

Вестник зоологии

Отдельный выпуск

№ 29

2013

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ • ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА • ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД • КИЕВ

СОДЕРЖАНИЕ

АНДРЕЕВА Р. В.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НИЗШИХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ
ИНФРАОТРЯДА TABANOMORPHA (DIPTERA, BRACHYCERA, ORTHORRHAPHA)
НА ПРИМЕРЕ ФАУНЫ ПАЛЕАРТИКИ

ВВЕДЕНИЕ	5
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	6
ИСТОРИЧЕСКАЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИНФРАОТРЯДА	6
МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИНФРАОТРЯДА	8
РЕЗУЛЬТАТЫ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	13
Нервная система	13
Покровы и их производные	15
Локомоторные придатки	20
Дыхательная система	22
Морфология головы и ротового аппарата	26
БИОНОМИЯ	32
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	40
ВЫВОДЫ	42
CONCLUSIONS	42

ПУЧКОВ А. В.

ЛИЧИНКИ ЖУКОВ-СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA
(COLEOPTERA, CICINDELIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ (МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ,
ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ)

ВВЕДЕНИЕ	49
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОК СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CI-	50
CINDELINA	50
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ	55

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ	59
СРАВНИТЕЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ, ПОДРОДОВ И ГРУПП ВИДОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA ПАЛЕАРКТИКИ	60
ИДЕНТИФИКАЦИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ И ВИДОВ ЛИЧИНОК СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA ПАЛЕАРКТИКИ (И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ)	75
ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ И ВИДОВ ЛИЧИНОК СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA ПАЛЕАРКТИКИ (И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ)	75
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	85

*Затверджено до друку вченюю радою
(протокол № 8, 5.11.2013)*

Адреса редакції:
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна

Редактор *Н. С. Новиченко*
Комп'ютерна верстка *Т. Я. Кушки*

Підписано до друку 11.12.2013. Формат 70x108/16. Папір офсетний. Гарн. Таймс.
Ум. друк. арк. 8,2. Обл.-вид. арк. 8,5. Тираж 200 прим. Зам. № 3756.

Оригінал-макет підготовлено редакцією журналу «Вестник зоологии»

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України.
вул. Терещенківська, 4, Київ, 01004 Україна
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

**Национальная академия наук Украины
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена**

P. В. Андреева

**ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
НИЗШИХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ
ИНФРАОТРЯДА ТАВАНОМОРПНА
(DIPTERA, BRACHYCERA, ORTHORRHAPNA)
НА ПРИМЕРЕ ФАУНЫ ПАЛЕАРКТИКИ**

Утверждено к печати учёным советом Института
зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
(протокол № 9 от 21 декабря 2010 г.)
Рецензенты: Э. П. Нарчук, В. П. Федоренко

Киев–2013

УДК 575.82,577.1:595.772

Особенности эволюции низших короткоусых двукрылых инфраотряда Tabanomorpha (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha) на примере фауны Палеарктики. Андреева Р. В. — Инфраотряд Tabanomorpha объединяет двукрылых из пяти семейств, представляющих низший уровень филогенетической иерархии короткоусых. Семейства существенно отличаются между собой видовым богатством, численностью и географическим распределением, что представляет интерес для исследования морфогенеза в процессе длительной эволюции, учитывая мезозойское происхождение их предковых форм. Работа основана на результатах сравнительного анализа оригинальных и литературных данных по аутэкологии и функциональной морфологии обеих активных форм онтогенеза около 200 представителей инфраотряда с учетом особенностей биономии. Рассматривая его представителей как филетически более или менее близкие группы, изучена степень развития жизненно важных органов и структур видов, относящихся к разным морфоэкологическим типам. Установлено соотношение жизненных процессов, свойственных развивающейся (личиночной) и дефинитивной стадиям в онтогенезе, нашедших отражение в филогенезе, фауногенезе и ландшафтном распределении представителей семейств. Всё это составляет оригинальность работы, учитывая исключительно систематическую направленность предшествующих публикаций по данной группе двукрылых.

Ключевые слова: низшие короткоусые двукрылые, инфраотряд Tabanomorpha, имаго, личинки, адаптация, морфофункциональный анализ, морфогенез, эволюция.

Peculiarities in Evolution of Lower Brachycera Belonging to Infraorder Tabanomorpha (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha) Evidence from Study of Palearctic Fauna. Andreeva R. V. — Infraorder Tabanomorpha includes five families of Diptera representing the lowest level of phylogenetic hierarchy of Brachycera flies. The families differ significantly by species richness, abundance and geographical distribution, which are of interest to study morphogenesis in long-term evolution, given the origin of the ancestral forms of the Mesozoic families. The work is based on the results of comparative analysis of original and literature data on autecology and functional morphology of both active forms of ontogenesis for about 200 representatives of the infraorder with account of the bionomics. Considering its representatives as rather phylogenetically close groups, we studied the degree of development of vital organs and structures of species belonging to different morpho-ecological types. The relationship between life processes typical of developing (larval) and definitive stages in ontogenesis and their influence on the phylogeny, faunogenesis and landscape distribution of the families was determined. Considering mainly systematic orientation of previous publication on this group of Diptera such approach represents an originality of the work.

Key words: lower Brachycera, infraorder Tabanomorpha, adults, larvae, adaptation, morpho-functional analysis, morphogenesis, evolution.

Особливості еволюції нижчих коротковусих двокрилих інфраряду Tabanomorpha (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha) на прикладі фауни Палеарктики. Андрєєва Р. В. — Інфраряд Tabanomorpha об'єднує двокрилих п'яти родин, що знаходяться на нижчому рівні філогенетичної ієархії короткоусих. Родини суттєво відрізняються між собою видовим багатством, чисельністю та географічним розподілом, що становить інтерес для дослідження морфогенезу у процесі тривалої еволюції, зважаючи на мезозойське походження їхніх анцестральних форм. Робота заснована на результатах порівняльного аналізу оригінальних та літературних даних з аутекології та функціональної морфології обох активних форм онтогенезу близько 200 представників інфраяду з урахуванням особливостей біономії. Розглядаючи його представників як філетично більш менш близькі групи, досліджено ступінь розвитку життєво важливих органів та структур видів, що належать до різних морфоекологічних типів. З'ясовано співвідношення життєвих процесів, що притаманні особинам у стадії розвитку (личинковій) та дефінітивній і знайшли відображення у філогенезі, фауногенезі та ландшафтному розподілі представників родин. Все це складає оригінальність роботи, враховуючи виключно систематичну спрямованість попередніх публікацій з цієї групи двокрилих.

