bartelsi* Fald. (*Scarabaeidae*) обычны личинки *A.elongatulus* F. [Мамаев, 1977]. В Закарпатье в светлых гнилях лиственных пород в сообществе с личинками рогачей *Dorcus parallelopipedus* L., *Sinodendron cylindricum*, а также *Gnorimus octopunctatus* F. нами отмечены личинки *A.rufipennis*.

В группе сапро-некрофагов личинки питаются преимущественно органическим субстратом, компонентами которого являются продукты разложения древесины и коры, экскременты насекомых, мицелий грибов, мертвые насекомые, а иногда предкуколки и куколки ксилофагов. Обычно виды с таким режимом питания встречаются под сильно разложившейся корой или в толще древесины, потерявшей свою структуру в результате поражения ее мицелием грибов и деятельности личинок ксилофагов. К данной группе относятся представители родов *Ischnodes*, *Megapenthes*, *Podeonius*, а также *Limoniscus violaceus*. Виды рода *Procrærus* отмечены в сильно разрушенной древесине, переработанной личинками слоников рода *Rhyncolus* Germ. и усачей рода *Rhamnusium* F. [Husler F. and J., 1940; Rudolph, 1974]. В сходных условиях развиваются личинки *Ischnodes sanquinicolis*, *Megapenthes lugens*. Личинки *Podeonius acuminatus* обычно заселяют подземные дупла, заполненные трухой, образованной в результате деятельности слоника *Cossonus parallelepipedus* Herbst. [Husler F. and J., 1940].

Личинки-полифаги обитают в сильно разложившейся древесине и под корой, довольно обычны в лесной подстилке и почве. Питание в основном составляют живые и мертвые насекомые, их разлагающиеся остатки, мицелий грибов, иногда ткани живых растений или семена. К этой группе можно отнести представителей родов *Athous*, *Ectinus*, *Idolus*, *Melanotus*. Среди видов рода *Athous* склонность к полифагии проявляют виды *A.niger*, *A.subfuscus*, *A.haemorrhoidalis*. В ряде случаев отмечено повреждение личинками этих видов семян и корней лесных культур, благодаря чему их относят к серьезным вредителям. Некоторую склонность к фитофагии проявляют виды рода *Ectinus*. Е.Л. Гурьева [1972] отмечает повреждение семян и молодых саженцев личинками *E.atterimus*. Проявляется склонность к полифагии у *Melanotus* — *M.puncticollis*, *M.tenebrosus*, *M.persicus*, *M.avitus*, *M.sobrinus*.

Все без исключения виды этого рода проявляют склонность к хищничеству, особенно ярко это проявляется у развивающихся преимущественно в гнилой древесине видов: *M. rufipes*, *M. matsumurae*. Отмечалось нападение личинок *M. rufipes* на личинок златок и дровосеков, а также на куколок других щелкунов. Вихманн [Wichmann, 1952] отмечает нападение *M. rufipes* на личинок короедов *Dendroctonus micans* Kug. В сообществе с личинками *Rhagium bifasciatus* F. (Cerambycidae), *Trypodendron lineatum* Ol. (Scolytidae) в древесине ели отмечены личинки этого вида Шимичеком (Schimitschek, 1952—1953).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разлагающаяся древесина по обилию и разнообразию развивающихся в ней ксилофильных видов жуков-щелкунов представляет собой одну из основных сред обитания для данного семейства.

В процессе приспособления к древесине как к среде обитания у личинок жуков-щелкунов выработался целый ряд экологических особенностей, отражающих направления, по которым проходила их экологическая эволюция.

Специализация к развитию в определенной зоне ствола развивалась по двум основным направлениям: приспособление к обитанию в подкоровой зоне ствола и к обитанию в толще разрушающейся древесины. Можно предположить, что дальнейшее освоение древесины личинками жуков-щелкунов было связано с заселением коры на более ранних, а толщи древесины на более поздних этапах разложения, в результате чего возникают специфические в экологическом плане группы обитателей полостей под плотно прилегающей корой, а в толще древесины — группы обитателей структурной гнили и обитателей бесструктурной гнили. Между подкоровыми формами из разных экологических групп наблюдаются четкие морфологические отличия. Обитатели толщи древесины более морфологически однотипны, лишь у обитателей бесструктурной гнилой древесины имеется тенденция к уплощению каудального сегмента.

Слабо выражена, особенно у подкоровых видов, специализация к развитию на определенных группах пород (хвойных или лиственных); это, вероятно, объясняется тем, что личинки жуков-щелкунов заселяют древесину на стадиях, когда специфичность породы благодаря процессам гниения практически утрачивается. Более четко выражена специализация (в основном это относится к обитателям толщи древесины) к развитию в гнилях определенного типа. Наиболее специализированы в этом отношении представители рода *Ampedus*.

Трофическая специализация ксилофильных шелкоунов развивалась в направлении широкого использования разнообразных источников питания. Хотя все трофические группы в большей или меньшей степени проявляют склонность к полифагии, но преобладающий пищевой режим во всех группах — зоофагия.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверенский А.И., Гурьева Е.Л.* Заметки по фауне и экологии шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) лесов Южной Якутии — В кн.: Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1975, с. 33—36.
- Агаев Б.И.* Материалы к изучению жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) юго-восточной части Азербайджана. — Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. наук, 1971, 4, с. 38—42.
- Бессолицина Е.П.* Фауна шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) Иркутской области. — В кн.: Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1974, с. 77—104.
- Гурьева Е.Л.* Некоторые направления эволюции семейства жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae). — Энтомол. обозрение, 1969, 48, № 2, с. 263—272.
- Гурьева Е.Л.* Ревизия палеоарктических видов рода *Ectinus* Eschs. (Coleoptera, Elateridae). — Зоол. журн., 1972, 51, № 6, с. 833—844.
- Гурьева Е.Л.* Жуки-шелкоуны (Elateridae). Л.: Наука, 1979. (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т. 12. Вып. 4).
- Гурьева Е.Л., Кривошуккая Г.О.* Фауна жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) Курильских островов. — В кн.: Фауна и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1968, с. 42—49.
- Долин В.Г.* Личинки жуков-шелкоунов [проволочники] европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964.
- Долин В.Г.* К диагностике наиболее распространенных проволочников Киргизии. — В кн.: Сборник энтомологических работ АН КиргССР, 1965, т. 3, с. 26—53.
- Долин В.Г., Надворный В.Г.* Личинка *Orithales serraticornis* (Elateridae). — Зоол. журн., 1967, 46, № 9, с. 1409—1411.
- Ивлиев Л.А., Кононов Д.Г.* Фаунистическо-экологический очерк шелкоунов крайнего северо-востока Сибири. — Тр. Биол.-почв. ин-та, 1970, 2, с. 71—81.
- Катюха С.А.* К фауне жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) Южного Сахалина. — Вост. зоол., 1977, 1, с. 58—64.
- Мамаев Б.М.* Биология насекомых—разрушителей древесины. М.: ВИНТИ, 1977. Энтомология, 3.
- Проценко А.И.* Зоогеографический анализ фауны жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) Киргизии — В кн.: Энтомологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1975, т. 10, с. 65—69.
- Тугушева Р.С.* Фауна жуков-шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1972.
- Черепанов А.И.* Проволочники Западной Сибири. М.: Наука, 1965.
- Чопикашвили Л.В.* Обзор фауны шелкоунов северных склонов Центрального Кавказа. — В кн.: Сборник зоологических работ. Орджоникидзе, 1973, с. 121—127.
- Dajoz R.* Ecologie et biologie des Coleopteres xylophages de la tetraie. Vie et milieu C, 1966, p. 523—763.
- Donisthorpe H.* The bionomic of *Ludius ferrugineus*. — Proc. Entomol. Soc. London, 1927, 2, p. 39—41.
- Husler F., Husler J.* Studien über die Biologie der Elateriden. — Mitt. München. Entomol. Ges., 1940, 30, N 1, p. 343—397.
- Ohira H.* Morphological and taxonomic study on the larvae of Elateridae in Japan (Coleoptera). — Entomol. Lab. Aichi Gakugei Univ. Okazaki, 1962.
- Palm T.* Die Hals und Rinden-Käffer der nordschwedischen Laubbäume. — Medd. Statens Skog.-kning., 1952, 40, N 2.
- Palm T.* Die skandinavischen Elateriden-Larven (Coleoptera). — Entomol. scand., 1972, 2, suppl. 2.
- Rudolph K.* Beitrag zur Kenntnis der Elateriden-larven der Fauna der DDR und der BDR (Eine morphologisch-taxonomischen Studie). — Zool. Jahrb. Abt. Z., 1974, 101, N 1, S. 1—151.
- Schimitchek E.* Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. — Ztschr. angew. Entomol., 1952—1953, 34, S. 178—215, 514—542; 35, S. 1—54.
- Wichmann H.* Elateridenlarven als Borkenkäferfeinde. — Nachr. Bayer. Entomol., 1952, 1, N 3, S. 22—23.

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОК ЖУКОВ СЕМЕЙСТВА EROTYLIDAE (Coleoptera) — ОБИТАТЕЛЕЙ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ ВЫСШИХ ГРИБОВ

А.В. КОМПАНЦЕВ

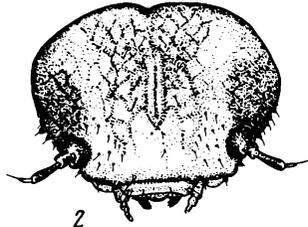
Семейство Erotylidae (грибовики) представлено в мировой фауне приблизительно 2000 видов, большая часть из которых распространена в тропиках. В СССР известно около 50 видов грибовиков, причем наиболее разнообразной в видовом отношении является фауна юга Дальнего Востока и южных островов Курильской гряды. Подавляющее большинство представителей семейства Erotylidae питается карпофорами высших грибов, относящихся к классу Basidiomycetes, а все изученные виды фауны СССР биологически связаны с грибами из порядков Polyporales и Agaricales. Личинки грибовиков являются характерными компонентами энтомокомплексов, формирующихся в плодовых телах древесных грибов и играют заметную роль в их разрушении. Изучение морфологии личинок Erotylidae дает материал для уточнения естественной системы этого семейства, а также способствует выяснению его филогенетических связей в надсемействе Cuscujoidea (Clavicornia). С другой стороны, сравнительно-морфологический анализ личиночных форм позволяет выявить основные направления экологической специализации в семействе Erotylidae.

В работах прошлого века [Candèze, 1861; Westwood, 1839] приводились лишь краткие описания личинок отдельных видов, неприемлемые для целей современной систематики. Наиболее полной и детально иллюстрированной является работа Робертса [Roberts, 1939, 1956], в которую включены характеристики личинок ряда родов семейства Erotylidae. Однако они касаются в основном тропических форм, а диагнозы палеарктических родов построены на весьма ограниченном материале. Описания личинок некоторых японских видов даны в статьях Нобучи [Nobuchi, 1954, 1955] и Хаяси [Hayashi, Nakamura, 1952; Hayashi, Takenaka, 1965]. Личинки жуков-грибовиков фауны СССР оставались до настоящего времени практически неизученными. Целью данной публикации явилось исследование преимагинальных стадий в биологии жуков семейства Erotylidae отечественной фауны.

В статье дается общая характеристика семейства, определительная таблица и диагнозы 9 родов, а также морфо-экологический анализ изученных личиночных форм. Родовые описания Eutriplax и Dactylotritoma приводятся впервые. Статья подготовлена на основании оригинальных материалов, собранных автором в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, на острове Кунашир, а также в европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Личинки и экзувии фиксировались в 70%-ном спирте. Часть собранных личинок в целях идентификации воспитывалась до имаго. Для видового определения жуков использовались таблицы, приведенные в работах по систематике Erotylidae [Chujo, 1969; Iablokoff-Khnzorian, 1975].



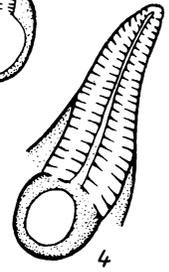
1



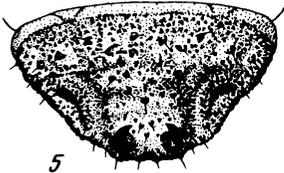
2



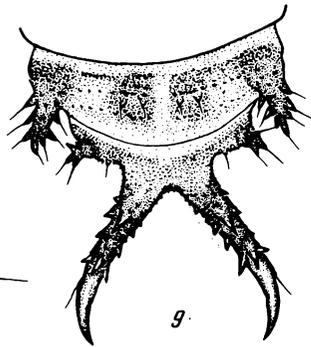
3



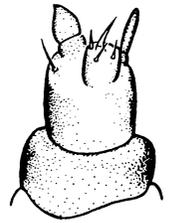
4



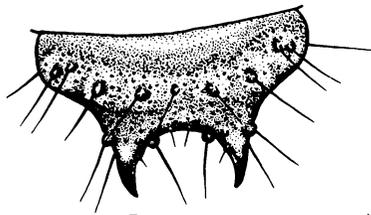
5



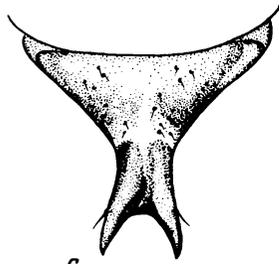
9



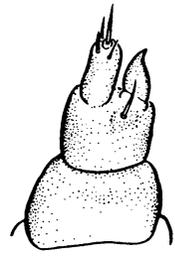
10



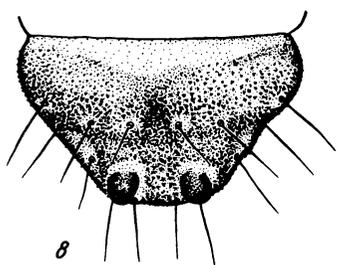
7



6



11



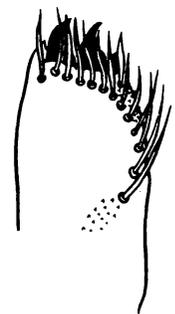
8



12



14



15



13

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК СЕМЕЙСТВА EROTYLIDAE

Тело цилиндрическое или несколько уплощенное в дорсо-вентральном направлении, слегка С-образно изогнуто. Окраска от белой до светло-коричневой, иногда с темными пятнами. Длина до 17 мм.

Голова гипогнатная, ее дорсальная поверхность, как правило, гранулирована и несет разбросанные щетинконосные папиллы. Эпикраниальный и фронтальный швы часто выражены и представляют собой утоньшение кутикулы, по которому происходит растрескивание головной капсулы во время линьки. Такой же вид имеют постклипеальный и субгенальный швы. Фронтальный шов V-образной формы, эпикраниальный шов прямой, достигает заднего края головы. Эндокарина выражена редко, образована внутренним кутикулярным гребнем, который с дорсальной стороны головы имеет вид темной полосы. На вентральной поверхности головы иногда хорошо заметны продольные выступающие гребни (*Episcapha*, *Megalodacne*) или же на их месте имеется только ряд щетинок. Глазки с хорошо развитыми пигментными пятнами (за исключением *Dactylotritoma*) и корона. С каждой стороны головы 5–6 глазков, расположенных группами по 4 и 2 (или 1) в каждой. Антенны 3-члениковые, 1-й членик поперечный, форма и соотношение 2-го и 3-го члеников варьируют у разных родов. На вершине 2-го членика имеется 1–2 крупных сенсория, соизмеримых с 3-м члеником (рис. 1, 10 и 1, 11). Верхняя губа поперечная (за исключением *Dacne*), на дорсальной поверхности несет 4 пары щетинок. Эпифаринкс представлен наружным рядом больших уплощенных щетинок и центральным полем шпиков, которое иногда плохо выражено. Мандибулы симметричные, с тремя широко заостренными на вершине зубцами. Верхний зубец значительно меньше остальных, средний и нижний зубцы иногда отчетливо зазубрены по краю (*Pseudotritoma*). Простека большая мясистая, покрыта волосками или зубчиками. Мола хорошо развита только у личинок рода *Dacne*. Максиллы расчленены на кардо и стипес. Между максиллой и нижней губой иногда имеется сочленованный склерит. Стипес несет жевательную лопасть (малу) и 3-члениковый щупик, сидящий на хорошо выраженном пальпигере. Максиллярная мала широкая, округлая на вершине. На ее дорсальной стороне имеется вершинный ряд из крупных щетинок, которые иногда заходят на внутренний край малы (рис. 1, 15). На вершине находятся 3 зубца, величина которых варьирует у разных родов, и коническая хета, расположенная у внутреннего края. С вентральной стороны мала имеет более или менее отчетливый боковой вырост, несущий группу щетинок. В нижней губе прементум сильно склеротизован, граница его с ментумом хорошо заметна, граница между ментумом и субментумом выражена нечетко. Нижнегубные щупики 2-члениковые. Лигула иногда отчетливая. Гипофарингиальная склерома (за исключением *Dacne*) только с задними отростками (рис. 1, 13).