Ключові слова: нижчі коротковусі двокрилі, інфраряд Tabanomorpha, імаго, личинки, адаптация, морфофункциональный анализ, морфогенез, эволюция.

ВВЕДЕНИЕ

Многочисленный, богатый видами подотряд низших короткоусых двукрылых характеризуется прогрессивным историческим развитием, несмотря на ряд примитивных черт, отмеченных в организации его представителей. Изучение исторического развития этой группы насекомых позволяет в значительной мере дополнить знания о морфологической эволюции отряда, учитывая мезойское происхождение предковых форм большинства семейств подотряда и их становление в периоды, богатые геотрансформациями. Возможность освоения новых ландшафтных формаций и биотопов привела к образованию чрезвычайного разнообразия низших короткоусых. Даже по весьма устаревшим данным (Родендорф, 1980), среди 34 семейств, выделенных в настоящее время в подотряд (Нарчук, 2003), численность шести из них составляет от 2 до 5,5 тыс. видов. Широкие возможности самостоятельной адаптивной эволюции обеих активных форм онтогенеза у насекомых с полным превращением проявились в удивительном разнообразии форм, вызванном необычайной широтой условий существования (Матвеев, 1937; Шаров, 1957).

В своём основном труде «Происхождение видов» Ч. Дарвин (1939) писал, что эволюция организмов осуществляется путём изменения каждой стадии индивидуального развития, поскольку каждая из них имеет свою историю. Это мнение было поддержано Ф. Мюллером (Muller, 1864), который впервые сформулировал положение о рекапитуляциях и указал, что изменение насекомых в процессе эволюции происходит не столько путём суммирования мелких вариаций, свойственных взрослым формам, но путём постепенного изменения хода эмбрионального или личиночного развития. Положение о рекапитуляциях, более детально разработанное Э. Геккелем, использовалось им в качестве метода филогенетического исследования при построении «родословного дерева» — системы филогенеза животных (Геккель, 1900). Работы Э. Геккеля оказали огромное влияние на ход мыслей и его сторонников, и его противников. Так, методологический аспект закона о рекапитуляциях на длительное время отвлёк внимание от подлинного смысла явления, впервые указанного Ф. Мюllerом — закономерности соотношений между онтогенезом и филогенезом. По мнению Ф. Мюллера, онтогенез служит не только для построения взрослого организма, но является важнейшим средством для филогенетических изменений потомков данной живой формы (по: Северцов, 1939: 470).

Метод сравнительного изучения онтогенезов подтвердил определяющую роль эмбриональных и личиночных адаптаций в филогенезе организмов (Ковалевский, 1870; Мечников, 1866) и получил дальнейшее развитие (Матвеев, 1937; Захваткин, 1949; Шаров, 1957 и др.). Значение роли личиночных форм в историческом развитии двукрылых оценили классики диптерологии (Hennig, 1973, 1981; Van-Emden, 1957; Родендорф, 1964). Однако и в современной литературе нередко функции личинок трактуют в основном в качестве накопителей энергетических запасов для развития взрослых насекомых. Основа подобного мнения, вероятно, кроется в общественности сведений о циклах развития ряда высших короткоусых (*Cyclorrhapha*), продолжительность личиночной стадии которых исчисляется несколькими днями. Слабая изученность личиночных форм отражена и в тенденциях отечественных публикаций, посвящённых изучению двукрылых за последние 100 лет; лишь около 14 % работ затрагивают вопросы изучения морфологии или аутэкологии личинок. Сравнительные исследования обеих активных форм онтогенеза с использованием функционального подхода в изучении не только морфофункциональных особенностей, но и соответствия всего комплекса адаптаций организма его образу жизни не проводили. Морфофункциональное исследование таксонов позволяет судить о приспособлениях конкретных групп организмов и характере эволюции; ценность этих знаний при построении надёжной филогенетической системы не заменит самая совершенная нумерическая система. Отличия образа жизни двух активных форм одного организма и присущая большинству низших короткоусых несоразмерность продолжительности их существования в онтогенезе обуславливают для каждой из них неодинаковые возможности адаптации и отбора. И, поскольку сроки развития личиночных форм большинства этих насекомых обычно в 10 и более раз превосходят сроки жизни имаго, совершенно очевидно, что роль личинок намного содержательнее, чем накопителей жизненно необходимых ресурсов, как часто принято считать.

Инфраотряд слепнеобразных, находясь по современным представлениям на низшем уровне филогенетической иерархии короткоусых, представляет особенно интересный пример для исследования адаптивных возможностей обеих активных форм онтогенеза и оценки их значения в эволюции отряда, формировании региональных фаун и географическом распределении. Проведенные исследования помимо теоретического имеют также прикладное значение, учитывая тот факт, что самки преобладающего большинства видов слепней — одного из крупнейших семейств двукрылых, а также некоторых видов атерицид и рагонид являются кровососами и переносчиками возбудителей трансмиссивных болезней. Приведенные в работе сведения о морфологии ряда структур и органов могут быть использованы для систематики и таксономии представителей инфраотряда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили многолетние собственные сборы личинок и взрослых насекомых. Сборами охвачены территории Украины, отдельных районов Карелии, Беларуси, Литвы, Эстонии и Молдовы; достаточно планомерно обследованы территории Кавказа, Закавказья, Средней Азии и юго-востока Казахстана. Проведена работа с коллекциями короткоусых двукрылых в национальных естественно-исторических музеях Вены и Парижа, а также зоологических музеев Праги и Кунратице. Личинки *Vermileo vermileo* (Linnaeus, 1758), отсутствующие в фауне обследованной территории, были получены для исследований в Национальном естественно-историческом музее Вены, а *Glutops rossi* Pechuman, 1956 любезно предоставлены из фондов Канадской национальной коллекции в музее Оттавы.

Поисковые сборы почвенных личинок проводили вручную портативной лопатой в различных биотопах во всевозможных субстратах: моховых слосвищах, разлагающейся древесине, корневищах растений, экскрементах копытных, трупах мелких позвоночных, почвах различного состава и влажности. Водных личинок собирали ситом собственной конструкции — треугольной формы с длиной стороны 75 см, промывая в нём донный субстрат в спокойных реках и водоёмах, в бурных горных ручьях и реках сито ставили под углом перед собой и взмучивали перед ним донный слой песка и камней. Личинок доращивали в лаборатории по собственной методике (Андреева, 1984). Ориентиром при поиске личинок обычно служили локальные сборы взрослых насекомых, проводившиеся сачком стандартного диаметра кошением по растительности и рядом с выпасавшимися животными.

В исследованиях, связанных с реконструкцией этапов и путей формирования фауны слепней Палеарктики, опирались на палеонтологические данные и сведения по динамике ландшафтных формаций из следующих источников: Милановский, 1977; Синицын, 1962; 1965; Бабаев, Федорович, 1970; Костенко, 1970; Ушаков, Ясаманов, 1984.

Для морфометрических, гистологических и биохимических определений использовали личинок старшего возраста. Содержание жировых веществ в кутикуле личинок определяли по методу Фолча в модификации Т. И. Ипатовой (1973). Для получения срезов покровов объекты фиксировали смесью Буэна с последующей обработкой тканей для заливки в парафин по методике Л. М. Семёновой (1975). Наклеенные на предметные стёкла парафиновые срезы окрашивали азановым методом по Гейденгайну (Пирс, 1970; Лилли, 1971). Толщину слоёв покровов измеряли окуляр-микрометром в области V–VII сегментов тела. Статистическая обработка данных, полученных в опытах проводилась с использованием критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Гистологическая обработка покровов личинок проведена А. Г. Кононко (Киевский национальный университет им. Т. Г. Шевченко), биохимические исследования осуществляли в комплексе со специалистом по биохимии И. М. Нагорной (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины).

ИСТОРИЧЕСКАЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИНФРАОТРЯДА

Родственные отношения семейств инфраотряда, как и большинства низших короткоусых, а также таксономическое положение некоторых групп в подотряде оставалось предметом оживленных дискуссий практически с начала XX столетия. Причин для разногласия можно назвать достаточно, среди основных — неполнота и фрагментарность палеонтологической летописи, слабая изученность многих таксонов и, в особенности, их личинок. Формирование анцестральных форм низших короткоусых происходило на протяжении эры, насыщенной преобразованиями земной поверхности. Последнее стало для многих из них причиной коренного изменения условий развития, расширило возможности адаптивной радиации за счёт образования новых ландшафтных формаций и биотопов, а в ряде случаев привело к узкой специализации. Низшие короткоусые, формы с исходно примитивной организацией, характеризуются слабой корреляцией функций отдельных органов. В процессе адаптации к изменяющимся условиям жизни это может служить причиной неравномерного развития структур и органов, что находит выражение в сочетании примитивных и продвинутых черт, как у взрослых, так и у личинок. В проявлении «систематических диссонансов», по-видимому, велика доля участия и генных мутаций. По предположению Н. К. Кольцова, само обособление отряда связано с новообразованием одного первоначального гена неотении, останавливающего развитие исходного насекомого на той стадии эмбриогенеза, когда начинали дифференцироваться задние крылья, ротовые части и антенны (Кольцов,

1933: 485). Учитывая сказанное, не удивительно, что за последние полвека состав инфраотряда рассматривался различными специалистами не менее чем в семи вариантах.

Название Tabanomorpha было предложено В. Хеннигом для трёх семейств: Tabanidae Latreille, 1802; Rhagionidae Latreille, 1802 и Pelecorhynchidae Enderlein, 1932 (Hennig, 1973). После более тщательного изучения низших короткоусых, с целью согласования родственных отношений, из сборного семейства Rhagionidae были выделены Athericidae Novicki, 1873 (Stuckenberg, 1973) и Vermileonidae Villiston, 1886 (Nagatomi, 1977). При последующей композиции короткоусых в соответствии с монофилией — инфраотряд Tabanomorpha объединил пять семейств: Rhagionidae, Pelecorhynchidae, Athericidae, Tabanidae и Vermileonidae incertae sedis (Woodley, 1989). Монофилия всех семейств инфраотряда, включая неординарное, вызывавшее сомнения семейство Vermileonidae, была подтверждена результатами сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей участка гена 28S рибосомной РНК (Wiegmann et al., 2000).

Степень изученности семейств, составляющих инфраотряд, очень неравнозначна и, особенно, это относится к личиночным формам.

Pelecorhynchidae Enderlein, 1932. Находившийся изначально в составе семейства Tabanidae род *Pelecorhynchus* Macquart, 1842 (объединяет 34 вида из Австралии и Чили), был выделен в самостоятельное семейство (Mackerras, Fuller, 1942). Значительно позже его объём пополнился монотипическим родом *Bequaertomyia* Brennan, 1867, два вида которого известны из Неарктики, а также родом *Glutops* Burgess 1878, в итоге помещённом в рассматриваемое семейство (Teskey, 1970) после неоднократных перемещений в различные таксоны и даже присвоения статуса семейства (Кривошеина, 1971). В его составе 11 видов, 7 из которых — обитатели Неарктики и лишь 3 вида, описанные из Японии и 1 из Приморского края, представляют это семейство в Палеарктике. Ископаемые формы видов рода известны из сибирских отложений начала средней юры (Калугина, Ковалёв, 1985).