Тергиты грудных и брюшных сегментов несут поля склеротизованных шпиков или гранул, а также ряды щетинконосных папилл. Посередине

←
Рис. 1. Детали строения личинок Erotlyidae

1 — Голова (дорсальная сторона) *Eutriplax tuberculifrons*, 2 — *Episcapha morawitzi*; Брюшное дыхальце: 3 — *Eutriplax tuberculifrons*, 4 — *Dactylotritoma atricapilla*, 9-й брюшной тергит: 5 — *Dactylotritoma atricapilla*, 6 — *Aulacochilus decoratus*, 7 — *Triplax rubrica*; 8 — *Tritoma niponensis*, 9 — 8-й и 9-й брюшные тергиты *Episcapha morawitzi*; Антенны: 10 — *Pseudotritoma laetabilis*, 11 — *Tritoma otaitoensis*; Гипофарингиальная склерома; 12 — *Dacne notata*, 13 — *Dactylotritoma atricapilla*; Максиллярная мала (дорсальная сторона): 14 — *Dactylotritoma atricapilla*, 15 — *Episcapha morawitzi*

всех тергитов (кроме 9-го) имеется слабосклеротизованная продольная полоса. Иногда тергиты груди и брюшка с латеральными выростами (рис. 1, 9). Дыхальца округлые, двухкамерные, редко без камер (*Episcapha*). Стигмальная пластинка иногда заметно выступает над поверхностью сегмента. На 9-м сегменте находится пара урогомф, которые обычно широко расставлены. Урогомфы могут быть также расположены на общем основании, а у некоторых видов они сливаются до половины. У рода *Microsternus* Lew. имеется лишь одна урогомфа (Nobuchi, 1954).

Ноги 4-члениковые, хорошо развиты, особенно у открытоживущих видов.

Определительная таблица родов личинок семейства *Erotylidae*¹

- 1 (12) Эпикраниальный и (или) фронтальный швы выражены (рис. 1, 1). Максиллярная мала с дорсальной стороны без внутреннего бокового ряда щетинок (рис. 1, 14) подсемейство *Triplacinae*
- 2 (3) Сочленованный склерит между максиллой и нижней губой и эндокарина имеются. Урогомфы слиты до середины (рис. 1, 6) *Aulacochilus* Lac.
- 3 (2) Сочленованный склерит между максиллой и нижней губой и эндокарина отсутствуют. Урогомфы расставлены.
- 4 (7) Стигмальная пластинка дыхалец сильно выступает над поверхностью сегмента в виде длинного заостренного отростка (рис. 1, 4).
- 5 (6) Урогомфы сближены, их концы заострены. Щетинконосные папиллы на 9-м брюшном тергите заметно крупнее окружающих их гранул (рис. 1, 5) *Dactylotritoma* Arrow.
- 6 (5) Урогомфы расставлены, их концы притуплены. Щетинконосные папиллы на 9-м брюшном тергите не крупнее окружающих их гранул. *Pseudotritoma* Gorch.
- 7 (4) Стигмальная пластинка дыхалец округлая, не выступает или слегка выступает над поверхностью сегмента (рис. 1, 3).
- 8 (9) Тергиты с рядами щетинконосных папилл, которые не крупнее окружающих их гранул (рис. 1, 8) *Tritoma* F.
- 9 (8) Тергиты с рядами щетинконосных папилл, которые заметно крупнее (особенно на 9-м брюшном тергите) окружающих их гранул (рис. 1, 7).
- 10 (11) Грануляция тергитов неравномерная, между рядами щетинконосных папилл гранулы образуют отчетливую поперечную полосу. На эпистоме 3 хорошо заметных бугорка (рис. 1, 7) *Eutriplax* Lew.
- 11 (10) Грануляция тергитов равномерная *Triplax* Herbst.
- 12 (1) Эпикраниальный и фронтальный швы не выражены (рис. 1, 2). Максиллярная мала с дорсальной стороны, как правило, с внутренним боковым рядом щетинок (рис. 1, 15) подсем. *Dacninae*.
- 13 (14) Мандибулы с хорошо выраженной молдой. Гипофаринкс имеет направленные вперед выросты (рис. 1, 12) *Dacne* Latr.
- 14 (13) Мандибулы без ясной молды. Гипофаринкс без передних выростов (рис. 1, 13).
- 15 (16) Тергиты с латеральными выростами, несущими щетинконосные папиллы (рис. 1, 9). Длина каждой урогомфы в 4 раза превышает ее ширину при основании. Дыхальца без камер *Episcapha* Lac.
- 16 (15) Тергиты без латеральных выростов. Длина каждой урогомфы приблизительно равна ее ширине при основании. Дыхальца с двумя камерами *Megalodacne* Crotch.

Род *Episcapha* Lac.

Тело несколько уплощено в дорсо-вентральном направлении. Окраска желтая. Голова, тергиты груди и брюшка с темными пятнами. Длина до 17 мм.

Голова с дорсальной стороны с сетчатым рисунком, образованным мелкими гранулами, и с разбросанными щетинконосными папиллами. Эпикраниум без швов, эндокарина отсутствует (рис. 1, 2). Области вокруг глазков, антенны и пятно на лбу сильно пигментированы. Вентральные

¹ Изучалась морфология личинок последнего возраста.

гребни килевидно приподняты и несут щетинконосные папиллы. Антенны относительно длинные. Их 2-й членик сильно удлиннен (длина в 2,3 раза превышает ширину при основании), 3-й членик в 3 раза короче 2-го. Передний край верхней губы в центральной части перепончатый и несет бахрому щетинок. Эпифаринкс по переднему краю представлен рядом крупных щетинок, а в центральной части несет поля шипиков и гранул. Мандибулы с острыми зубцами, простека двулопастная, покрыта волосками. Максиллярная мала на вершине несет 3 крупных зубца. С вентральной стороны малы имеется ясный боковой вырост с тремя уплощенными щетинками и ряды зубчиков по внутреннему краю (в верхней трети малы). С дорсальной стороны 13 крупных щетинок образуют вершинный ряд, заходящий на внутренний край малы (рис. 1, 15). Ниже этих щетинок находится поле склеротизованных зубчиков. Нижнегубные щупики сближены, расстояние между их основаниями не больше половины 1-го членика. Лигула хорошо выражена, с вентральной стороны несет пару щетинок, а с дорсальной стороны на вершине имеет 2 пары шипиков.

Тергиты груди и брюшка с латеральными выростами, несущими щетинконосные папиллы (рис. 1, 9). Плевральные бугорки сильно выступающие, с группами щетинконосных папилл; на брюшных сегментах они сильно пигментированы. Дыхальца округлые, без камер. Урогомфы длинные (длина каждой в 4 раза больше ширины при основании), имеют общее основание и несут щетинконосные папиллы (рис. 1, 9).

Ноги относительно длинные; голенелапка в длину в 3 раза превышает ширину при основании, сильно пигментированна. Бедро в 2 раза длиннее своей ширины при основании, на вершине несколько расширенно, с дорсальной стороны сильно пигментировано.

М а т е р и а л: личинки *E.morawitzi* Sols., собранные на плодовом теле *Hirschioporus pergamenus* (Fr.) Bond. et Sing. (Амурская обл., Хинганский гос. заповедник, VII 1975).

Р о д *Megalodacne* Crotc

Окраска желтая, тергиты светло-коричневые. Длина до 18 мм.

Голова с дорсальной поверхности с редко разбросанными гранулами и волосками. Эндокарина хорошо выражена, начинается от заднего края головы и продолжается до фронтальной области. Субгенальные швы плохо заметны. Эпикраниальный и фронтальный швы отсутствуют. Вентральные гребни килевидно выступают, несут ряд волосков. Антенны: 2-й членик удлинненный, его длина в 2 раза превышает ширину при основании. 3-й членик в 2 раза короче 2-го. Строение верхней губы и мандибул сходно с таковым у рода *Episcarpha*, а максилла отличается только отсутствием поля шипиков на дорсальной поверхности малы. Лигула плохо выражена, округлая; расстояние между основаниями нижнегубных щупиков значительно превышает длину их 1-го членика. С дорсальной стороны на вершине лигула несет 4 зубца.

Грудные и брюшные тергиты с полями простых гранул и крупными щетинконосными папиллами. Дыхальца двухкамерные. Урогомфы короткие, сильно расставлены, крючковидно загнуты вперед; длина каждой из них приблизительно равна ширине при основании.

Ноги светлоокрашенные. Голенелапка в длину в 2 раза превышает ширину при основании. Длина бедра в 1,5 раза больше его ширины при основании.

М а т е р и а л: личинки *M.bellula* Lew. из плодового тела *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill. (о-в Кунашир, IX 1976).

Р о д *Dacne* Latr.

Тело белое. Длина до 5 мм.

Гранулы на дорсальной поверхности головы образуют сетчатый рисунок. Головные швы и эндокарина не выражены. Антенны: 2-й и 3-й членики удлинённые, 3-й членик в 1,5 раза короче 2-го. Верхняя губа почти квадратная. Мандибулы с хорошо развитой молодой, которая несёт по своей поверхности ряды тупых гребней. Простека небольшая мембрановидная. На вершине малы имеются 3 зубца, сидящие на небольшом выросте у внутреннего края. С дорсальной стороны 9 крупных щетинок образуют вершинный ряд, заходящий на внутренний край малы. Ниже этих щетинок находится поле мелких шпиков. Боковой вырост с вентральной стороны малы плохо выражен. Нижнегубные щупики широко расставлены, расстояние между их основаниями не меньше длины щупика. Лигула отсутствует. Сочленованный склерит между максиллой и нижней губой имеется. Гипофарингиальная склерома с передними и задними отростками (рис. 1, 12). 6–9-й тергиты брюшка несут группы сильно склеротизованных щетинконосных папилл, отчетливо выделяющихся из окружающих их гранул. На остальных брюшных тергитах папиллы слабо склеротизованы, а на грудных тергитах не отличаются по размеру от гранул. Дыхальца двухкамерные.

М а т е р и а л: личинки *D. bipustulata* (Thnbg.) из плодового тела *Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing. (Московская обл. ст. Салтыковская, VIII 1976); *D. notata* Gmel. из карпофора *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst. (Приморский край, Лазовский гос. заповедник, VI 1979); *D. semirufula* Reitt. из сухого плодового тела шляпочного гриба (*Agaricales*) (Азербайджан, пос. Гасмалян, VI 1980); *D. pontica* Bedel из плодового тела *Polyporus squamosus* Fr. (Азербайджан, Гирканский гос. заповедник, VI 1980).

Р о д *Aulacochilus* Lac.

Тело светло-желтое. Длина до 8 мм.

Дорсальная поверхность головы не гранулирована. Эпикраниальный и фронтальный швы выражены. Эндокарина начинается в основании V-образного фронтального шва и не выходит за пределы фронтальной области. Антенны: 2-й членик удлинённый, 3-й членик маленький, не крупнее конического сенсория на вершине 2-го членика. Эпифаринкс в центральной части с рядами сросшихся шпиков и гранул. Мандибулярная простека в верхней части покрыта зубчиками, а в нижней волосками. Между максиллой и нижней губой имеется сочленованный склерит. Максиллярная мала на вершине несёт 3 крупных зубца, 2 из которых находятся на небольшом выросте. С дорсальной стороны 12 крупных уплощённых щетинок образуют вершинный ряд. Лигула заострена на конце, с вентральной стороны с двумя щетинками, с дорсальной покрыта мелкими зубчиками. 2-й членик нижнегубных щупиков в 2 раза длиннее 1-го.

На тергитах заднегруди и 1–6-го брюшных сегментов расположены 2 поперечных ряда мелких, сильно склеротизованных зубчиков. На тергитах среднегруди и 7-го брюшного сегмента имеется 1 ряд таких зубчиков, а на переднегруди и 8–9-м брюшных сегментах зубчики отсутствуют. Основания зубчиков переднего ряда часто сливаются. Все тергиты лишены гранул и несут небольшие щетинконосные папиллы с простыми волосками, которые образуют 2 поперечных ряда. Урогомфы слиты приблизительно до середины; их вершины заострены и слегка загнуты вперед (рис. 1, 6).

М а т е р и а л: личинки *A. decoratus* Reitt. из плодового тела *Coriolus* sp. (Приморский край, Лазовский гос. заповедник, VI 1979).

Род *Triplax* Herb.

Окраска от белой до бледно-желтой. Длина 4—6 мм.

Голова с дорсальной поверхности неравномерно гранулирована. Эпикраниальный шов сильно укорочен или не выражен, остальные швы отчетливые. На эпистоме иногда имеются 2 (*T.sibirica*) или 3 (*T.amoena*) бугорка. Антенны: 2-й членик несколько вытянут, в длину приблизительно равен 3-у членику. На вершине 2-го членика находятся крупный конический сенсорий (в 1,5—2 раза короче 3-го членика) и узкий палочковидный сенсорий (в 1,5 раза короче конического). Срединный зубец мандибул иногда мелко тупо зазубрен (*T.sibirica*). Простека в верхней части покрыта мелкими зубчиками. На вершине максиллярной малы имеются 3 небольших зубца. Вершинный дорсальный ряд состоит из 4—6 щетинок. Боковой вырост малы с вентральной стороны довольно крупный. Сочленованный склерит отсутствует. Лигула выступающая, закругленная на конце.

Тергиты со слабо склеротизованными, притупленными на вершине гранулами и рядами щетинконосных папилл, несущих булавовидные волоски. На 9-м брюшном тергите находится ряд крупных щетинконосных папилл (рис. 1, 7), на остальных брюшных тергитах они более мелкие и образуют 2 поперечных ряда. Основания папилл заметно крупнее окружающих их гранул. Дыхальца двухкамерные, стигмальная пластинка округлая, слабо выступающая. Пигоподуим слабо склеротизован, не гранулирован. Урогомфы более или менее равномерно изогнуты, сильно склеротизованы только в верхней половине. Их основание несет несколько крупных щетинконосных папилл.

М а т е р и а л: личинки *T.sibirica* Crotch. (Амурская обл., Хинганский гос. заповедник, VI 1975; *T.gracilentia* Sols. (Приморский край, Лазо, VII 1979); *T.rufiventris* Gebl. (Приморский край, Лазовский гос. заповедник, VII 1979); *T.amoena* Sols. (Хабаровский край, Бычиха, VI 1976); *T.rubrica* Reitt. (Киргизия, Аркит, V 1978); *T.lepida* Fald. (Азербайджан, Гирканский гос. заповедник, VII 1980); *T.collaris* (Schall.) (Азербайджан, Гирканский гос. заповедник, VI 1980). Личинки всех видов были собраны в плодовых телах грибов рода *Pleurotus* (Fr.) Quél.

Род *Tritoma* F.

Тело светло-желтое, гранулированные площадки на тергитах светло-коричневые. Длина до 6 мм.

Голова с дорсальной поверхности покрыта гранулами, образующими сетчатый рисунок, который иногда выражен лишь в теменной области. Головные швы иногда плохо заметны (*T.bipustulata*, *T.subbasalis*). Эпикраниальный шов укорочен. Глазков 5—6 пар. Антенны: длина 2-го членика равна его ширине; 3-й членик в длину приблизительно равен 2-у; на вершине 2-го членика имеется только один крупный конический сенсорий (рис. 1, 11), длина которого меньше 3-го членика или равна ему (*T.niponensis*). Срединный и нижний зубцы мандибул по краю иногда мелко неровно зазубрены (*T.bipustulata*). Простека покрыта склеротизованными зубчиками. Максиллярная мала несет на своей дорсальной поверхности вершинный ряд из 6—7 крупных уплощенных щетинок и поле микроскопических шипиков в центральной части. Вершина малы с тремя небольшими зубцами, один из которых часто сдвинут к внутреннему краю. Боковой вырост малы значительно меньше ее основной части. Лигула широко округлая.

Тергиты с полями сильно склеротизованных гранул, имеющих вид зубчиков направленных назад, и рядами щетинконосных папилл. Основания

папилл, несущих слегка расширенные к вершине волоски, не крупнее окружающих гранул (рис. 1, 8). На 9-м брюшном тергите перед урогомфами имеется один поперечный ряд таких папилл, на остальных тергитах они образуют два поперечных ряда. Дыхальца двухкамерные, с небольшой стигмальной пластинкой, закругленной на вершине. Урогомфы крючковидные, неравномерно изогнуты. Пигоподиум иногда мелко гранулирован.

М а т е р и а л: личинки *T. bipustulata* F. из карпофора *Coriolus* sp. (Костромская обл., пос. Угоры, VII 1980); *T. subbasalis* (Reitt.) из карпофора *Coriolus hirsutus* (Fr.) Quel. (Приморский край, Лазовский гос. заповедник, VII 1979); *T. niponensis* (Lew.) из плодового тела *Coriolus hirsutus* (Хабаровский край, окрестности Хабаровска, VI 1976); *T. otaitoensis* Nakane из карпофора трутовика *Polyporalis* (о-в Кунашир, VII 1979).

Р о д *Dactylotritoma* Arrow

Тело желтое, гранулированные площадки на тергитах коричневые. Длина до 9 мм.