Rhagionidae Latreille, 1802. Семейство, в которое долгое время помещали таксоны с сомнительной филетической позицией. К настоящему времени известно около 500 видов мировой фауны, очень неравномерно распределённых в 20 родах семейства. Состав более чем 10 родов насчитывает от 1 до 6–8 видов преимущественно субтропического либо тропического распространения. Для Палеарктики известно около 150 видов, изученных в основном на территории Западной Европы и Дальневосточного региона. Значительная часть видового состава семейства представлена в трёх родах: *Chrysopilus* Macquart, 1826 со всемирно распространёнными видами; *Rhagio* Fabricius, 1775 также широко распространенный, но не обнаруженный в Южной Америке, Южной Африке и Австралии; и *Symphoromyia* Frauenfeld, 1867. Из Палеарктики известны ещё 6 родов, общая численность которых не превышает 50 слабоизученных в настоящее время видов. Существенные морфологические различия, отмеченные внутри семейства для имаго и личинок, малочисленность и монотипичность части родовых таксонов и их разобщенность предполагают либо значительное расхождение эволюционировавших таксонов, либо всё ещё сборный характер семейства.

Дивергенция основных надвидовых таксонов рагионид происходила задолго до начала поздней юры (Ковалёв, 1981, 1982). Оставив позади столь долгий этап развития и немалое количество вымерших таксонов, семейство сохранило значительное таксономическое разнообразие.

Vermileonidae Villiston, 1886. Семейство объединяет своеобразных представителей четырёх родов, специализированных к ксерофильным биотопам и долгое время остававшихся объектом сомнений относительно их филетических связей. В конечном итоге, они были выделены в самостоятельное семейство (Nagatomi, 1977).

Для Палеарктики из Средиземноморья указаны: два вида *Vermileo* Macquart, 1834 (остальные 6 известны из Нового Света) и все 19 видов *Lampromyia* Macquart, 1835. Из двух других родов — 3 вида *Vermitigris* Wheeler 1930 известны из Ориентального региона, а вид *Vermiphis* Yang 1979 описан из Китая.

Судя по свидетельствам из Сибирского захоронения, предковые формы вермилеонид по разнообразию, численности и географическому распространению намного превосходили современные (Калугина, Ковалёв, 1985). «На протяжении юрского периода вермилеониды были одним из самых массовых семейств двукрылых» (Ковалёв, 1987: 47).

Athericidae Novicki, 1873. Семейство образовано из группы родов, ранее отнесенных к Rhagionidae (Stukenberg, 1973). Для фауны Палеарктики известно около 23 видов из 5 родов, распространённых преимущественно в горных районах; численность мировой фауны около 60 видов. Слабо изученное семейство, за исключением территории Японии.

Tabanidae Latreille, 1802. Сравнительно чётко морфологически очерченное всесветно распространённое семейство. Одно из наиболее многочисленных в составе отряда двукрылых, видовое богатство слепней представлено в мировой фауне около 4200 видов из 133 родов (Burger, 1986). Для Палеарктики известно 560 видов из трёх подсемейств и 22 родов (Chvala et al., 1972; Andreeva, 2004). Достаточно полно изученное семейство, учитывая медико-ветеринарное и вредоносное значение большинства его представителей; первые описания некоторых видов слепней были сделаны около 250 лет назад.

Редкие палеонтологические находки, известные лишь для взрослых форм семейства и датированные не ранее олигоцена, хотя и не являются прямым доказательством времени его происхождения, но могут быть свидетельством начала расцвета табанид. Хорошо сохранившиеся отпечатки пангонии свидетельствуют о том, что уже в средине мезозоя представители семейства были достаточно дифференцированы (Ren, 1998; Wiegmann et al., 2003). Известные табанидологи на основании анализа географического распределения мировой фауны семейства относят время происхождения его предковых форм к границе триаса и юры (Mackerras, 1954; Fairchild, 1969). Поскольку появление низших короткоусых датируется средним триасом (Ren, 1998; Nagatomo, Yang, 1998), их заключение вполне правомочно.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВ ИНФРАОТРЯДА

Трудности, связанные с определением филетических отношений семейств инфраотряда, а также других групп низших короткоусых, совершенно очевидны из сведений, приведенных в предыдущей главе. В фауногенетических исследованиях использование морфоэкологических характеристик насекомых имеет большое значение, поскольку в процессе эволюции организмов условия их жизни находят отражение в конкретных морфофизиологических адаптациях, с состоянием которых в систематике связано понятие «признак». Являясь своеобразными экологическими индикаторами, при реконструкции генезиса фаун они выступают в качестве объективного свидетельства пройденного исторического пути. В познании закономерностей исторического развития организмов Б. Б. Родендорф (1964) придавал особое значение функционально-экологической оценке морфологических преобразований в филогенезе. Сходным было мнение В. Хеннига (Hennig, 1981), считавшего не полноценными филогенетические исследования, предпринятые без учёта достижений «эволюционной биологии или экологии». Разнообразие морфоэкологических характеристик низших короткоусых наиболее выражено у личиночных форм. Среда обитания личинок различных групп низших двукрылых

отличается от сравнительно однородной среды обитания взрослых насекомых воздействием на организм большего количества разнообразных факторов при длительности их развития, составляющей около 90 % всего онтогенеза. Столь продолжительный срок существования личиночных форм предполагает увеличение доли воздействия внешних условий на структуру организма, что не могло не отразиться в филогенезе на видах в целом.

Приуроченность личинок разных видов к конкретным условиям развития обусловлена главным образом трофической ориентацией и характеризуется принадлежностью к конкретной морфоэкологической категории (жизненной форме). Достоверная оценка распределения личинок двукрылых в биотопах зависит от знания их исторической приспособленности к развитию в конкретных условиях, т. е. определения жизненной формы. Наиболее объёмная работа по определению жизненных форм личинок инфраотряда была проведена автором на основе изучения 115 видов слепней и значительного количества параллельно собранных личинок из близких семейств. Эти многолетние исследования в сумме с материалами других публикаций послужили основанием для составления системы жизненных форм личинок слепней (Андреева, 1982). Поскольку диапазон условий развития личинок слепней оказался наиболее широким по сравнению с тем, что известны в настоящее время для личинок низших короткоусых, есть основание полагать, что эта система применима для всех семейств короткоусых двукрылых с пассивным типом адаптаций. Сведения о морфоэкологическом и таксономическом разнообразии семейств инфраотряда обобщены в таблице 1.

Pelecorhynchidae. Представлено в Палеарктике однотонно окрашенными серовато-коричневатыми мухами рода *Glutops* небольших размеров 4–9 мм (рис. 1).

Таблица 1. Таксономические и биологические характеристики семейств инфраотряда Tabanomorpha

Table 1. Taxonomical and biological characteristics of the infraorder Tabanomorpha families

Семейство	Мировая фауна		Палеарктика		Срок развития	Жизненная форма
	родов	видов	родов	видов		
Pelecorhynchidae	3	47	1	4	1	1
Vermileonidae	4	31	3	22	1 ?	1
Rhagionidae	20	550	10	147	1–2 ?	1–2 ?
Athericidae	7	80	5	23	1–2	1
Tabanidae	133	4200	22	560	1–5	7

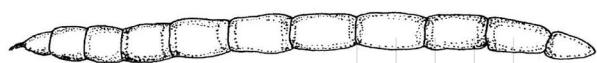


Рис. 1. Имаго и личинка *Glutops rossi*.

Fig. 1. Adult and larvae of *Glutops rossi*.



Рис. 2. Имаго и личинка *Rhagio tringarius* (Linnaeus, 1758).

Fig. 2. Adult and larvae of *Rhagio tringarius* (Linnaeus, 1758).

Встречаются на разреженных участках лиственных лесов в понижениях и надпойменных террасах (Кривошеина, 1971). Питаются нектаром, не разлетаясь далеко от мест выплода. Личинки гемигидробионты, развиваются на мелководьях прибрежной зоны небольших ручьев (Teskey, 1970).

Rhagionidae. Мухи большинства видов средней величины 6–15 мм с коническим брюшком от серо-коричневатого, рыжеватого, до почти чёрного цвета, крылья либо прозрачные, либо с бурыми пятнами (рис. 2). Ведут скрытый образ жизни, встречаются чаще на растительности среди деревьев, где хищные виды поджидают мелких насекомых; часть видов — нектарофаги, имеются сведения о кровососущих видах из родов *Bolbomyia* Loew, 1850 и *Symphoromyia* (Wiegmann et al., 2000). Виды рода *Ptiolina* Zetterstedt, 1842 освоили зону тундры, где их личинки минируют мхи. Личинок рода *Chrysopilus* автор находила в горах Казахстана и Кыргызстана во влажной почве горных склонов на высоте 1600–1800 м. Личинки многих видов *Rhagio* и *Symphoromyia* обитают в богатой органикой влажной почве опушек леса. Личинки рода *Chrysopilus* часто встречаются в избыточно увлажненной почве берегов водоёмов и ручьёв, имеются сведения о нахождении их в донном слое горных потоков (Neveu, 1972). В настоящее время трудно дать оценку действительному разнообразию личиночных форм семейства, поскольку они известны лишь для 4 родов.

Vermileonidae. Изящные, средних размеров мухи с узким удлинённым абдоменом от желтоватого до почти чёрного цвета со светлыми перевязями; крылья узкие, ноги удлинённые; питаются нектаром (рис. 3). Образ жизни известных личинок весьма необычен для двукрылых и сходен с таковым личинок муравьиных львов. Хищные личинки формируют в рыхлой почве ловчие воронки и питаются попадающими в них мелкими насекомыми.

Athericidae. Среднего размера мухи 7–8 мм, от серого до почти чёрного цвета со слегка расширенным абдоменом, густо покрытым волосками (рис. 4). Встречаются на растительности вдоль ручьёв и рек преимущественно в горах. Некоторые виды питаются нектаром, а также слизывая с листьев падь и воду. Известно, что самки *Suragina* Walker, 1860 нападают для кровососания на теплокровных, а *Aterix* Meigen,



Рис. 3. Имаго и личинка *Vermileo* sp.

Fig. 3. Adult and larvae of *Vermileo* sp.

1803 — на земноводных (Nagatomi, 1962). Яйца откладывают на листья деревьев над водой, на камни и другие надводные предметы (Nagatomi, 1960). Известные для трёх родов личинки гидробионты, преимущественно реофилы, были обнаружены среди водной растительности (Nagatomi, 1961), автором собраны из донного слоя горных потоков в Кыргызстане и Таджикистане. Личинки некоторых видов *Atherix* и *Atrichops* Verrall, 1909 развиваются и в равнинных реках, достигая умеренных широт.

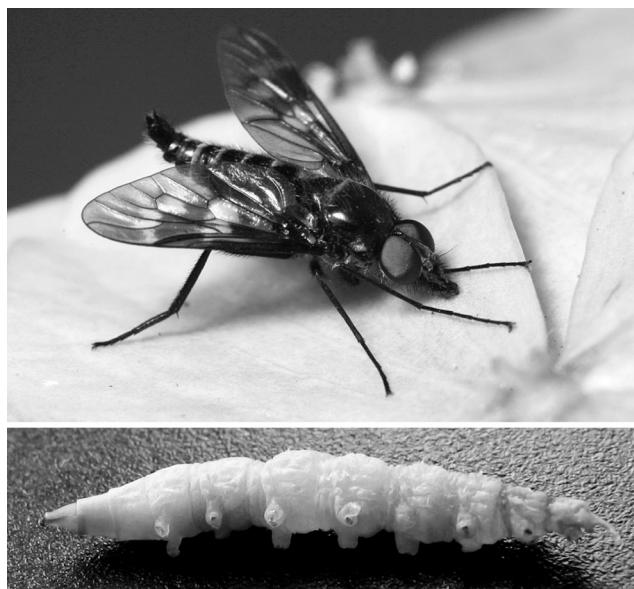


Рис. 4. Имаго и личинка *Atherix* sp.