Дорсальная поверхность головы сетчато гранулирована, с отчетливо выделяющимися швами. Эпикраниальный шов хорошо выражен. С каждой стороны головы расположены 5 пар глазков, лишённые пигментных пятен. Антенны: длина 2-го членика равна его ширине; 3-й членик удлинённый, приблизительно равен по длине 2-му. На вершине 2-го членика находятся 2 сенсория; длина палочковидного сенсория в 2 раза меньше конического. Нижний и срединный зубцы мандибул по краю мелко и тупо зазубрены. Мандибулярная простека покрыта склеротизованными зубчиками. На вершине максиллярной малы имеются 3 зубца, а с дорсальной стороны ряд из 6 крупных уплощённых щетинок и поле склеротизованных зубчиков (рис. 1, 14). На вентральной стороне малы находится небольшая боковой вырост. Лигула закругленная на вершине.

Тергиты с полями сильно склеротизованных гранул и щетинконосными папиллами, несущими слегка расширенные к вершине волоски. Гранулы имеют вид заостренных зубчиков, направленных назад; на брюшных тергитах более крупные гранулы образуют отчетливый поперечный ряд. На 9-м брюшном тергите щетинконосные папиллы крупнее, сильно склеротизованные, образуют перед урогомфами неясный поперечный ряд (рис. 1, 5), на остальных тергитах папиллы расположены двумя поперечными рядами; на 8-м брюшном тергите они отчетливо выделяются, на других тергитах не крупнее окружающих гранул. Стигмальная пластинка дыхалец сильно выступает над поверхностью сегмента в виде заостренного отростка (рис. 1, 4). Урогомфы небольшие, сильно склеротизованные, заострены и крючковидно загнуты назад (рис. 1, 5). Урогомфы расположены на общем основании, под которым имеется несколько крупных склеротизованных папилл. Пигоподиум не гранулирован. Плевральные области несут микроскопические шипики.

Ноги с толстыми щетинками, коксы с склеротизованными зубчиками.

М а т е р и а л: личинки *D. atricapilla* (Lew.) из плодового тела *Inopotus* sp. (Амурская обл., Хинганский гос. заповедник, VII 1975).

Р о д *Pseudotritoma* Gorb.

Окраска светло-желтая. Длина до 5 мм.

Голова на дорсальной поверхности слабо гранулирована, швы плохо заметны. Глазков 5 пар. Антенны: длина 2 и 3-го члеников соответственно равна их ширине; 2-й членик на вершине несет 2 крупных сенсория равных по длине 3-му членику (рис. 1, 10). Срединный и нижний зубцы

мандибул по краю мелко зазубрены. Простека покрыта склеротизованными зубцами. Мала широкая в основании и на вершине, с небольшим боковым выростом. На ее дорсальной поверхности имеется ряд из 5 крупных уплощенных щетинок. Вершина малы с 3—4 мелкими, часто раздвоенными зубцами. 3-й членик максиллярных щупиков в 2 раза длиннее 2-го. Лигула широко округлая.

На тергитах поля слабо склеротизованных гранул, которые имеют форму мелких зубчиков, направленных назад. Щетинконосные папиллы несут простые волоски. Основания этих папилл не крупнее или едва крупнее окружающих гранул. Дыхальца двухкамерные. Стигмальная пластинка очень длинная, выступает над поверхностью сегмента в виде заостренного отростка. Урогомфы относительно слабо склеротизованы, равномерно изогнуты, их вершины направлены вверх и притуплены на концах. Пигоподиум не гранулирован.

Материал: личинки *P. laetabilis* (Lew.) из плодового тела трутовика (*Polyporales*) (Приморский край, Лазовский гос. заповедник, VIII 1979).

Род *Eutriplax* Lew.

По морфологическому строению личинка близка к роду *Triplax*.

Тело светло-желтое, гранулированные площадки на тергитах темно-коричневые. Длина до 9 мм.

Дорсальная поверхность головы неравномерно гранулирована. Эпикраниальный шов не выражен, остальные швы отчетливые (рис. 1, 1). На эпистоме имеются 3 хорошо заметных бугорка (рис. 1, 1). Глазков 5 пар. Антенны: 2-й членик лишь немного больше в длину, чем в ширину; 3-й членик удлинённый. На вершине 2-го членика имеются 2 крупных сензория: крупный конический (в 3 раза короче 3-го членика антенн) и узкий палочковидный. Простека мандибул мембрановидная, в верхней части покрыта склеротизованными щетинками. Максиллярная мала расширена к вершине, ее боковой вырост большой, притупленный. На дорсальной поверхности малы имеется ряд из 5 крупных уплощенных щетинок. На вершине малы находятся 3 небольших зубца разной величины, между основаниями которых расположены тупые бугорки. Лигула отчетливая, суживающаяся к вершине.

Тергиты покрыты сильно склеротизованными гранулами, имеющими коническую форму. Грануляция тергитов неравномерная, между рядами щетинконосных папилл гранулы образуют хорошо заметную поперечную полосу. На 9-м брюшном тергите имеется поперечный ряд крупных щетинконосных папилл, несущих короткие булавовидные волоски. На остальных тергитах папиллы более мелкие и образуют 2 отчетливых поперечных ряда. Основания папилл больше окружающих их гранул. Дыхальца двухкамерные (рис. 1, 3). Пигоподиум не гранулирован. Урогомфы широко расставлены, крючковидно загнуты вверх, на их основании имеется несколько крупных щетинконосных папилл.

Материал: личинки *E. tuberculifrons* Lew. из плодового тела *Pleurotus* sp. (о-в Кунашир, VII, 1977).

Среди личинок семейства *Erotylidae* можно выделить два морфо-экологических типа, различия между которыми имеют ясно выраженный адаптивный характер к условиям обитания. Первая группа включает виды, личинки которых питаются на поверхности плодовых тел грибов. Из отечественной фауны сюда могут быть отнесены только представители рода *Eriscaerha*. Большое разнообразие открытоживущих личиночных форм

наблюдается у неотропических грибовиков, относящихся к подсемейству *Erotylinae* (Roberts, 1956). Адаптивные морфологические особенности этой группы характерны для открытоживущих личинок многих жесткокрылых (*Coccinellidae*, *Chrysomelidae*). К ним относятся в первую очередь многочисленные ветвистые выросты на дорсальной поверхности тела, большие разветвленные урогомфы, длинные ноги и антенны, а также покровительственная окраска. У личинок рода *Eriscaerpha* урогомфы перестают играть роль опорных органов и так же, как и латеральные выросты тергитов, выполняют защитную функцию. Питание на поверхности плодовых тел позволяет видам этой группы развиваться за счет грибов, имеющих тонкие карпофоры, которые недоступны для скрытоживущих *Erotylidae*. Так, по нашим наблюдениям, личинки *E. morawitzi* питаются гимениальным слоем гриба *Hirschioporus pergamenus*, имеющим очень тонкие плодовые тела. По-видимому, переход к питанию на поверхности карпофоров произошел независимо в различных систематических группах грибовиков, что привело к образованию сходных жизненных форм в подсемействах *Dacninae* и *Erotylinae*.

Вторую группу составляют виды грибовиков, развитие которых происходит внутри плодовых тел. Личинки этого морфо-экологического типа имеют адаптации к передвижению в прогрызаемых ими ходах и, как правило, трофически связаны с карпофорами определенной консистенции. В твердых, часто деревянистых плодовых телах (*Inonotus*, *Fomes*) происходит развитие личинок *Megalodacne bellula* и *Dactylotritoma atricapilla*, у которых склеротизация опорных структур и частей ротового аппарата выражена в наибольшей степени; гранулы на тергитах имеют вид заостренных зубчиков, урогомфы короткие и утолщенные. Значительно слабее эти морфологические особенности проявляются у представителей родов *Tritoma* и *Pseudotritoma*, питающихся плодовыми телами пробковой консистенции (*Coriolus*, *Trametes*). Наконец, у видов рода *Triplax*, развивающихся в карпофорах мягкой консистенции (*Pleurotus*) общая склеротизация покровов, опорных структур и ротовых органов наименьшая. Урогомфы более длинные, гранулы на тергитах слабо склеротизованы и притуплены на вершинах.

Пищевая специализация у грибовиков выражена довольно отчетливо. Так, в подсемействе *Triplacinae*, включающем большинство видов отечественной фауны, можно выделить две группы систематически близких родов, которые трофически связаны с различными порядками высших грибов. Развитие личинок *Triplax* и *Eutriplax* происходит в карпофорах семейства *Pleurotaceae* (*Agaricales*), в то время как личинки *Tritoma*, *Pseudotritoma* и *Dactylotritoma* развиваются в плодовых телах семейства *Polyporaceae* (*Polyporales*). В целом, как отмечалось выше, семейство *Erotylidae* трофически связано с плодовыми телами высших грибов, относящихся к классу *Basidiomycetes*. Эта особенность отличает грибовиков от близкородственного семейства *Cryptophagidae*, представители которого, как правило, развиваются за счет низших грибов, не образующих настоящих плодовых тел. Личинки *Cryptophagidae* питаются на поверхности мицелиального слоя, который формируется многими низшими грибами на различных органических субстратах. Морфологическими признаками, характерными для этого семейства, являются следующие: прогнатная голова, удлиненное, покрытое только щетинками тело, хорошо выраженная мола и серповидная максиллярная мала. Урогомфы короткие или отсутствуют [Sen Gupta, Crowson, 1971]. Таким образом, можно с определенной уверенностью говорить, что эти филогенетически близкие семейства, являясь мицетофагами, занимают различные экологические ниши.

ЛИТЕРАТУРА

- Candèze E.* Histoire des métamorphoses de quelques Coléoptères exotiques. — *Mém. Soc. sci. Liège*, 1861, **16**, p. 325–410.
- Chujo M.* Fauna Japonica. Erotylidae (Insecta: Coleoptera). — *Acad. Press Jap.*, 1969, p. 1–316.
- Hayashi N., Nakamura M.* Description on the immature stages of *Pseudotriphyllus rufitarsis* Reitt. and *Dacne picta* Crotch. (Mycetophagidae and Erotylidae, Col.). — *New Entomol.*, 1952, **2(3/4)**, p. 7–17.
- Hayashi N., Takenaka H.* Notes on the immature stages of *Encaustes praenobilis* Lew. (Coleoptera: Erotylidae). — *Micado Miscell. Entomol.*, 1965, **1(4)**, p. 35–39.
- Iablokoff-Khnzorian S.M.* Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) paléarctiques. — *Acta zool. cracov.*, 1975, **20(8)**, s.201–249.
- Nobuchi A.* Morphological and ecological notes of fungivorous insects. (II). On the larvae of Erotylid-beetles from Japan. — *Kontyû*, 1954, **22**, p. 1–6; 1955; **23**, p. 53–60.
- Roberts A.W., Rymer* On the taxonomy of Erotylidae (Coleoptera) with special reference to the morphological characters of the larvae. — *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 1939, **88**, p. 89–118; 1956, **110**, p. 245–285.
- Sen Gupta T., Crowson R.A.* A review of classification of the family Languriidae (Coleoptera. Clavicornia) and the place on Languriidae in the natural system of Clavicornia. — *Mem. Zool. Surv. India*, 1971, **15(2)**, p. 1–42.
- Westwood J.O.* An introduction to the modern classification of the insects, 1839, p. 1–158.

УДК 634.056:674.031.632.264.2.632.7

САКСАУЛ И ЕГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СО СТВОЛОВЫМИ ВРЕДИТЕЛЯМИ

Е.Л. ВАСЬКОВ

Растительные ассоциации древовидных саксаулов, слагающихся главным образом из саксаула черного (*Haloxylon aphyllum*, Minkw.) нередко называют "лесами пустыни". "Леса" эти весьма своеобразны и не только внешне. Имеется целый ряд особенностей, отличающих характер биоценологических связей, сложившихся в саксаульниках, от таковых в лесах умеренной зоны. Это относится и к взаимоотношениям саксаула с насекомыми, в частности с той группой их, которая развивается за счет древесных тканей.

В настоящее время известно около 30 видов различных насекомых, развивающихся в древесине саксаула. Более половины этих видов обитает в гнилой древесине ствола и корней, встречается относительно редко и связи их с саксаулом в значительной степени факультативны. К числу насекомых, наиболее тесно связанных с древесиной саксаула, относится лишь небольшая группа ксилофагов, личинки которых развиваются в живых растениях. Все они очень специфичны для саксаула и как его вредители уже описаны в литературе, что позволяет ограничиться лишь перечислением этих насекомых. Это — туркменский дровосек (*Turcmenigena varentzovi* Melg.), большой и корневой саксауловые древоточцы (*Holcocerus campicola* Ev. и *H. inspersus* Ch.), зеленая и кроновая саксауловые златки (*Sphenoptera rotanini* B. Jak. и *S. punctatissima* Rtt.). Личинки этих пяти видов ксилофагов постоянно встречаются на живых растениях как черного, так и белого саксаулов по всему их ареалу. Распространение прочих, отмечавшихся на саксауле разрушителей древесины, либо невелико, либо приурочено к гнилой древесине, либо еще мало изучено [Парфентьев, 1958; Нурмуратов, 1971; Костин, 1973; Каплин, 1979].

Известно, что на саксауле нет короедов. Не встречаются на нем и другие виды подкорových насекомых. Это принято объяснять тем, что у саксаула

просто нет настоящей коры, такой, какую мы привыкли видеть у деревьев умеренной зоны. Однако обнаруженный нами еще целый ряд особенностей заселения саксаула стволовыми насекомыми говорит о том, что условия формирования стволового энтомокомплекса саксаула определяются действием множества взаимосвязанных факторов, основными из которых следует считать гигротермический режим и химическую неоднородность древесины саксаула, а также морфо-физиологическое своеобразие саксаула как древесной породы [Васьков, 1978а, б].

Гигротермическим режимом древесины обусловлена такая особенность заселения саксаула ксилофагами, как предпочтение ими древесины корневых и прикорневых частей растения, которые характеризуются более стабильными температурами по сравнению с надземными частями ствола. Как показали наши исследования, весной суточная амплитуда колебаний температуры древесины ствола может достигать $27-28^{\circ}$, в то время как в корне она не превышает $2-3^{\circ}$. Ветви и ствол саксаула, как правило, бывают заселены лишь кроновой саксауловой златкой. Личинки других разрушителей древесины развиваются в корне или в утолщенной шейке корня. В тех случаях, когда личиночные ходы заходят в надземную часть ствола, они располагаются главным образом в его центральной, ядровой части. Кроновая златка также предпочитает ядровую часть древесины, заходя в заболонь только в случаях повышенной плотности поселения. Это довольно важный момент во взаимодействии саксаула и его стволовых вредителей, так как повреждение заболони приводит к появлению сухобочин, а в дальнейшем и к полному отмиранию ветви или части кроны. В свою очередь с гибелью физиологического аппарата нарушается гигротермический режим ствола, что в условиях аридного климата приводит к быстрому и практически полному иссушению древесины, сопровождающемуся сильным температурным воздействием на нее. Личинки златки, оставшиеся в этом случае в древесине, прекращают свое развитие и вскоре гибнут, т.е. налицо обратная связь, столь характерная для процессов регуляции численности насекомых. Для кроновой златки этот механизм регуляции численности является, по-видимому, основным, так как, во-первых, действие этого механизма опережает возможное влияние внутривидовой конкуренции, а межвидовая отсутствует. И, во-вторых, по нашим наблюдениям энтомофаги играют здесь малозаметную роль.

Заболонь, как уже говорилось, занимает важное место в системе терморегуляции ствола и вредителями не заселяется. Однако, помимо неблагоприятного температурного режима, одним из возможных факторов, определяющих отсутствие ксилофагов в заболони, может быть пищевая неполноценность ее древесины. Химический анализ показал, что наиболее существенное отличие древесины заболони от древесины заселяемых частей саксаула заключается в количестве веществ, экстрагируемых органическими растворителями (Васьков, 1978а). В заболони их в 2—3 раза меньше, и если учесть, что в состав этой группы веществ могут входить некоторые жирные кислоты, необходимые насекомым для синтеза жиров [Тыщенко, 1976], то вполне возможно, что отсутствие или недостаток их в заболони могут лимитировать развитие здесь личинок ксилофагов.

Известная устойчивость саксаула к деятельности разрушителей древесины в стволе может объясняться тем, что наносимые ими повреждения мало затрагивают живые ткани заболони ствола. Вредители древесины надземных частей саксаула, развиваясь преимущественно в центральных, утративших физиологическую активность частях ствола, имеют практически свободный доступ к ядру даже в момент заселения дерева. Этому способствует наличие дупел, незарастающих проростей, а также характерных для саксау-

ла полостей в развилках ветвей, где скапливается опад и задерживается влага, и которые являются наиболее вероятным местом проникновения стволовых гнилей. Отсюда же, как правило, начинаются ходы кроновой златки, минующей таким образом заболонь ствола.

Для ксилофагов, повреждающих корень и шейку корня, тоже характерно заселение живых растений. В случае же гибели саксаула корень перестает выполнять свои водопроводящие функции, древесина его быстро теряет влажность, меняется качественно, и хотя личинки, оставшиеся в таком корне, не погибают и успевают закончить свое развитие, в дальнейшем э́т корень заселяют уже другие виды беспозвоночных, которых по всем данным трудно отнести к вредителям саксаула.

В целом следует отметить высокую устойчивость саксаула к повреждениям корня. В основе этой устойчивости лежит "пластичность" его корневой системы. Составляя по некоторым данным до 90% от общей биомассы растения, корневая система саксаула даже в случае гибели главного корня сохраняет свою жизнеспособность за счет быстрого развития одного из придаточных корней. Поэтому чаще причиной гибели саксаула (при сильном повреждении ксилофагами его корня) является не усыхание, а ветровал.