Fig. 4. Adult and larvae of *Atherix* sp.

Tabanidae. При значительном видовом богатстве слепней, их внешний вид весьма разнообразен, — от узких продолговатых дождёвок до массивных похожих на шмелей териоплектесов, размеры 6–30 мм (рис. 5). Крылья хорошо развиты; у большинства видов прозрачные или с чёрными перевязями либо с бурыми пятнами. Активные мухи со стремительным полётом, могут разлетаться от мест выплода на расстояние до 2–4 км. Для созревания яиц самкам большинства видов необходимо кровососание, что определяет их вредоносность и роль многих видов в переносе возбудителей ряда трансмиссивных болезней. Самцы, а также самки активно питаются нектаром и слизывают падь. Личинки разных видов обнаружены в очень разнообразных по физическим условиям местообитаниях, как например: тундра, пустыня, высокогорные луга и горные потоки (Андреева, 1990). Спектр жизненных форм личинок, достоверно различимых по морфоадаптивным признакам, наиболее разнообразен не только среди низших двукрылых, но по известным на сегодня данным и для всего отряда. Личинки большинства видов сочетают хищничество и сапрофагию.

Приведенные характеристики показывают, что разнообразие жизненных форм личинок слепней, как и видовое богатство семейства во много раз превосходит остальные семейства инфраотряда. Экологическая экспансия личиночных форм не могла не отразиться на формообразовании в разных экологических группах семейства.

В любом экологическом явлении можно выявить эволюционный аспект. «Эволюция — это, по сути, экологический процесс, совершающийся по законам

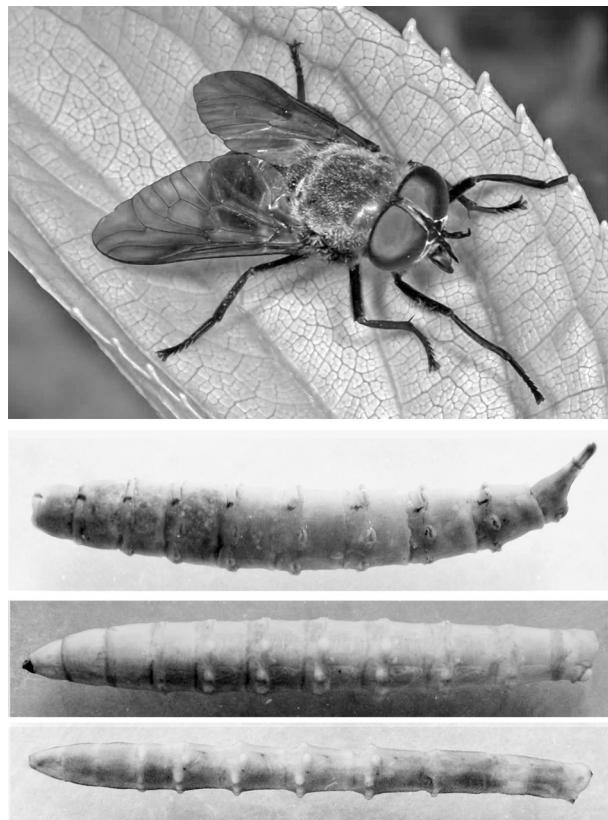


Рис. 5. Имаго *Dasyrhamphis ater* (Rossi, 1790) и личинки Tabanidae различных жизненных форм.
Fig. 5. Adult of *Dasyrhamphis ater* (Rossi, 1790) and different live forms of the Tabanidae larvae.

массовых, количественных явлений и биологическое разнообразие — его главный параметр» (Чернов, 2008: 85). В качестве основных характеристик, свойственных эволюционно перспективным организмам, были выделены: видовое богатство, степень адаптивной радиации (спектр жизненных форм), географическое распределение и структура популяций, что стало предметом исследований, результаты которых изложены в последующем разделе.

РЕЗУЛЬТАТЫ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нервная система

Жизнеспособность — это согласованность организации с её реакциями (Шмальгаузен, 1945). При изменении воздействия внешней среды преобразование количественных параметров в качественные пороговые реакции организма осуществляются нервной системой. Адаптация к необычайному разнообразию условий жизни привела к модификации нервной системы у различных насекомых. Впервые сравнительное исследование анатомии нервной системы насекомых и в том числе двукрылых, было проведено Э. Брандтом (Brandt, 1879); более широко в пределах отряда её строение рассмотрено Н. П. Кривошеиной (1969).

Общий план строения нервной системы исследованных представителей инфраотряда подобен таковому большинства двукрылых. В головной капсуле заключён центральный отдел нейрогуморальной системы, который состоит из двух синганглиев. Композиция надглоточного ганглия из трёх отделов обеспечивает координацию функций всех органов чувств. Несколько проще структура подглоточного ганглия, иннервирующего придатки ротового аппарата (Чайка, 2010). Далее следуют три грудных и, обычно, восемь брюшных нервных узлов, соединённых парными коннективами. В процессе эволюции проявляется общая тенденция сближения и слияния ганглиев и, соответственно, укорочения нервной цепочки. Это может происходить как в случае слияния сегментов при образовании определённых отделов тела (голова, грудь), так и в случае сохранения самостоятельности сегментов. Обособление грудного отдела насекомых, несущего органы движения, повлекло концентрацию и усиленное развитие трёх грудных ганглиев. Количество свободных абдоминальных ганглиев у различных видов короткоусых двукрылых может быть представлено от шести до полного слияния их с грудными ганглиями. Со степенью развития центральной и периферической нервной системы насекомых связана секреция и взаимодействие гормонов, регулирующих жизненно важные процессы линьки, метаморфоза, диапазузы и др. Нейросекреторные клетки расположены во всех ганглиях центральной нервной системы, их секрет играет большую роль в интеграции нервной и эндокринной активности (Кинд и др., 1983)

Считается, что по строению нервной системы можно оценить степень эволюционного развития насекомых. Для большинства имаго короткоусых прямощовных свойственна нервная система с компактно расположенными грудными ганглиями и в различной степени разобщенными брюшными; максимальное их количество — 12 и лишь в редких случаях — меньше (Кривошеина, 1969).

У *Rhagio scolopaceus* Linnaeus, 1758 два хорошо развитых грудных ганглия практически слиты, третий, такого же размера, отстоит от них на треть своей величины; последующие ганглии брюшной цепочки значительно удалены друг от друга, а два последних слиты, находясь в области VI сегмента (рис. 6, а). Грудные ганглии *Atherix ibis* Fabricius, 1798 разобщены между собой на треть своего размера; расположение узлов брюшной цепочки в общих чертах сходно с *R. scolopaceus*. У слепней три грудных ганглия полностью слиты; в брюшной цепочке отмечается укорочение коннективов (рис. 6, б), выраженное в различной степени, в зависимости от видовой принадлежности. Все шесть ганглиев брюшной цепочки

Pangonius pyritosus Loew, 1859 отстоят друг от друга; у видов трибы *Tabanini* и рода *Chrysops* Meigen, 1803 среднебрюшные ганглии в различной степени сближены, а два последних слиты; у *Haematopota pallens* Loew, 1871 практически слиты три последних абдоминальных ганглия.

Отличия образа жизни и функций взрослых и личиночных форм определяют морфологию нервной системы последних. Строение нервной цепочки у личинок *Glutops semicanus* Krivosheina, 1971 и *R. scolopaceus* слабо различимо. Почти вплотную сближены грудные ганглии, но коннективы между ними ещё просматриваются; несколько дальше отстоит первый узел брюшной цепочки, последующие пять узлов расположены гомономно в брюшных сегментах и лишь два последних сближены, находясь в седьмом сегменте (рис. 6, c, d). У личинок *A. ibis* грудные ганглии разобщены на половину своей длины, а брюшная цепочка состоит из пяти ганглиев (рис. 6, e). Наибольшей концентрации достигла нервная система личинок слепней — она представлена смешённым к голове комплексом плотно слитых всех ганглиев (рис. 6, f). Это указывает на максимальную интеграцию всех нервных процессов и отражает активность образа жизни, свидетельствуя о совершенстве всей организации (Родендорф, 1964: 25). Для основной части двукрылых характерна большая концентрация нервных ганглиев у имаго, чем у личинок (Кривошеина, 1969).

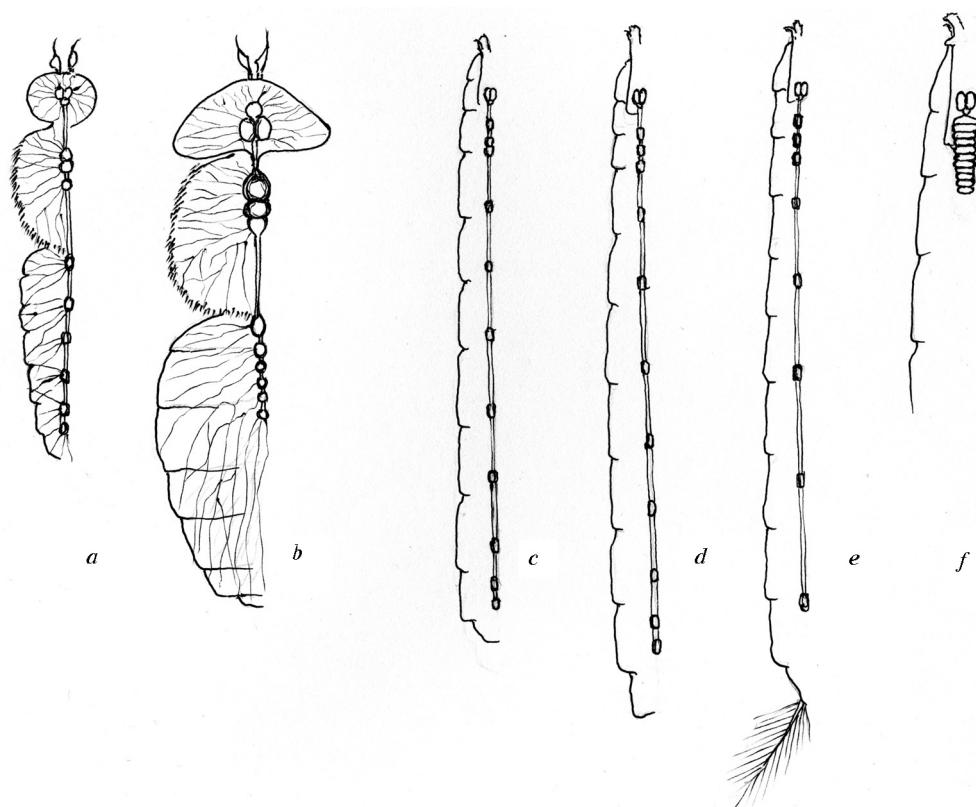


Рис. 6. Схематическое изображение нервной системы представителей инфраотряда (*a-b* — имаго, *c-f* — личинки): *a* — *R. scolopaceus*; *b* — *Tabanus* sp.; *c* — *G. rossi*; *d* — *R. scolopaceus*; *e* — *A. ibis*; *f* — *Tabanus* sp.

Fig. 6. Outline of the infraorder members nervous system (*a-b* — adult, *c-f* — larvae): *a* — *R. scolopaceus*; *b* — *Tabanus* sp.; *c* — *G. rossi*; *d* — *R. scolopaceus*; *e* — *A. ibis*; *f* — *Tabanus* sp.