Внешние признаки какого-либо ослабления, заболевания или даже заселения дерева ксилофагами выражены у саксаула очень слабо. Древесина, поврежденная грибами, довольно долго сохраняет свою структуру и внешне мало отличается от здоровой. В результате этого сложилось мнение, что стволовые вредители способны нападать на совершенно здоровые деревья и являются поэтому чуть ли не главной причиной гибели саксаула. Однако наши исследования показали, что, во-первых, гибель саксаула никогда не является условием, необходимым для развития его стволовых вредителей. И, во-вторых, наиболее благоприятные условия для распространения ксилофагов складываются в уже ослабленных саксаульниках. Причины такого первичного ослабления могут быть самыми различными, начиная с неблагоприятных условий местопроизрастания и перестойности некоторых саксаульников и кончая несовершенством организации и технологии заготовки древесины саксаула и бессистемным выпасом скота.

В этих условиях при необходимости проведения мероприятий по ограничению численности стволовых вредителей саксаула предпочтение следует отдавать профилактическим мероприятиям, так как истребительные меры борьбы будут малоэффективны из-за скрытого образа жизни вредителей, расстоянности их лёта и рассмотренной выше специфики взаимоотношений саксаула с его ксилофагами.

ЛИТЕРАТУРА

- Васьков Е.Л.* О пищевых потребностях насекомых-ксилофагов, развивающихся на черном саксауле (*Haloxylon arphyllum* Minkw.). — Биол. науки, 1978а. Рукопись деп. в ВИНТИ 04.09.78, № 2967—78 Деп.
- Васьков Е.Л.* Характер заселения ствола черного саксаула ксилофагами. — Пробл. освоения пустынь, 1978б, № 6, с. 79—82.
- Каплин В.Г.* Комплексы членистоногих животных (Arthropoda; Insecta, Isopoda), обитающих в древесине саксаулов в Восточных Каракумах. — Эн- томол. обозрение, 1979, 58, № 1, с. 24—38.
- Костин И.А.* Жучки дендрофаги Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1973.
- Нурмуратов Т.* Насекомые-вредители саксаула: Автореф. дис... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1971.
- Парфентьев В.Я.* Вредители саксаула в Южном Прибалхашье. — Труды НИИ защиты растений. Уральск, 1958, № 4, с. 129—141.
- Тыщенко В.П.* Основы физиологии насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. Ч. 1.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРИРОСТА ДУБОВОГО, ДУБОВО-СОСНОВОГО И БЕРЕЗОВОГО НАСАЖДЕНИЙ В РЕЗУЛЬТАТЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ НЕПАРНЫМ ШЕЛКОПРЯДОМ

Е.Н. ИЕРУСАЛИМОВ

Среди многочисленных проблем, связанных со вспышками массового размножения хвое-листогрызущих лесных насекомых, вопрос об изменении прироста поврежденных деревьев едва ли не первым привлек внимание исследователей. Надежное и точное определение степени изменения годичного прироста древесины на участке леса, поврежденного насекомыми, позволяет судить о размерах ущерба, принесенного ими лесному хозяйству, и сопоставить стоимость потерянной древесины с затратами на борьбу. Лесное хозяйство всегда испытывало существенную потребность в решении этой задачи, что вызвало появление большого количества работ на эту тему. Многие из них нашли свое отражение и обобщены в книгах А.И. Воронцова [1963], П.М. Рафеса [1968], Ф.Н. Семевского [1971], Х.М. Кальмана [Kulman, 1971]. Нельзя сказать, что задача, поставленная практическим лесоводством, полностью решена, ряд вопросов требует своего уточнения и статистического обоснования. Каждый случай повреждения крон насекомыми происходит в особых, присущих только ему, условиях, поэтому степень изменения прироста различна, кроме того, результаты этой оценки сильно зависят от применяемого метода. Поэтому необходимо дальнейшее накопление материала.

По-прежнему, наибольшие трудности вызывает определение или отыскание в природе того эталона, с которым можно сравнить прирост поврежденного дерева или лесного участка. Такого эталона, другими словами "ожидавшегося прироста", в природе нет, и его необходимо определить косвенным образом. Существующие наиболее приемлемые методы его оценки по приросту неповрежденных групп деревьев [Плешанов, 1972, Битвинкас, 1974] требуют значительных доработок, так как в основе их лежит представление о прямой пропорциональной зависимости между приростами исследуемого и контрольного участков, а это условие выполняется не всегда.

Очень мало внимания обращается на отдаленные последствия повреждения. Обычно дают характеристику изменения прироста в год повреждения, реже в следующий за ним, в то время как повреждение может сказываться на приросте в течение нескольких лет. Все еще мало известно о характере изменения прироста сопутствующих пород, повреждаемых и неповреждаемых. Основное внимание в статье обращено на эти вопросы.

Весной 1975 г. Вановская дача Ракшинского лесничества Серповского лесокombината была повреждена гусеницами непарного шелкопряда (*Operia dispar* L.). Особенно пострадали 30—35-летние культуры различного состава. Дуб, береза, ильм и липа, входившие в них, были полностью лишены листвы; сосна не повреждалась. Повреждение было однократным, так как популяция вредителя была почти полностью уничтожена паразитами, и на следующий год гусеницы встречались единично.

Листва дуба восстановилась сравнительно быстро. Если 20 июня листва практически отсутствовала, то к 9 июля новые листья достигли нормальных размеров. Они были полностью впоследствии поражены мучнистой росой. Значительно хуже восстанавливалась облиствленность березы. Вплоть до листопада кроны ее оставались ажурными, что говорило о неполном восстановлении листвы.

Осенью 1978 г. на заранее намеченных участках массива были взяты образцы прироста. Эти участки находились в непосредственной близости друг от друга, и деревья произрастали здесь в сходных условиях:

Участок	Состав	Возраст, лет	Полнота	Средний диаметр, см	Степень повреждения
1	10 Д	33	0,9	16	Полное
2	6С4 Д	33	1,0	19	Дуб — полное Сосна — не повреждалась
3	6С4 Д	33	1,0	19	Дуб — полное Сосна — не повреждалась
4	10 Б	34	0,8	15	Полное
5	10 С	25	1,0	17	Не повреждалась (контрольный)

Средняя высота насаждения была 14–16 м. В травяном покрове чистых дубовых и березовых культур преобладали злаки и разнотравье, но в более сомкнутых сосново-дубовых культурах произрастали типичные лесные дубравные виды: копытень, сныть, осока волосистая и др. Подлесок в основном представлен естественно растущей лещиной и введенными в культуры желтой акацией и жимолостью татарской. Сплошного яруса кустарники не образуют.

Одной из особенностей применяемой методики является то, что в качестве контрольного использован участок чистых культур сосны, произрастающий в непосредственной близости от поврежденных насаждений, т.е. породы, казалось бы, совершенно не схожей с поврежденными дубом и березой.

На каждом участке после предварительного пересчета было выбрано по 20 модельных деревьев каждой произрастающей на нем породы. На всех моделях при помощи бурава Пресслера взято по 2 образца (с противоположных сторон ствола на высоте 1,3 м). На этих образцах впоследствии была измерена ширина годичных слоев за 20 истекших лет, т.е. с 1959 по 1978 г. Измерения производились при помощи бинокулярного микроскопа МБС-2. Сумма годичных приростов по радиусу с двух сторон дерева давала прирост по диаметру. Эта величина послужила основой для дальнейших расчетов. Были вычислены средние величины годичного прироста для моделей, входящих в определенные ступени толщины (со средним диаметром 8, 12, 16 см и т.д.). На основании средних приростов по диаметру были вычислены приросты по площади поперечного сечения (ствола), так как они более тесно коррелируют с приростом по объему. Эти вычисления были выполнены по формуле:

$$\Delta S = \frac{\pi \cdot D \cdot \Delta d}{2} \text{ см}^2,$$

где ΔS — площадь поперечного сечения годичного прироста, D — средний диаметр для данного года, Δd — годичный прирост по диаметру для этого же года. На основании имеющихся пересчетов оказалось возможным вычислить приросты по площади сечения для любой части древостоя, а так же и для всего насаждения, попавшего в данный пересчет.

При нанесении на график (рис. 1) величин приростов по площади сечения по годам получается наглядная картина изменения прироста деревьев на избранных площадях. На рисунке видно, что в год повреждения (1975)

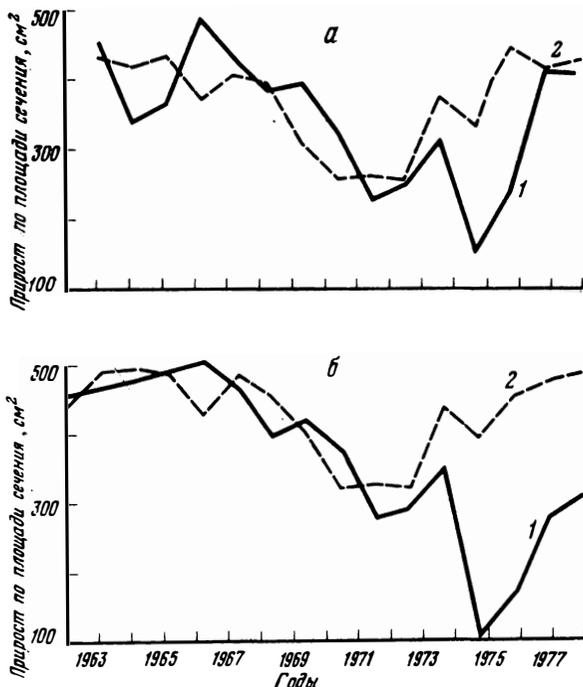


Рис. 1. Прирост по площади сечения дубового (а) и березового (б) насаждений с 1964 по 1978 годы. Год повреждения — 1975

1 — реальный прирост, 2 — вычисленный, ожидавшийся прирост

и в следующий за ним прирост дуба и березы (повреждавшихся пород) понижен. Но определить по нему степень изменения прироста как результат повреждения не представляется возможным, так как неизвестен прирост, который ожидался в 1975 и в 1976 годах, не будь массового размножения непарного шелкопряда. Обычно используется прирост участка, сходного по таксационным показателям, близко расположенного, но не поврежденного насекомыми. В данном случае пригодного дубового участка не оказалось и наиболее подходящим оказался (как указывалось выше) участок чистых сосновых культур 25 лет. Именно по нему был вычислен ожидавшийся прирост не только сосны, но дуба и березы, так как приросты этих пород изменялись по годам сходным образом. Это не означает совпадения величин приростов: между приростами сосны на участке 5 и приростами сосны, а так же и других пород на соседних участках была криволинейная зависимость, легче всего выражаемая в системе координат логистической или степенной кривыми (рис. 2). Не исключена и прямая зависимость. Рассчитав обычным методом криволинейную регрессию, можно решить и обратную задачу, построить кривую прироста повреждаемой породы по величинам прироста контрольного участка. Эта кривая не совпадает полностью с реальной, но будет в какой-то мере ей следовать. В годы повреждения она покажет величину, близкую к ожидавшемуся приросту. Опираясь на нее, можно оценить степень изменения прироста поврежденной породы в процентах от ожидавшегося прироста. Обычная статистическая обработка отклонений вычисленного прироста от реального в процентах за годы, предшествовавшие повреждению, позволяет оценить достоверность наблюдавшихся отклонений. Зависимости, которые изображены на рис. 2, имеют частный характер. По ним можно построить

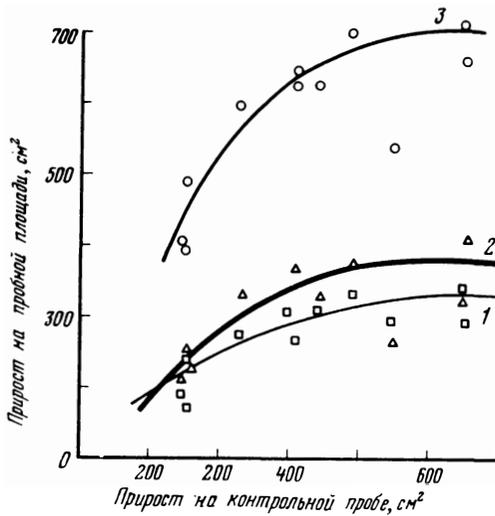


Рис. 2. Соотношение приростов пород сосново-дубового насаждения с приростом на контрольной пробе

1 — прирост сосны, 2 — прирост дуба, 3 — суммарный прирост

сравнительно короткий участок искомой кривой, по нашим данным не более чем за 10–15 лет. При таком количестве вариант для оценки достоверности необходимо было воспользоваться критерием Стьюдента [Бейли, 1964]. Все оценки произведены на 5%-ном уровне значимости (табл. 1).

В 1975–1977 гг. на этих же участках проводились наблюдения за физиологическими процессами поврежденного дуба. Оказалось, что дыхание стволов повреждавшихся деревьев было понижено, причем это наблюдалось как в год повреждения, так и в последующий. Как видно из табл. 1, в те же годы у дуба был и пониженный прирост. В 1975 г. он составил 42–47% от ожидавшегося, а в 1976 — 39–54%. В следующие два года прирост его восстановился, т.е. был близок к ожидаемому на всех участках, где произрастал дуб. Прирост березы упал до 27% от ожидавшегося, а в последующие годы увеличивался медленно и даже в 1978 г. не достиг нормального уровня.

Таблица 1

Изменение прироста различных пород, % от ожидаемого в насаждении, поврежденном непарным шелкопрядом

Участок	Порода	Изменение прироста по годам, % от ожидаемого				
		1964–1974	1975	1976	1977	1978
1	Дуб	100 : 12,7	47	54	100	97
2	Береза	100 : 7,4	27	36	57	65
3	Дуб	100 : 5,5	45	58	116	113
	Сосна	100 : 4,9	104	115	168	196
	Общий прирост	100 : 5,7	73	86	140	151
4	Дуб	100 : 7,0	42	39	102	100
	Сосна	100 : 8,2	113	104	150	192
	Общий прирост	100 : 4,3	72	69	120	142

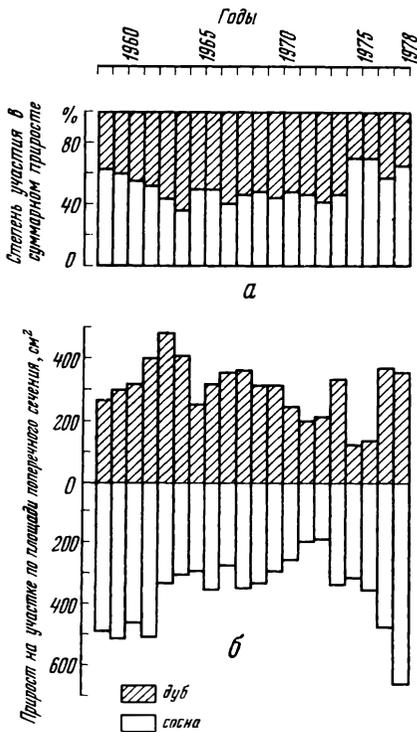


Рис. 3. Изменение состава прироста в сосново-дубовом насаждении за 20 лет
 а — относительные величины, б — абсолютные величины

Повреждение крон изменяет микроклиматическую обстановку под пологом и временно подавляет конкурентную способность пострадавшей породы. Неповрежденные по тем или иным причинам лиственные деревья, входящие в поврежденное насаждение, незамедлительно откликаются на это существенным увеличением прироста [Воронцов и др., 1967]. Естественно было ожидать, что и неповрежденная сосна в смешанных дубово-сосновых культурах увеличит свой прирост. Но ни в год повреждения, ни в следующий за ним, прирост существенно не изменился. На третий год прирост сосны по сравнению с ожидаемым увеличился на 50–68%, а на четвертый — почти в два раза. Такая задержка говорит, скорее всего о том, что в течение двух лет происходила перестройка фотосинтезирующего аппарата, которая и позволила сосне в дальнейшем увеличить свой при-

рост. Во всяком случае, соотношение приростов сосны и дуба резко изменилось с первого года повреждения. Это видно из диаграммы (рис. 3, а), показывающей изменения приростов по площади сечения у дуба и у сосны на одной из пробных площадей в относительных величинах (% суммарного прироста). Здесь видно, что с начала истекшего двадцатилетия доля сосны в суммарном приросте постепенно уменьшалась с 65% до 40–50%. В 1975 г. доля сосны увеличилась до 70% и в дальнейшем, если и снизилась, то не настолько, чтобы вернуться к прежнему отношению. На рис. 3, б, где приросты того же участка леса изображены столбиками, пропорциональными абсолютной величине прироста по площади сечения, хорошо заметно, что если в год повреждения и последующий сосна увеличила свое участие в приросте насаждения в основном за счет того, что уменьшилась абсолютная величина прироста дуба, то в дальнейшем величина прироста сосны продолжала возрастать. К 1978 г. прирост дуба (в абсолютных величинах) остался близким к среднему, а прирост сосны оказался наибольшим за 20 лет.

При благоприятном сочетании древесных пород избыточный прирост неповреждаемых деревьев может компенсировать потери прироста повреждаемых. Это и произошло на поврежденных участках сосново-дубовых культур. Здесь суммарный прирост хотя и понизился на 14–31% в год повреждения и следующий за ним, но на третий и четвертый он был выше ожидаемого (табл. 1) на 20–51%. В результате средний прирост за 4 года оказался на одной из пробных площадей равен среднему, а на другой даже выше на 12,5%.

Таким образом, потери прироста однопородного дубового насаждения после полного однократного повреждения оказались выше, чем обычно

предполагается. Так считалось, что такое повреждение вызывает потерю прироста до 30% [Воронцов, 1967]. Другие авторы [Kulman, 1971] считают, что дуб в таком случае теряет до 50% в год повреждения. Оказалось, что однократное повреждение может привести к потере 50% прироста в течение двух лет, т.е. годовичного прироста целиком. Значительно большими, чем обычно полагают, оказались и потери прироста березы, которая не смогла восстановить прирост в течение 4 лет.

С другой стороны, в смешанном древостое, какими были дубово-сосновые культуры, потери прироста дуба были компенсированы приростом сосны, но эта компенсация произошла на третий и четвертый годы после повреждения.

Даже не вызвав отмирание части древостоя, массовое размножение непарного шелкопряда создало предпосылки для изменения состава насаждения. Сосна получила преимущество перед дубом и использовала его, увеличив свой прирост. Сколько бы ни продлилось это последствие массового размножения, ясно, что длительность его значительно больше, чем время, которое ушло на уничтожение и восстановление листвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 1964.
- Битвинский Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоздат, 1974.
- Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. М.: Высш. школа, 1963.
- Воронцов А.И. Критерии для назначения химической борьбы в листовых насаждениях. — В кн.: Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1967.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолева Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе. — Журн. общ. биологии, 1967, 28, № 2, с. 172—186.
- Плешанов А.С. Влияние серой лиственной листовертки на прирост и плодоношение деревьев в очагах ее массового размножения. — В кн.: Анатомические, гистохимические и биохимические преобразования у листовые при повреждении ее насекомыми. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972.
- Рафес П.М. Роль и значение растительных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968.
- Семевский Ф.Н. Прогноз в защите леса. М.: Лесн. пром-сть, 1971.
- Kulman H.M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. — Ann. Rev. Entomol., 1971, 16, p. 289—316.

УДК 595.7.15

ЭКОЛОГИЯ КОРОТКОКРЫЛОГО ИТАЛЬЯНСКОГО ПРУСА (*Calliptamus italicus reductus* Rme.) (Orthoptera, Acrididae) НА ЮЖНОМ СКЛОНЕ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА

Е.Л. ФЕДОТОВА-СЕРЕДИНА

В 1930 г. Рамме [Ramme, 1930] описал новый подвид итальянского пруса — *Calliptamus italicus reductus* Rme. Были собраны 4 самки с Памира (Каратегинский хребет, Мукур-Тал) с высоты 2500 м. Данные экземпляры имели четкие морфологические отличия от основного подвида — *C. italicus italicus* (L.). Л.Л. Мищенко [1949, 1951] короткокрылый итальянский прус был отмечен для Гиссарской долины и Гиссарского хребта.

В 1963 г. выходит работа Джего [Jago, 1963], в которой *C. italicus reductus* сведен в синоним основного подвида. Однако в распоряжении автора был всего лишь 1 самец из Таджикистана, причем место сбора и высота не указаны. По М.В. Столярову [1971], четкая приуроченность признаков *C. italicus reductus* различных популяций из Таджикистана и сопредельных районов свидетельствует о его подвидовой специфичности.

Работая долгое время в Таджикистане (1970–1972, 1976, 1978–1981 гг.) и располагая большим серийным материалом, нам удалось проследить биологию короткокрылого итальянского пруса (как в природе, так и в садках) и изучить изменчивость морфологических признаков в зависимости от вертикального распределения. В результате собственных исследований и анализ литературных данных [Ramme, 1930 и др.; Мищенко, 1949, 1952, 1972; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Сејчан, 1969; Столяров, 1971; Айрпетянц, Черняховский, 1979] мы пришли к выводу, что подвид — *C. italicus reductus* вполне реален.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТА РАБОТЫ

Исследования проводились на территории Таджикской ССР в Гиссарском хребте и Гиссарской долине. Гиссарский хребет отходит от восточной части Зеравшанского хребта и на большей части своего протяжения имеет широтное направление, резко меняя его несколько западне истоков р. Шинг на юго-западное и образуя дугу, обращенную выпуклостью на северо-северо-запад. Внешняя сторона дуги образована коротким и крутым склоном хребта. Внутренняя же ее сторона представляет гораздо более длинный и пологий южный склон, обращенный в сторону Таджикской депрессии, в пределах которой в южном, юго-юго-западном и юго-западном направлениях отходят многочисленные отроги Гиссарского хребта.

Гиссарский хребет является водоразделом между бассейнами Зеравшана и Амударьи; крупные притоки последней — реки Кафирниган и Сурхандарья — начинаются на южном склоне этого хребта. Широкую долину Сурхандарьи и узкую долину Кафирнигана разделяет крупнейший из отрогов Гиссарского хребта — хребет Бабатаг (до 2286 м), простирающийся до Амударьи.

Средние участки упомянутых долин соединяет широкая межгорная впадина, расположенная между Гиссарским хребтом и северной оконечностью Бабатага, известная под названием Гиссарская долина. Плоское дно Гиссарской долины имеет длину 70 км, наибольшая ширина его 18 км.

Из наиболее известных перевалов через Гиссарский хребет нужно отметить перевал Анзоб (3376 м) на пути из долины Зеравшана в Душанбе. Перевал в целом ложится одинаково как по северному, так и по южному склону. У подножья южного склона протекает р. Зидды, а у северного — р. Ягноб [Мурзаев, 1958; Макеев, 1956; Герасимов, 1968; Гвоздецкий, 1952].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Маршрутные исследования и сборы проводились в следующих местах: окрестности Комсомольского озера, окраины поселков Лучоб и Кара-Боло, в Орджоникидзебаде, заповеднике "Ромит", в ущельях Такоб и Майхура, в урочище Квак, в ущелье Кондара, окрестностях кишлаков Зидды и Сиёкух, а также долины рек Варзоб, Зидды и Ягноб.

В местах сбора прежде всего определяли высоту над уровнем моря при помощи альтиметра, далее делали описание растительного покрова. Для этого отмечали наиболее часто встречающиеся; их обилие определялось по шкале Друде. Устанавливали проективное покрытие почвы в процентах, высоту растительного покрова. Описывался рельеф местности.

Измерение температуры тела насекомых проводилось полупроводниковым микротермометром (МТ-57М) на высоте 15 см от поверхности почвы, чтобы избежать влияния почвенного тепла. Насекомое отлавливали сачком,

брали за задние конечности пинцетом и к переднеспинке быстро прикладывали чувствительную головку термометра. Одновременно отмечали температуру воздуха (на высоте 15 см), поверхности почвы и относительную влажность приземного слоя воздуха.

Учет численности проводили за 1 час. С целью изучения миграций короткокрылого итальянского пруса использовался метод группового мечения и повторного вылова [Richards, Waloff, 1954; Southwood, 1966; Гусева и др. 1968].

Питание исследовалось по методике Сингха [Singh, 1961] и Сычева [1968].

Изучение изменчивости морфологических признаков в зависимости от вертикального распределения проводилось по методике, предложенной И.Г. Крицкой [1972] и Н.Ф. Литвиновой [1972]. Измерения проводились подбинокулярном МБС-1 (объектив № 1, окуляр 8) при помощи окуляр-микрометра. Данные всех показателей были обработаны методом вариационной статистики [Поморский, 1930; Плохинский, 1961, 1967].

Фенология исследовалась путем систематических наблюдений в природе и взятия количественных проб через каждые 4–5 дней, а также выводили личинок в садках. За спариванием наблюдали главным образом в садках и частично в поле. Для определения личиночных возрастов обычно пользовались следующей методикой. Только что отродившихся личинок короткокрылого итальянского пруса вылавливали и помещали (не более 5 экземпляров) в стеклянные банки емкостью 1 л, которые сверху обвязывались бинтом или марлей. Корм помещали в пробирки с водой, длиной не более 6 см, которые прикрепляли ко дну банки при помощи небольшого кусочка пластилина. В качестве корма использовали молодые побеги растений разных видов. Каждая личинка получала индивидуальную метку масляной ученической краской на переднеспинке. После линьки личинка вновь получала свою метку, а срок линьки заносился в журнал наблюдений. Всего было собрано и обработано в различных операциях более 1000 экземпляров короткокрылого итальянского пруса.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

С целью выяснения изменчивости некоторых морфологических признаков *C. italicus reductus* были измерены отдельные показатели у трех популяций данного подвида (табл. 1), собранных в Гиссарском хребте.

Морфологический анализ 8 признаков *C. italicus reductus* позволил обнаружить заметное уменьшение их величин по мере увеличения высоты. При сопоставлении этих данных можно видеть, что длина тела самцов варьирует от $17,5 \pm 0,21$ мм до $16,3 \pm 0,26$ мм. Небольшие изменения отмечены и для заднего бедра.

При анализе наиболее константного признака — длина переднеспинки также обнаруживается уменьшение с увеличением высоты. Длина переднеспинки колеблется от $3,8 \pm 0,04$ мм до $3,4 \pm 0,5$ мм. Особо следует указать на размеры надкрылий и крыла, так как они используются в качестве диагностического признака (табл. 1).

У самок тенденция изменения размеров с высотой прослеживается еще резче, так как у них все параметры длины тела больше, чем у самцов (табл. 1).

При сравнении полученных нами данных (табл. 1) с данными, приводимыми Джего [Jago, 1963] для основного подвида, видно, что особи из Гиссарского хребта имеют существенные морфологические отличия от

Таблица 1

Некоторые морфологические показатели короткокрылого итальянского пруса

Признак, мм	Самцы			Самки		
	Высота над уровнем моря, м					
	1100–1300	2000	2500–2800	1100–1300	2000	2500–2800
Длина тела	17,5±0,21	16,6±0,33	16,3±0,26	27,6±0,56	27,0±0,78	25,4±0,21
Длина перед- неспинки	3,8 ± 0,04	3,5 ± 0,04	3,4±0,05	6,5 ± 0,1	5,8 ± 0,08	5,3 ± 0,12
Длина надкры- лий	11,1±0,27	9,3 ± 0,26	9,0 ± 0,37	17,2±0,31	16,1±0,26	16,0±0,4
Длина крыла	9,9±0,14	8,9 ± 0,21	8,5 ± 0,14	15,9±0,33	14,5±0,23	14,1±0,4
Ширина над- крылий	2,8 ± 0,05	2,5 ± 0,05	2,3 ± 0,09	4,6 ± 0,08	3,8 ± 0,03	3,6 ± 0,09
Ширина кры- ла	5,3 ± 0,12	4,4 ± 0,15	4,4 ± 0,02	8,2 ± 0,18	6,9 ± 0,09	6,2 ± 0,19
Длина задне- го бедра	10,4±0,14	9,4 ± 0,13	8,7 ± 0,08	16,4±0,2	14,9±0,03	14,1±0,29
Ширина задне- го бедра	3,2 ± 0,05	2,8 ± 0,07	2,7 ± 0,09	4,9 ± 0,13	4,4 ± 0,05	4,2 ± 0,07

особей, собранных Джего. Длина тела у самцов – 21,09, у самок – 32,10 мм, длина надкрылий у самцов – 15,37 мм, у самок – 23,44 мм и длины заднего бедра у самцов – 11,50 мм, у самок – 17,65 мм. В целом особи, собранные Джего, намного крупнее особей из Гиссарского хребта.

СТАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

На южном склоне Гиссарского хребта короткокрылый итальянский прус встречается в долине, в горном и высокогорном поясах (600–2800 м), где занимает разнообразные стации. Результаты обследований показали, что *S.italicus reductus* является экологически пластичным видом.

Гиссарская долина (600–800 м над у.м.). Представляет возвышенную равнину, несколько понижающуюся к югу, пересеченную пятью реками, с несколькими маленькими озерами в центре. В ее восточной части протекает река Кафирниган с притоком Иляк; находящиеся в центральной части реки Душанбинка и Ханакто тоже впадают в Кафирниган; в западной части протекает Каратагдарья, принадлежащая уже к бассейну Сурхандарьи. С севера эта долина ограничена Гиссарским хребтом, с юга – горами Явантау, Ренгентау, Каршитау и отрогами хребта Бабатаг. Климатически она характеризуется очень высокими летними температурами (среднегодовая температура около +14,5°) и малым количеством осадков (рис.1,1). Почвенный покров образуют главным образом незасоленные суглинистые пустынно-степные светлосемя, подстилаемые галечником. Прибрежная зона Душанбинки и Ханакто почти на всем протяжении покрыта нагромождениями крупных валунов и галечника. Растительность практически отсутствует и лишь изредка встречаются песчаные островки, поросшие отдельными кустиками гигантского злака *Erianthus ravennae* (L.) P. Beauv. и тамарикса *Tamarix ramosissima* Ldb. Луговая растительность хорошо развита в низинах. Устья рек, большая часть берегов Кафирнигана (в пределах Гиссарской долины), берега озерков и многочисленных арыков заросли тростником *Phragmites communis* Trin., осоками *Carex* sp., а также луговыми злаками и в общем имеют гигрофитный и мезофитный характер. Части долины, не подвергшиеся орошению, заняты полупустынной растительностью. Наиболее обычной формацией здесь является эфемеровая,

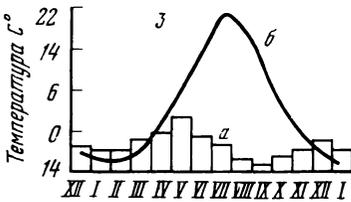
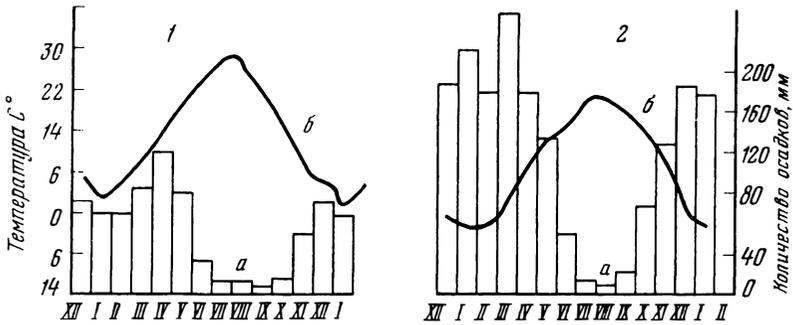


Рис. 1. Годовой ход температуры воздуха и месячной суммы осадков по станциям в ущелье реки Варзоб (Гиссарский хребет) [по: Флора и растительность..., 1971, с изменениями]
 1 — Душанбе — высота 822 м; 2 — Ходжа Оби-Гарм — 1807 м, 3 — Анзобский перевал — 3376 м
 Обозначения: а — осадки, мм; б — температура воздуха, °С

главными компонентами которой нужно считать *Poa bulbosa* L. и *Carex pachystylis* Gay [Мищенко, 1949].

В Гиссарской долине нами были обследованы три экологических типа станций: гигрофитный, мезофитный и ксерофитный.

Г и г р о ф и т н ы е с т а ц и и. Участки вдоль арыков, заросших главным образом *Phragmites communis* Trin., *Glycyrrhiza glabra* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. и т.д. Высота растительного покрова в среднем около 70 см. Степень покрытия почвы достигает 85%. Короткокрылый итальянский прус здесь крайне редок, в среднем за час сбора — 4–7 экземпляров.

Мезофитные станции. Обследования проводились в основном на злаковых лугах и посевах люцерны. Растительный покров складывается из *Medicago falcata* J., *Cynodon dactylon* (L.) Beauv., *Bromus inermis* Leys. и другой сорной растительности. Высота растительного покрова от 30 до 45 см, проективное покрытие 70–80%. Короткокрылый итальянский прус здесь наиболее многочислен и местами образует скопления. За один сбор за час в среднем отлавливалось до 47–50 экземпляров.

Ксерофитные станции. Запущенные пашни. Растительный покров редкий, высота растений колеблется от 20 до 80 см. Доминируют *Cynodon dactylon* (L.) Beauv., *Poa bulbosa* L., *Artemisia maritima* L., разные виды *Festuca* и *Stipa*. Короткокрылый итальянский прус здесь также многочислен и образует скопления. В среднем за один час сбора — 50–60 экземпляров.

Горный пояс (1000–2000 м). Исследования проводились в основном в ущелье Кондара (30 км севернее Душанбе) и частично в ущельях Такоб и Майхура. В ущелье протекает небольшая речка Кондара, которая является правобережным притоком р. Варзоб и впадает в нее на высоте около 1100 м. Ущелье, образованное Кондарой, имеет в длину несколько километров при средней ширине около 2 км и простирается с запада на восток. В результате такого направления ущелья хребты, ограничивающие реку, обращены к ней или северным (правобережным) или южным (лево-

бережным) склонами. Склоны хребтов то пологи, мелкоземистые и местами распаханы, то очень круты и скалисты. Хребты то поднимаются над уровнем Кондары до 1000 м, то опускаются до 200 м.

Основная часть территории ущелья Кондара лежит в поясе древесно-кустарниковой растительности, которая на южных склонах Гиссарского хребта начинается от 1000 до 2000 м и исчезает на высотах около 2500 м. В этом поясе Гиссарского хребта реализуется самое большое количество осадков — свыше 1000 мм в год (рис. 1, 2).

В данном поясе также были обследованы гигрофитные, мезофитные и ксерофитные станции. *C.italicus reductus* обитает в самых разнообразных условиях, однако предпочитает лугово-степные запущенные пашни и посе- вы люцерны и клевера. Густота растительного покрова колеблется от 15 до 70%, а высота травостоя от 20 до 90 см. Растительный покров в основном складывается из *Elytrigia repens* (L.) Nevsk., *Stipa* sp., *Artemisia maritima* L., *Carex pachystylis* Gay, *Poa bulbosa* L., *Trifolium* sp., *Echinophorum echinophorum* Pall., *Medicago falcata* L., *Trifolium pratense* L. и *T.repens* L. Короткокрылый итальянский прус здесь встречается часто, но массовых скоплений не образует. В среднем за час сбора отлавливали 40—45 экземпляров.

Высокогорный пояс (2000—2800 м). Обследования проводились в долинах рек Зидды и Ягноб (2000 м) и вверх по Анзобскому перевалу в ущелье Сиекух (2500—2800 м). Климатические условия высокогорного пояса Гиссарского хребта типичны для высокогорья Западного Памиро-Алая. Здесь продолжительная зима (октябрь—май), когда выпадает осадков до 80% от общего количества, преобладают низкие температуры (рис.1, 3), имеется краткая летняя засуха, сокращающая период активной вегетации растений до 2—3 месяцев. Среднегодовая сумма осадков составляет 427,6 мм. На почве в течение всего лета отмечаются частые заморозки [Калеткина, 1966].

Растительный покров в высокогорном поясе характеризуется большой мозаичностью и флористическим богатством. Характерна слабая отграниченность фитоценозов друг от друга и наличие самых разнообразных переходов.

В долинах рек Зидды и Ягноб *C.italicus reductus* также обитает в самых разнообразных стадиях. Его можно было встретить на заливных болотно-злаковых лугах вдоль берегов рек; на окраинах табачных и картофельных полей, поросших сорной растительностью (*Cichorium intybus* L., *Taraxacum* sp., *Plantago major* L., *P.lanceolata* L., *Prangos pabularia* Lindl., *Rumex confertus* Willd. и др.); на влажном песке с отдельными крупными валунами и галькой, где растительный покров сильно разрежен. Здесь короткокрылый итальянский прус является доминирующим видом, но никогда не образует массовых скоплений, за 1 час сбора отлавливали от 30 до 40 экземпляров.

В ущелье Сиекух данный подвид отмечен только на песчаных участках с разреженной растительностью. Высота травостоя от 30 до 50 см, проективное покрытие 25%. Приурочен к более сухим участкам, где основу травостоя составляют *Cichorium intybus* L., *Barbarea arcuata* (Opiz) Reichb., *Phleum paniculatum* Huds., *Hordeum bulbosum* L., *Plantago major* L., *Sonchus* sp. и др.) Итальянский короткокрылый прус встречается часто, в среднем за 1 час сбора — 20—25 экземпляров.

Из сказанного видно, что этот подвид обладает большой экологической пластичностью и обитает в самых разнообразных стадиях. Но по мере поднятия в горы меняется численность вида и высоко в горах *C.italicus reductus* не образует массовых скоплений.

ПИТАНИЕ

Как показали наблюдения и опыты, спектр кормовых растений короткокрылатого итальянского пруса чрезвычайно широк, что возможно и способствует его широкому расселению. Степень предпочитаемости для каж-

Таблица 2

Состав кормовых растений короткокрылого итальянского пруса и степень их предпочитаемости

Семейство	Виды растений	Степень предпочитаемости
Gramineae	<i>Phleum paniculatum</i> Huds.	55
	<i>Alopecurus seravschanicus</i> Ovcz.	10
	<i>Poa bulbosa</i> L.	9
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	25
	<i>Festuca sulcata</i> Hack.	7
	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	5
	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv.	*
	<i>Stipa capillata</i> L.	0
	<i>Zerna inermis</i> (Leyss.) Lindm.	11
	<i>Hordeum bulbosum</i> L.	43
Cyperaceae	<i>Carex pachystylis</i> Gay	0
Polygonaceae	<i>Rumex confertus</i> Willd.	*
	<i>R. crispus</i> L.	*
	<i>Polygonum aviculare</i> L.	*
Caryophyllaceae	<i>Silene baldshuanica</i> B. Fedtsch.	60
Ranunculaceae	<i>Ranunculus arvensis</i> L.	0
	<i>R. turkestanicus</i> Franch.	0
Cruciferae	<i>Draba Olgae</i> Rgl. et Schmalh.	*
Rosaceae	<i>Chorispora macropoda</i> Trautv.	*
	<i>Potentilla grisea</i> Jus.	*
	<i>P. transcaspia</i> Th. Wolf.	*
Geraniaceae	<i>Rosa kokanica</i> Rgl.	73
	<i>Geranium saxatile</i> Kar. et Kir.	21
Leguminosae	<i>Medicago sativa</i> L.	97
	<i>Trifolium repens</i> L.	98
	<i>T. pratense</i> L.	90
	<i>Astragalus macropodium</i> Lipsky	0
	<i>Onobrychis echidna</i> Lipsky	0
	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Desr.	67
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia falcata</i> L.	0
Umbelliferae	<i>Prangos pabularia</i> Lindl.	0
	<i>Ferula kokanica</i> Rgl. et Schmalh.	0
Scrophulariaceae	<i>Veronica arvensis</i> L.	0
	<i>Pedicularis pycnantha</i> Boiss	0
	<i>Plantago major</i> L.	63
Plantaginaceae	<i>P. lanceolata</i> L.	74
	<i>Erigeron cabulicus</i> (Boiss.) Botsch.	0
Compositae	<i>Inula rhizocephala</i> Schrenk.	84
	<i>Achillea trichophylla</i> Schrenk.	80
	<i>Ligularia Thomsonii</i> (Clarke) Pojark.	0
	<i>Cousinia Franchetii</i> C. Winkl.	0
	<i>Cichorium intybus</i> L.	100
	<i>Taraxacum montanum</i> (C.A.M.) DC.	0
	<i>Crepis oreades</i> Schrenk.	75
	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	60
	<i>Sonchus palustris</i> L.	49

* — Пробуется только голодными особями.

дого из растений определялась выражением в процентах числа особей, питавшихся на нем, от числа особей, питавшихся на стандартном растении. За стандартное растение был принят цикорий (*Cichorium intybus* L.) и степень его предпочтительности бралась нами за 100%.

Из табл. 2 видно, что к группе сильно поедаемых растений относятся цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*) — 100%, люцерна (*Medicago sativa*) — 97%, клевер луговой и ползучий (*Trifolium repens* и *T. pratense*) — 98% и 90%, девясил корнеглавый (*Inula rhizocephala*) — 84% и тысячелистник (*Achillea trichophylla*) — 80%. В категорию умеренно поедаемых растений, степень предпочтительности которых составляет 70 и 50%, попадают: скерда (*Crepis oreades*), подорожник ланцетовидный (*Plantago lanceolata*), молодые побеги и листочки шиповника (*Rosa kokanica*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*), полынь-эстрагон (*Artemisia dracunculoides*) и др. К растениям, плохо поедаемым, степень предпочтительности которых от 0% до 20%, относятся мятлик, костер, овсяница, щавели, лютики и другие. Несмотря на то, что *C. italicus reductus* способен поедать множество видов растений из различных семейств, наибольшее значение для него имеют сложноцветные и бобовые. При этом охотно поедаются как сухие части растений, так и более сочные органы (цветы, плоды, молодые побеги).

Таким образом, из 46 видов растений, используемых в опыте, охотно поедались 9 видов (19,6%) и умеренно — 7 (15,2%) от общего числа видов.

ПОВЕДЕНИЕ И МИГРАЦИИ

Суточное поведение личинок и имаго короткокрылого итальянского пруса тесно связано с температурой и влажностью воздуха, солнечной радиацией, микрорельефом, растительностью и возрастом насекомого.

Личинки младших возрастов (I, II, III) бывают еще мелкими, но растительный покров развит хорошо. Поэтому насекомые большую часть дневного времени проводят на поверхности почвы у основания растений и в момент максимального прогрева воздуха и почвы им достаточно спря-

Таблица 3

Зависимость температуры тела короткокрылого итальянского пруса от микроклимата окружающей среды

Часы	Температура поверхности почвы, °C	Температура воздуха на высоте 15 см, °C	Относительная влажность воздуха на высоте 15 см, %	Температура тела, °C	
				Самцы	Самки
10	25,0	18,5	40	19,2	19,9
11	33,0	22,0	35	22,7	23,4
12	42,5	30,0	27	25,6	26,6
13	57,5	32,0	30	27,0	27,5
14	50,5	30,5	30	27,0	27,3
15	49,0	27,5	28	24,7	25,2
16	40,5	25,0	25	23,0	23,4
17	40,6	20,0	25	20,2	20,9
18	35,5	19,5	33	19,4	20,0
19	21,5	15,0	40	19,2	19,6
20	18,0	14,0	47	19,0	19,5

Примечание: в пределах наблюдений скорость ветра не превышала 7–10 м/сек

таться в тени растения или под небольшим камешком. Когда же в природе появляются личинки IV, V возрастов и имаго, растительность сильно выгорает, дневные температуры увеличиваются и насекомые вынуждены искать других укрытий. Так в 13 ч дня поверхность почвы прогревается до $57,5^{\circ}$, температура воздуха достигает 32° , а температура тела насекомого $27-27,5^{\circ}$ (табл. 3). В это время насекомые стараются забраться на более высокие кустики растений (полынь, цикорий, молодые кустики шивовника), а в качестве укрытий использовать трещины на почве, норы и более крупные камни. Нами отмечались дневные миграции. Причины дневных миграций Е.М. Шумаков [1940] объясняет стремлением насекомых уйти от перегрева в данной стадии в места с оптимальной температурой. Нами в основном отмечались вертикальные и незначительные горизонтальные миграции.

Наблюдения в природе и опыты с массовым групповым мечением показали, что короткокрылый итальянский прус ведет оседлый образ жизни. В пределах занимаемых биотопов он совершает ограниченные перемещения, в основном от мест отрождения личинок на прилегающие участки с более плотной и высокой растительностью, в места понижений в рельефе, к родникам и арыкам, к садам и посевам.

C.italicus reductus будучи потревожен легко взлетает и перелетает на 5–15 м. Поэтому в жаркое время дня его ловить очень трудно. Опустившись на стебель травы, он сразу же спускается на почву, передвигается по ней, опять взлетает и так до тех пор, пока не найдет надежного убежища.

Личинки и взрослые особи данного подвида в утренние часы охотно греются на поверхности почвы, освещаемой солнцем, или на камнях. В это время они малоподвижны и лишь изредка расправляют крылья и тут же их складывают.

ФЕНОЛОГИЯ

Обитание короткокрылого итальянского пруса в разнообразных условиях обусловило значительные различия в фенологии его отдельных популяций.

Горная популяция данного подвида (табл. 4) является раннелетней, личинки появляются в конце мая, а имаго — в начале июля, и в середине сентября они уже полностью исчезают. В высокогорном поясе данный подвид становится позднелетним, личинки появляются в середине июня, а имаго — в конце июля.

Такое смещение сроков развития *C.italicus reductus* позволяет ему наиболее полно использовать возможности короткого вегетационного периода в горных условиях и способствует его широкому расселению.

При благоприятных условиях погоды, когда почва прогревается до $35-40^{\circ}$, отрождение личинок идет дружно и заканчивается в 8–10 дней. Личинки имеют пять возрастов; развитие длится 45–56 дней. Разумеется, точные сроки зависят от режима погоды. Через 7–8 дней после окрыления начинается спаривание.

Число овариолей у самок обычно равно 26 (13 левых и 13 правых). Длина яиц 1-го порядка колеблется от 4 до 4,8 мм, ширина — от 1,2 до 1,5 мм.

Особь, созревшие для откладки яиц, начинают быстро передвигаться по субстрату, ощупывая почву концом брюшка, периодически делая попытку углубить его в почву. К откладке кубышек самки, как правило, приступают в дневное время.

Таким образом, в условиях Гиссарского хребта данный период встречается в долинах, горном и предгорном поясах от 600 до 2800 м, где оби-

Таблица 4

Фенология итальянского короткокрылого пруса в Гиссарском хребте

Район	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
	I II III	I II III	I II III	I III	I II III
Кондара (1100—2000 м над у. м.)				
Сиекух (2500—2800 м над у. м.)	_____				
<i>Примечание:</i> I, II, III — декады; — личинки; _____ — имаго					

тает в самых разнообразных условиях. Имеет смешанный тип питания; основными кормовыми растениями его являются: *Cichorium intybus* L., *Medicago sativa* L., *Trifolium repens* L. и *T. pratense* L., *Inula rhizosephala* Schrenk., *Achillea trichophylla* Schrenk. Суточное поведение личинок и имаго сходно; они могут совершать вертикальные и незначительные горизонтальные миграции. Весь вегетационный период имаго и личинки проводят близ мест отрождения. Обитание в разных высотных поясах привело к тому, что горная популяция является раннелетней, а высокогорная — позднелетней. Личинки имеют пять возрастов и развитие длится 45—56 дней.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетянц И.А., Черняховский М.Е. Видовой состав и экологическое распределение ортоптеридных насекомых заповедника "Ромит". — Биол. науки, 1979, 11, с. 58—64.
- Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. — В кн.: Определитель по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, I, II.
- Гвоздецкий Н.А. Орографическая схема высокогорных областей Средней Азии. — В кн.: Победенные вершины, год 1951. М., 1952.
- Гвоздецкий Н.А. О географическом понятии "Памиро-Алтай" и расчленении гор Средней Азии на горные системы. — В кн.: Вопросы физической географии СССР. М.: Изд-во МГУ, 1959, с. 138—142.
- Герасимов И.П. Средняя Азия. М.: Наука, 1968.
- Гусева В.С., Крицкая И.Г., Литвинова Н.Ф., Сычев М.М. Методика зоологических исследований. — Зоол. журн., 1968, 47, 9, с. 1403—1406.
- Калеткина Н.Г. Фитоценологическая характеристика летних пастбищ Гиссарского высокогорья в районе Анзобского перевала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1966.
- Крицкая И.Г. Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация усатого конька *Chorthippus macrocerus* (F.-W.) (Orthoptera, Acrididae). — Энтомол. обозрение, 1972, 51, 2, с. 254—265.
- Литвинова Н.Ф. Закономерности географической изменчивости морфологических признаков в роде *Euchorthippus* Tarb. (Orthoptera, Acrididae). — Зоол. журн., 1972, 51, 6, с. 821—829.
- Макеев П.С. Природные зоны и ландшафты. М.: Географгиз, 1956.
- Мищенко Л.Л. Кожистокрылые (Dermaptera), таракановые (Blattodea), богомолы (Mantodea), привиденьевые (Phasmatodea) и прыгающие прямокрылые Saltatoria (Orthoptera s. str.) Гиссарской долины (Таджикская ССР). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1949, 8, с. 735—749.
- Мищенко Л.Л. К фауне ухверток, тараканов, богомол, палочников и прямокрылых южного склона Гиссарского хребта. — В кн.: Ущелье Кондара. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1951, с. 198—205.
- Мищенко Л.Л. Насекомые прямокрылые. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. (Фауна СССР. Саранчовые (Catantopidae) Т. 4. Вып. 2. Новая сер., № 54).

- Мищенко Л.Л. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — прямокрылые (прыгающие прямокрылые). — В кн.: Насекомые и клещи вредители сельскохозяйственных культур. Л.: Наука, 1972, т. 1, с. 16—115.
- Мурзаев Э.М. Средняя Азия. М.: Изд-во АН СССР, 1958.
- Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
- Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1967.
- Поморский Ю.П. Вариационная статистика. Л., 1930.
- Столяров М.В. Саранчовые трибы Calliptaminae (Orthoptera: Catantopinae) в Афганистане. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1971, 6, с. 16—22.
- Сычев М.М. Экология конька закавказского *Euchorthippus transcaucasicus* Tarb. (Orthoptera, Acridoidea) в Западном Копетдаге. — Энтомологическое обозрение, 1968, 47, № 4, с. 757—766. Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971.
- Шумаков Е.М. Причины стадности у саранчовых — Докл. ААСХНИЛ, 1940, вып. 21, с. 14.
- Sejchan A. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Acridoidea, Orth. — Acta Mus. Morav., 1969, 54, p. 229—276.
- Jago N.D. A revision of the genus *Calliptamus* Serville (Orthoptera: Acrididae). — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomol., 1963, 13, N 9, p. 289—350.
- Ramme W. Dermaptera und Orthoptera. Entomologische Ergebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir Expedition, 1928 (I). — Mitt. zool. Mus. Berlin, 1930, 16, N 2, S. 209—214.
- Richards O.W., Waloff N. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. — Anti-Locust Bull., 1954, 17, S. 1—182.
- Singh A. The food preference of *Chrotogonus trachypterus* (Blanchard) (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). — Proc. Roy. Entomol. Soc. London A, 1961, 36, N 1/3, p. 1—4.
- Southwood N.R.E. Ecological methods with particular reference to the study of insect population. L., 1966.

УДК 595.7.15

**МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
САРАНЧОВОГО *SAXETANIA CULTRICOLLIS* (Sauss.)
(Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae)**

М.Е. ЧЕРНЯХОВСКИЙ

Около ста лет назад Г. Соссюр [Saussure H., 1887] впервые описал вид *Saxetania cultricollis* (Sauss.), отнеся его к роду *Tropidauchen* Sauss. Однако Л.Л. Мищенко [1951], проведя ревизию этого рода, выделил из него род *Saxetania* Mistsh., куда и вошел интересующий нас вид. Сведения о *S. cultricollis* имеются в работах Г.Г. Якобсона, В.А. Бианки [1905], Н.Н. Аделунга [Adelung, 1910], Б.П. Уварова [1927], Л. Морица [1928], Г.Я. Бей-Биенко, Л.Л. Мищенко [1951], Мирзаяна [Mirzajan, 1959], Е.М. Шумакова [1963] и Ф.Н. Правдина [1978]. В этих работах авторы дают в основном морфологическое описание, экология же вида до настоящего времени не выяснена.

Изучаемый вид имеет среднеазиатское происхождение, его ареал охватывает Советскую и Иранскую части Копетдага, а также, возможно, хребты Гиссарский и Кугитанг в южном Узбекистане [Шумаков, 1963]. По жизненной форме *S. cultricollis* относится к петробонтам, обитателям каменисто-щебнистого субстрата, имеющим мощное тело с сильно оскультуренными покровами и окраской под цвет субстрата. Характеристика данной жизненной формы саранчовых приведена в работе М.Е. Черняховского [1970].

Сбор материала и наблюдения проводились в Западном Копетдаге с 1966 по 1968 и с 1970 по 1971 г., в работе также были использованы сборы Ф.Н. Правдина, сделанные им в 1964 г. Исследователем были охвачены долина р. Сумбар в районе поселков Кара-Кала, Ай-Дере, Кайне-Касыр; Сянт-Хасардагская горная гряда с вершинами Сянт и Хасардаг; плато Кара-Нухур и урочища Ал-Мали и Уч-Кую в районе пос. Нухур; ущелье

Ай-Дере. Всего было собрано и обработано около 400 экземпляров взрослых насекомых и более 200 личинок.

Местами обитания этого вида являются полынные глинистые и щебнистые пустыни с эфемерами, геоботаническое описание которых для данного района имеется у И.А. Линчевского [1935], а также каменисто-щебнистые участки с разнотравьем, к которому на высотах более 1600 м над у.м. добавляется элемент колючетравия. Проективное покрытие во всех растительных ассоциациях не превышает 70%, а высота травостоя не более 40–50 см.

В результате проведенных исследований были выявлены личиночные стадии, установлен характер питания, суточная активность, характер передвижения и нахождение полов, собраны и описаны кубышки, проведен морфологический анализ ряда признаков. Часть этого материала была уже нами опубликована ранее [Черняховский, 1968а, 1968б, 1970].

В процессе работы были изучены следующие морфологические признаки насекомого: длина тела и длина задних голеней, индекс заднего бедра (отношение его наибольшей длины к наибольшей ширине, число шипиков на задних голених по наружному и внутреннему ряду, длина усиков и количество члеников составляющих их, длина гребня переднеспинки, длина переднеспинки, высота гребня и высота переднеспинки (рис. 1).

Из других признаков изучались форма переднегрудного выступа, форма переднего края среднегруды, форма промежутка среднегруды между лопастями, форма срединного кия двух первых брюшных тергитов, число шипиков на верхнем киле заднего бедра, форма темени, окраска задних голеней, число и форма лучей позади глаза, характер бугорков на теле, форма нижнего кия задних бедер.

Из табл. 1 видно, что пол у личинок *S. cultricollis* легко различается уже со II возраста. Возрастов у самцов 5, тогда как у самок 6. Другие морфологические признаки и их показатели представлены в табл. 2 и на рис. 2, 3 и 4.

Прежде всего необходимо отметить значительное колебание многих морфологических признаков. Так, длина тела у самцов 24–32, у самок 45–56 мм, но отдельные особи среди самцов достигают 37 мм, а среди самок 60 мм. Соответственно длине тела меняется и индекс заднего бедра, длина задних голеней, длина и высота гребня переднеспинки, длина и высота самой переднеспинки — эти признаки сопряжены друг с другом. Очень резко варьирует число шипиков на верхнем киле заднего бедра (табл. 2).

Некоторые признаки относительно постоянны — это число шипиков на задних голених, число члеников усиков, количество лучей позади глаз. Однако единичные экземпляры как среди самцов, так и среди самок имеют иногда дополнительный четвертый луч с какой-либо стороны, иногда слабо выражен нижний луч, часто встречаются экземпляры, у которых срединный луч или укорочен, или представлен рядом бугорков.

Окраска внутренней поверхности задних голеней, у всех обследованных экземпляров темно-синяя (табл. 2).

Остановимся на ряде признаков, имеющих наибольшие колебания. Так, форма переднегрудного выступа при относительно постоянном размере его очень различна — от трехзубчатого (с двумя выемками на вершине) до совершенно прямого без каких-либо углублений (рис. 2). У единичных экземпляров по всей длине этого выступа по его середине проходит киль. У основной массы особей форма переднегрудного выступа с одной выемкой на вершине, но форма зубцов очень различна — от острой до округлой. Количество особей, имеющих прямой край переднегрудного выступа среди

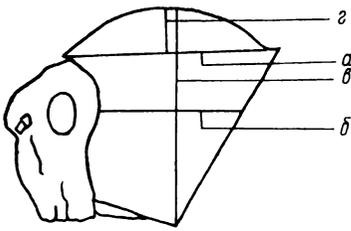


Рис. 1. Признаки переднеспинки

a — длина гребня, кратчайшее расстояние между его крайними точками, *b* — длина переднеспинки на уровне середины глаза, *a'* — высота переднеспинки — расстояние от нижнего заднего ее угла до верхней точки гребня, *b'* — высота гребня — наибольшее расстояние от линии длины гребня до самой верхней его точки

Рис. 2. Формы переднегрудного выступа

a — самки, *b* — самцы

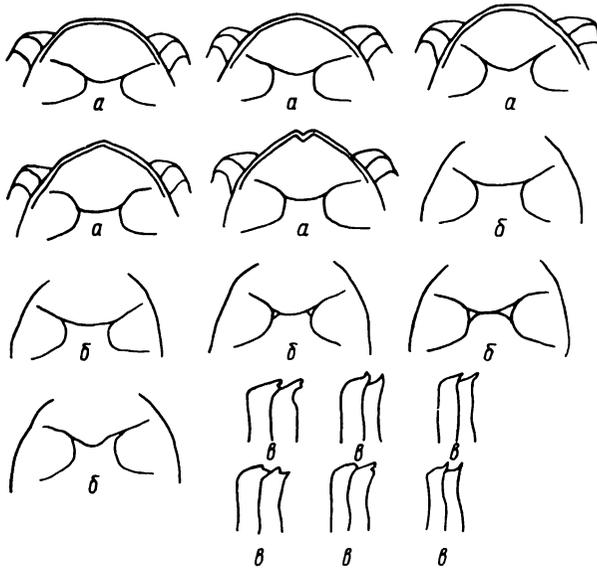


Рис. 3. Морфологические признаки груди и брюшных тергитов

a — форма переднего края среднегруди, *b* — форма промежутка среднегрудными лопастями, *в* — форма срединного кия двух первых брюшных тергитов

самцов, составляет около 8%, тогда как у самок не более 5%. Число особей, у которых переднегрудный выступ имеет три зубца на вершине, как среди самцов, так и среди самок составляет примерно 3–5%.

Передний край среднегруди (рис. 3, *a*) также сильно варьирует, от округло-выдающегося до угловидного, причем у самок он большей частью округлый, тогда как среди самцов около 30% особей с угловидным краем среднегруди. Встречаются единичные экземпляры с угловидным и на вершине выямчатым передним краем среднегруди. Ширина промежутка между лопастями почти равна наибольшей ширине среднегрудной лопасти или меньше ее (рис. 3, *b*). Форма срединного кия первых двух брюшных тергитов также очень изменчива, от острого однозубчатого до притупленного двухзубчатого (рис. 3, *в*).

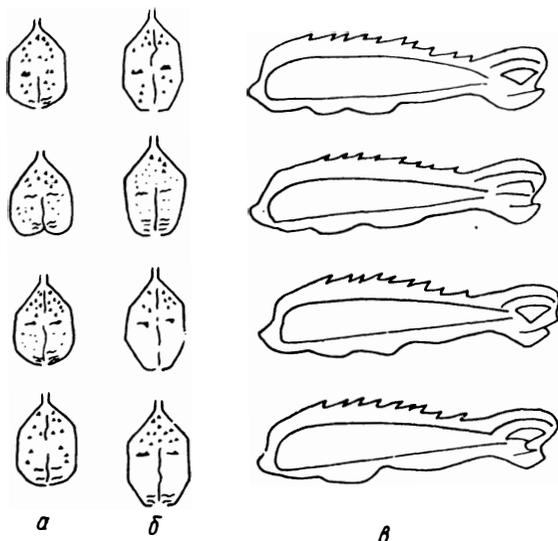


Рис. 4. Формы темени и заднего бедра

а — форма темени у самок, *б* — форма темени у самцов, *в* — форма нижнего края заднего бедра

Таблица 1

Морфологические показатели личинок и имаго

Показатель	Возраст				
	I	II		III	
		♂+♀	♂	♀	♂
Длина тела, мм	6,5–9,2	10,5–12	11–15	15–16,4	16,2–18,5
Длина заднего бедра, мм	3,5–3,9	4,5–4,7	5,4–6	6,4–7,1	7,3–8,5
Ширина заднего бедра, мм	1,5–1,6	1,8–1,9	2,1–2,4	2,6–2,8	3–3,4
Длина задней голени, мм	3,1–3,7	4,2–4,3	5–5,4	5,4–6,4	5,9–6,9
Число шипиков на задней голени					
наружный ряд	8–9	10	10	10	10
внутренний ряд	9–10	9	9–10	9–10	9–10
Длина усиков, мм	1,9–2,5	2,5–2,6	2,3–3	3,5–3,6	3,1–3,5
Число члеников усиков	6–7	8	8–9	9–10	9–10
Длина гребня переднеспинки, мм	2,4–2,7	3,7–3,8	3,4–3,6	4,7–5,6	5,6–5,9
Длина переднеспинки, мм	1,7–1,8	2,4–2,5	2,6–3	3,2–3,6	3,4–3,6
Высота переднеспинки, мм	2,7–3,2	3,8–4	3,8–5,6	5,2–5,6	5,7–6,4

Темя у обоих полов сильно вдавленное, со слабым срединным килем, обычно хорошо выраженным в задней части. Посередине темени имеются крупные бугорки или слабые валики, у отдельных особей они вместе с килем создают подобие крестообразного рисунка. Форма темени не строго постоянна, у самцов более вытянута — индекс темени (отношение его ширины к длине) равен 2/3, всегда хорошо обозначены передние и задние углы. Темя у самок более широкое, задние углы его большей частью сглажены, передние углы выражены отчетливо, однако имеются экземпляры с округлым, без углов, теменем (рис. 4, а, б).

Нижний край заднего бедра слабо волнистый, обычно он с тремя выемками, но встречаются особи, у которых выемок только две и одна из них резко треугольной формы (рис. 4, в).

Массовое отрождение личинок в подгорной части происходит в конце октября — начале ноября, а развитие имаго растянуто до апреля, спаривание и откладка яиц происходит в мае, а к началу июня большинство особей отмирает. В горной части на высоте 1200—1700 м над у.м. появление имаго происходит в мае, а отмирание в начале июля.

Для цикла развития *S. cultricolis* характерно, что большая доля времени идет на развитие и превращение личиночных стадий, со времени выхода личинки I возраста и до превращения личинки последнего возраста в имаго проходит до 6 месяцев. Такое растянутое развитие связано с осенне-зимним периодом, когда низкие температуры, дожди, а в горах и снежный покров задерживают развитие насекомого. Наиболее затянута развитие личинок III и IV возрастов — до четырех месяцев, тогда как личинки старших возрастов развиваются в течение 12—14 дней, а в горах 14—18 дней.

Возраст

IV		V		VI		имаго	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
18,4—20 10,5	19—23,2 9—10	22—23,1 11,2—12	27—34,8 14—15	—	36—40 16,5—16,8	24—32 12,5—15,3	45—56 17,5—20,7
3,8—4	3,7—3,9	4,2—4,5	4,8—5,2	—	5,2—5,4	4,3—4,7	5,6—6,3
8,1—9,5	7,5—9	10,2—12,4	11,8—13,2	—	14,5—16,2	13—15	17—19
10	9—10	10	10	—	10	10	10—11
9—10	9—10	10	9—10	—	10	10	10
6,2—6,4	5,2—6	7,2—8	6,4—7	—	8—9,4	9,3—10,5	10,2—10,8
13—14	13—14	14—15	14—16	—	15—16	15—16	16
7,2—8,4	8,2—9	8,4—9	11,3—12,1	—	13—14,5	8,3—11,8	15,5—17
4,5—5,3	5—5,3	5—5,4	6,7—7,3	—	7,2—8,1	5,2—6,1	8,5—9,2
6,5—8,1	8,5—10	8—8,9	10,9—11,2	—	13,4—14,1	9—10,2	15—18

Таблица 2

Морфологические признаки имаго

Показатель	Признаки	
	самцы	самки
Индекс бедра	3—3,3	3,4—3,6
Окраска тела	Серая различных оттенков; коричневая различных тонов со светлыми пятнами и полосами; единичные экземпляры кофейного красноватого цвета	Серая различных тонов с коричневатыми и беловатыми пятнами и полосами; единично бурая, песочная, желтовато-коричневая, кофейная и коричневая
Окраска внутренней поверхности задних голеней	Темно-синяя	Темно-синяя
Число лучей на затылке позади глаз	3 (есть отклонения)	3 (есть отклонения)
Длина гребня, мм	8,3—11,8	15,5—17,0
* Высота гребня, мм	1,3—2,6	1,8—3,3
Число шипиков на верхнем киле заднего бедра	6,7, 6—8, 7—7, 8—8, 8—7, 8—9, 9—9	7—7, 8—6, 8—8, 8—9, 8—7, 9—9, 10—11, 8—10
Характер бугорков на теле	Резкие, острые	Резкие, острые

Примечание: * определение высоты гребня показано на рис. 1.

Появление взрослых самок по сравнению с самцами задерживается на 20 дней, что связано с количеством личиночных возрастов.

Обладая довольно мощными челюстями, особи *S. cultricolis* включают в свой рацион более 30 видов растений (табл. 3), которые можно разделить на 2 группы: предпочитаемые — 6 видов, хорошо поедаемые — 25. Плохо поедаются маревые, маковые, розоцветные, губоцветные. Полностью отвергаются многие злаки, все осоки, а также листья каких-либо деревьев.

В пространственном распределении особей *S. cultricolis* наблюдается мозаичность. Особенно хорошо это выражено в подгорной глинисто-полевой пустыне. При учетах по времени можно было в течение 3—4 ч не встретить ни одного насекомого, а затем на площади 10—20 м² встречалось несколько самцов и самок.

В горных условиях мозаичное распределение особей этого вида выражено еще отчетливее и численность их может достигать 0,3—0,5 особей на 1 м².

Суточная активность изучалась в мае, в период наибольшей активности насекомых. Первые признаки активности саранчовые проявляют только к 9 ч, когда они выходят из мест ночевки, которыми могут быть микроуглубления в почве и пустоты между камнями, обычно под кустиком какого-либо растения; нередко отмечалась ночевка в нижней части кустов полыни.

Прогрев насекомых происходит довольно долго — 45—60 мин, что обусловлено, вероятно, мощным кутикулярным покровом. Данные о строении кутикулы *S. cultricolis* приведены нами ранее [Черняховский, 1968в].

К 10 ч уже начинается активное питание и передвижение, которое продолжается до 12—13 ч, затем насекомые прячутся в тени травостоя, а отдельные особи даже взбираются на кустики полыни на высоту 10—12 см. В 16—17 ч, когда спадает дневная жара, наблюдается второй пик активно-

Таблица 3
Кормовые растения

Вид	Предпочитаемые	Хорошо поедаемые
<i>Rheum rupestre</i> Litw.		+
<i>Barbarea vulgaris</i> R.Br.		+
<i>Lepidium latifolium</i> L.		+
<i>Arabis auriculata</i> Lam.		+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.		+
<i>Medicago meyeri</i> Grun.	+	
<i>M. minima</i> Grufb.	+	
<i>M. sativa</i> L.	+	
<i>Vicia angustifolia</i> L.	+	
<i>Trifolium repens</i> L.		+
<i>Lathyrus aphaca</i> L.		+
<i>Alhagi persarum</i> Boiss. et Buhse.		+
<i>Hypericum scabrum</i> L.		+
<i>H. perforatum</i> L.		+
<i>Ferula ovina</i> Boiss.		+
<i>F. kopetdaghensis</i> Korov.		+
<i>Plantago lanceolata</i> L.		+
<i>P. major</i> L.		+
<i>Scabiosa rotata</i> M.B.		+
<i>S. flavida</i> Boiss. et Hausskn.		+
<i>Helianthemum salicifolium</i> (L.) Mill.		+
<i>Sonchus oleraceus</i> L.		+
<i>Lactuca undulata</i> Ledeb.		+
<i>L. serriola</i> Torn.		+
<i>Centaurea squarrosa</i> Willd.		+
<i>Artemisia</i> sp.		+
<i>Koelpinia linearis</i> Pall.	+	
<i>Cichorium intybus</i> L.	+	
<i>Cousinia</i> sp.		+
<i>Amberboa turanica</i> Iljin.		+
<i>Inula</i> sp.		+

Примечание. Названия растений даны по Флоре СССР.

сти, и именно во второй половине дня чаще всего происходит ухаживание, спаривание и откладка яиц. Саранчовые продолжают оставаться активными до 23–24 ч и даже в темноте продолжают питаться. Нами отмечено, что наиболее интенсивное передвижение насекомых происходит в период от 18 ч 30 мин до 20 ч.

В целом по поведению особи *S. cultricollis* являются "бродяжками". Постоянно в различных биотопах встречались единичные экземпляры, местонахождение которых от ближайшего скопления их сородичей отстояло на 200–400 м.

Для установления длины суточного хода были заложены учетные площадки 25 × 25 м, все особи на них были помечены. Контрольное обследование проводилось через сутки, через 3 дня и через неделю, затем снова через сутки, через 3 дня и т.д. до полного отмирания всех экземпляров. Всех новых особей, встреченных на учетной площадке, также метили. Всего в разные годы было проведено наблюдение в горной части за 52 самками и 67 самцами, в равнинной части за 40 самками и 28 самцами.

Наиболее подвижными у *S. cultricollis* оказались самки; если суточный ход самца (кратчайшее расстояние между двумя точками его нахождения) составлял 13 м, то суточный ход самки — 19 м. Однако для самцов характерно более или менее круговое движение. Самки двигаются больше в прямолинейном направлении, некоторые из них через 4 дня были встречены на расстоянии 42–48 м от учетной площадки.

При передвижении *S. cultricolis* использует в основном ходьбу и только при преследовании подключает прыжок, который у самцов может достигать 1—1,4 м, у самок 65—90 см. Насекомое, сделав 3—4 прыжка, утомляется, и длина прыжка падает в 2—2,5 раза. При приближении опасности насекомое сначала прижимается к субстрату, затем подымает переднюю часть тела как можно выше, используя первые четыре конечности, вытягивает усики по углам 90° ко лбу и замирает. Если опасность приближается на расстояние менее 1,2 м — насекомое совершает прыжок. Из-за довольно мощного тела приземление саранчового не всегда бывает удачно, иногда насекомое при посадке заваливается на бок.

На растения особи *S. cultricolis* почти не забираются, забравшись на них и потревоженные, сразу сваливаются на почву. Однако часто на кустиках полыни встречались личинки младших возрастов, забравшиеся на высоту до 30 см.

Большой интерес представляет вопрос нахождения партнера у этого вида. Какие-либо крыловые зачатки у особей отсутствуют и поэтому стридуляция места не имеет. Пытаясь выяснить роль усиков и тимпанального органа, автор покрывал их лаком, разрушал тимпанальный орган, ампутировал усики, но никаких результатов данные эксперименты не дали. Как показали эксперименты с окраской, цвет тела насекомого также при нахождении противоположного пола значения не имеет. При встрече самок и самцов первостепенное значение имеет зрение. Первый признак — это размер тела и его форма. Самцы *S. cultricolis* в садках постоянно пытались спариться с самками *Melanotmethis fuscipennis fuscipennis* (Redt), которые имеют форму тела, сходную с их самками. Следует пояснить, что два этих вида, хотя и обитают в одинаковой растительной ассоциации [Правдин, 1978], но вместе на одном участке не встречаются.

Второй признак при распознавании партнера — окраска внутренней поверхности задних голеней. Самки *M.f. fuscipennis* также имеют изнутри синие голени, что, видимо, и сбивает самцов *S. cultricolis*.

Соотношение полов у исследуемого вида 1 : 1. Спаривание продолжается от 1 ч 30 мин до 3 часов, но после спаривания самец остается сидеть на самке, через 3—4 ч происходит повторное спаривание, иногда спаривание происходит и третий раз. Такое поведение при спаривании обусловлено, по всей вероятности, тем, что встреча особей в природе при очень малой численности и отсутствии звуковой сигнализации весьма затруднена.

Самка начинает откладывать яйца через 3—5 дней после спаривания. Одна самка продуцирует в среднем 90—92 яйца, отдельные экземпляры — до 102 яиц. Если продуцируется вторая партия яиц, то она содержит уже не более 30—40 шт. Откладка кубышки производится во второй половине дня под каким-либо растением, время кладки от 2 до 3,5 ч, оно зависит от плотности субстрата. Обычно одна самка *S. cultricolis* откладывает 3 кубышки.

Особенностью строения кубышки *S. cultricolis* является то, что она состоит из двух частей. Вся кубышка размером до 55 мм. Верхняя ее часть представлена столбиком крупноячеистого секрета длиной до 25 мм и диаметром 6—9 мм. К этому столбику под некоторым углом присоединена яйцевая капсула округло-неправильной формы. Стенки ее, состоящие из частичек почвы и пропитанные темно-блестящим секретом, настолько плотные, что вся капсула напоминает камешек. Внутренность капсулы заполнена землей, в которой лежат яйца светло-коричневого цвета размером 8 × 2 мм.

Столбик секрета кубышки не доходит до поверхности почвы 5—7 мм, и поэтому кубышка с поверхности не видна. В том месте, где яйцевая капсула присоединяется к столбику секрета, стенка ее почвенных частиц не имеет.

В заключение подчеркивая непостоянство и колебание ряда морфологических признаков у рассматриваемого вида, отметим, что часто один и даже ряд морфологических признаков у единичной особи не может служить основанием для описания нового подвида, а тем более вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Буенко Г.Я., Мищенко Л.Л.* Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, ч. 1, с. 332–340.
- Линчевский И.А.* Растительность Западного Копетдага. — В кн.: Растительные ресурсы Туркменской ССР. Л., 1935, вып. 1, с. 15–78.
- Мищенко Л.Л.* Ревизия саранчовых рода *Tropidauchen* Sauss. (*Saltatoris* — *Orthoptera*, *Acrididae*) и их ближайших родичей. — ДАН СССР, 1951, 77, № 4, с. 737–740.
- Мориц И.* Материалы по обследованию саранчовых насекомых в Северной Персии за 1927 и 1928 гг. Ашхабад, 1928, с. 45–46.
- Правдин Ф.Н.* Экологическая география насекомых Средней Азии: Ортоптероиды. М.: Наука, 1978. 271 с.
- Уваров Б.П.* Саранчовые Средней Азии. Ташкент: Узб. опыт. станция защиты растений, 1927, с. 161–162.
- Черняховский М.Е.* Типы питания и структура мандибул у различных жизненных форм саранчовых (*Acridoidea*). — Зоол. журн., 1968а, 47, № 2, с. 238–247.
- Черняховский М.Е.* Строение кубышек саранчовых в связи с особенностями их жизненных форм. — Биол. науки, 1968б, 5, с. 17–23.
- Черняховский М.Е.* Строение кутикулы саранчовых в зависимости от условий мест обитания и ритма развития. — Журн. общ. биологии, 1968в, 29, с. 463–469.
- Черняховский М.Е.* Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. — Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина, 1970, 394, с. 47–63.
- Шумаков Е.М.* Саранчовые Афганистана и Ирана. — Тр. ВЭО, 1963, 49, с. 3–248.
- Г.Г. Якобсон, Бианки В.Л.* Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб., 1905, с. 199, 293.
- N. Adelung.* Über einige bemerkenswerte Orthopteren aus dem palaearktischen Asien. — Тр. Рус. энтомол. о-ва, 1910, 39, с. 328–358.
- H. Mirzajan.* Liste des Orthopteres et leurs distribution en Iran. — Entomol. phytopathol. appl. Teheran, 1959, 18, p. 10–30.
- H. Saussure.* Specilegia Entomologica genevensis. II Tribu des Pamphagiens. Geneva, 1887, p. 1–92.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
<i>Н.П. Кривошеина</i> . Естественная система двукрылых насекомых с точки зрения сопряженности имагинальных и личиночных признаков	5
<i>Н.П. Кривошеина, А.И. Зайцев</i> . Направления морфо-экологической специализации и структура комплекса мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophilidae)	12
<i>А.И. Зайцев</i> . Морфо-экологическая характеристика личинок мицетофилоидных двукрылых рода <i>Sciophila</i> Meig. (Diptera, Mucetophilidae)	25
<i>В.А. Потоцкая</i> . Морфо-экологические типы личинок <i>Staphylinoides</i> (Coleoptera) <i>М.Л. Данилевский</i> . Пути эволюции морфологических структур личинок жуков-точильщиков (Coleoptera, Anobiidae)	58
<i>Т.В. Компанцева, Б.М. Мамаев</i> . Направления экологической специализации ксилофильных жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae)	70
<i>А.В. Компанцев</i> . Морфо-экологические особенности личинок жуков семейства <i>Egotylidae</i> (Coleoptera) — обитателей плодовых тел высших грибов	81
<i>Е.Л. Васьяков</i> . Саксаул и его взаимодействие со стволовыми вредителями <i>Е.Н. Иерусалимов</i> . Изменение прироста дубового, дубово-соснового и березового насаждений в результате повреждения непарным шелкопрядом	94
<i>Е.Л. Федотова-Середина</i> . Экология короткокрылого итальянского пруса (<i>Calliptamus italicus reductus</i> Rme.) (Orthoptera, Acrididae) на южном склоне Гиссарского хребта	99
<i>М.Е. Черняковский</i> . Морфо-экологическая характеристика саранчового <i>Saxetania cultricolis</i> (Sauss.) (Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae)	109

УДК 580. (252)

Естественная система двукрылых насекомых с точки зрения сопряженности имагинальных и личиночных признаков. *Кривошеина Н.П.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

На основании изучения признаков личинок обоснованы выделения различных групп прямошовных двукрылых в самостоятельные семейства. Рассматриваются точки зрения различных авторов на структуру отряда в целом. Анализируются причины разнообразных подходов к делению отряда и делается заключение о целесообразности сохранения трех старых традиционных подотрядов (длинноусых, короткоусых прямошовных и круглошовных двукрылых). Уточняются взаимосвязи в пределах азиломорф.

Библ. 30 назв.

УДК 595.773.4

Направления морфо-экологической специализации и структура комплекса мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mycetophiloidae). *Кривошеина Н.П., Зайцев А.И.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

На основании широкого исследования признаков личинок и имаго (крыло, грудь, ротовой аппарат и др.) рассмотрены направления специализации и родственные связи мицетофилоидных двукрылых. Показано отсутствие родственных связей с комплексом семейства Mycetobiidae. Обосновывается вывод о большей специализации Bolitophilidae по сравнению с Ditomyiidae. Наиболее тесные связи выявлены в комплексе у Bolitophilidae и Mycetophiidae, являющихся наиболее специализированными формами среди всех мицетофилоидов.

Ил. 6. Библиогр. 33 назв.

УДК 595.773.4

Морфо-экологическая характеристика личинок мицетофилоидных двукрылых рода Scioiphila Meig. (Diptera: Mycetophilidae). *Зайцев А.И.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

Проведено морфологическое изучение личинок шести видов Scioiphila Meig., развивающихся на поверхности и в толще плодовых тел грибов. Данные по морфологии и биологии четырех видов приводятся впервые. Составлена общая характеристика личинок рода Scioiphila, приведены таблицы для определения видов. Выявлена зависимость строения ротового аппарата от характера пищевой специализации личинок.

Ил. 3. Библиогр. 20 назв.

УДК 595.763.2/3:591.4+591.5

Морфо-экологические типы личинок Staphylinoidea (Coleoptera). *Потоцкая В.А.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

На основании сравнительно-морфологического анализа и особенностей экологии, в соответствии с характером связи с субстратом, типом питания и типом передвижения для личинок Staphylinoidea выделено 15 морфо-экологических типов. Рассмотрены адаптивные корреляции между характером связи с субстратом в сочетании со способом передвижения и габитусом личинок, между типом питания и архитектурой головной капсулы, выявлены адаптивные особенности, характерные для роющих и паразитических форм.

Ил. 4. Библиогр. 75 назв.

УДК 595.768.11

Пути эволюции морфологических структур личинок жуков-точильщиков (Coleoptera, Anobiidae). *Данилевский М.П.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

В статье прослеживаются изменения строения основных морфологических структур личинок точильщиков: формы тела, головной капсулы, антенн, глазков, ротовых органов, вооружения покровов, ног, опушения. Показано адаптивное значение этих изменений. Основные направления эволюции морфологических структур личинок точильщиков совпадают с направлениями морфологической эволюции личинок других семейств жуков-ксилофагов.

Ил. 4. Библиогр. 37 назв.

УДК 595.765.4

Направления экологической специализации ксилофильных жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae). *Компанцева Т.В., Мамаев Б.М.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

Разлагающаяся древесина по обилию и разнообразию развивающихся в ней видов жуков-щелкунов представляет собой одну из основных сред обитания данного семейства. В процессе приспособления к древесине как к среде обитания, у личинок выработался целый ряд экологических осо-

бенностей, отражающих направления, по которым проходила их экологическая эволюция. Возникли два направления: приспособление к обитанию в подкоровой зоне ствола и в толще разлагающейся древесины. Специализация к развитию на определенной группе древесных пород выражена у личинок щелкунов довольно слабо, определеннее проявляется тенденция к заселению гнилей определенного типа. Особенно отчетливо это проявляется у обитателей толщи древесины. Трофическая специализация развивалась в направлении широкого использования определенных источников питания, однако во всех группах преобладает зоофагия.

Библиогр. 26 назв.

УДК 595.766.42

Морфо-экологические особенности личинок жуков семейства Erotylidae (Coleoptera) — обитателей плодовых тел высших грибов. *Компанцев А.В.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

На основании изучения морфологического строения личинок жуков-грибовиков (Coleoptera) дается общая характеристика семейства, определительная таблица и диагнозы 9 родов фауны СССР. Родовые описания *Dactylotritoma* и *Eutriplax* приводятся впервые. Рассмотрены морфо-экологические особенности личинок Erotylidae, обитающих внутри и на поверхности плодовых тел грибов. Приведены данные по пищевой специализации жуков-грибовиков в сравнении с близкородственным семейством *Cryptophagidae*.

Ил. 1. Библиогр. 9 назв.

УДК 634.0.56:674.031.632.264.2:632.7

Саксаул и его взаимодействие со ствольными вредителями. *Васьков Е.Л.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

Показано, что условия формирования ствольного энтомокомплекса саксаула определяются рядом факторов, основными из которых следует считать гигротермический режим и химическую неоднородность древесины саксаула, а также морфологические своеобразия саксаула как древесной породы.

Библиогр. 7 назв.

УДК 634.0.56:674.031.632.264.2:632.7

Изменение прироста дубового, дубово-соснового и березового насаждений в результате повреждения непарным шелкопрядом. *Иерусалимов Е.Н.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

В результате однократного повреждения крон дуба гусеницами непарного шелкопряда годичный прирост его был понижен и составил в среднем 50% от ожидавшегося. Так как это наблюдалось в течение двух лет, то в сумме был потерян годичный прирост. Сосна, которую шелкопряд не повреждал, на третий и четвертый годы, увеличила свой прирост в 1,5—2,0 раза. Это увеличение было недостаточным для того, чтобы компенсировать потери дуба.

Ил. 3. Библиогр. 9 назв.

УДК 595.7.15

Экология короткокрылого итальянского пруса (*Calliptamus italicus reductus* Rme.) (Orthoptera, Acrididae) на южном склоне Гиссарского хребта. *Федотова-Середина Е.Л.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

В статье дается описание некоторых морфологических признаков короткокрылого итальянского пруса. Выявляется круг кормовых растений и приводится список их предпочтительности. Рассматриваются места обитания данного вида в условиях различных вертикальных поясов Гиссарского хребта.

Ил. 1. Библиогр. 28 назв.

УДК 595.7.15

Морфо-экологическая характеристика саранчового *Saxetania cultricolis* (Sauss.) (Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae). *Черняховский М.Е.* — В кн.: Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука, 1982.

Рассматриваются черты экологии и ряд морфологических признаков у особей, обитающих в эфемерово-полынных глинистых и щебнистых пустынях, а также на мелкоземах близ выходов коренной породы в Западном Копетдаге. Показано колебание ряда морфологических признаков, используемых в систематике.

Ил. 4. Библиогр. 15 назв.

1 р. 50 к.