Покровы и их производные

Покровы живых организмов находятся в исключительных условиях по сравнению с внутренними органами, поскольку, обеспечивая их защиту и поддерживая гомеостаз организма, они постоянно испытывают воздействие изменяющихся условий внешней среды. Ткани покровов и их производные, исполняют функции разнообразных органов чувств (механо-, термо-, хемо-, фоторецепторов), своевременно воспринимая информацию об изменении окружающих условий и обеспечивая выживание организмов. Насколько разнообразны функции покровов (защитная, скелетная, барьера, сенсорная, маскирующая), настолько богата информация об условиях жизни и адаптивных возможностях конкретного организма. Жизнь обеих активных форм насекомых в средах, кардинально различающихся разнообразием физических факторов и воздействием их на организм, обусловила ряд особенностей в строении покровов и их производных у взрослых и личинок.

Однотипность среды обитания взрослых насекомых, где изменения затрагивают в основном степень влажности, инсоляции и температуры, стала причиной общности строения покровов не только двукрылых, но и многих других насекомых, ведущих наземный образ жизни. Сведения о строении покровов и экзоскелета имагинальных форм, по сочетанию эластичности и склеротизации, совершенных для выполнения разнообразных жизненных функций, можно найти в энтомологических пособиях (Шванвич, 1949; Росс и др., 1985). Различия в морфологии наружных структур и органов в пределах инфраотряда очевидно более тесно связаны с филогенетическими особенностями каждого из надвидовых таксонов, а также образом жизни.

Окраска большинства видов в семействах чаще покровительственная, за небольшим исключением; так, у некоторых видов рагионид яркая золотисто-жёлтая окраска брюшка, а слепни рода *Therioplectes* Zeller 1842 очень похожи на шмелей по окраске и густому опушению. Степень опушения имеет преимущественно видовую специфику; обычно волоски и хеты расположены на голове и груди, но есть и частные особенности: у атерицид плотный покров из волосков поsegmentно покрывает брюшко, что, вероятно, создает эффект несмачиваемой поверхности; у вермилеонид глянцевитое тело густо покрыто короткими сетами, очевидно, для предотвращения налипания песка.

Детали строения антенн разнообразны в пределах различных родов семейств, но у всех представителей инфраотряда они состоят из трёх членников, пальпы — из двух членников. Фасеточные глаза хорошо развиты: у глютопс, рагионид и атерицид разделены лобной полоской различной ширины, несколько сближены у вермилеонид и занимают всю верхнюю часть головы у самцов слепней, у самок ширина лобной полоски варьирует. Грудной отдел умеренно развит у глютопс, несколько сильнее у видов остальных семейств и особенно сильно у табанид. Совершенствование лётных качеств у видов крупных и средних размеров в этом семействе повлекло активное развитие грудных мышц и образование крепкой груди.

Скорость и маневренность полёта насекомых повышалась усиливанием костализации переднего края крыла и оптимизацией его формы и структур, обеспечивающих улучшение аэродинамических свойств. Анализируя с морфофункциональных позиций крылья различных двукрылых, Б. Б. Родендорф (1951) классифицировал крылья представителей инфраотряда и ещё не менее 10 семейств как тягово-подъёмный многожилковый табаноидный тип. Для этого типа крыльев наряду с архаичностью жилкования им отмечена высокая специализация в строении базили, что характеризует насекомых с активным и быстрым полётом, а также расширение задних частей крыла, обеспечивающее маневренность полёта. Увеличение размеров насекомых (в основном табанид) повлекло за собой утолщение передних жилок (костальной, радиальной, субкостальной), возникновение

фрагмы и уплотнение ячеек базиали. Частные отличия костализации, формы и размера крыльев, а также покровных образований на их пластинке коррелируют с масой тела насекомых и образом жизни, определяющим характер полёта. Ноги видов инфраотряда классифицированы как «цепкие невооруженные» (Родендорф, 1951). Ноги такого типа позволяют прочно удерживаться на субстрате и быстро передвигаться по нему. Хорошо развитые макроструктуры — пульвиллы и эмподий вместе с парой коготков — образуют совершенный по цепкости и рецепции аппарат. Количество видимых сегментов брюшка в пределах семейств — 7–9.

Структура покровов и внешних кутикулярных образований у личинок представителей инфраотряда очень разнообразна, что обусловлено условиями среды обитания. Большинство из них развиваются в почвах различных по структуре и влажности либо находящихся на них субстратах растительного и животного происхождения. Свойства среды обитания оказывают влияние не только на особенности строения покровов и их производных, но также и на форму тела. Прямая зависимость между плотностью почв и их формообразующим влиянием на форму тела и локомоторных придатков личинок была рассмотрена ранее (Андреева, 1982, 2005). В водной среде развиваются все личинки, известные в настоящее время для трёх родов атерицид, около 10 % видов табанид из четырех родов и отдельные виды рагионид рода *Sympathomysia*.

Покровы личинок глютопс, рагионид и большинства табанид упругие прочные глянцевые, полупрозрачные или белого цвета отчетливо сегментированы. У части видов табанид тело зеленоватого или коричневого оттенка, покрыто пятнами и поясками хетоидных полей, иногда занимающих большую часть его поверхности. Сероватые или охристые матовые зернистые структуры покровы личинок вермилеонид густо покрыты мелкими хетоидами, за исключением межсегментных поясов. Неглубокая поперечная складчатость их эластичных покровов в области грудных сегментов создаёт видимость дополнительной сегментации тела. На латеральных иентральной поверхностях находятся длинные жёсткие щетинки.

Поверхность всех сегментов тела личинок атерицид покрыта мелкими плоскими хетоидами удлинённой формы. Эти образования, похожие на чешуйки, очевидно, являются проприоцептивными органами для информации о скорости воды и положении тела (рис. 7, *a*). На латеральных и дорсолатеральных поверхностях брюшных сегментов расположены парные выросты; боковые поверхности подобных выростов на терминальном сегменте у некоторых видов несут ряды очень длинных волосков.

У всех личинок слепней глянцевые участки сегментов перемежаются хорошо заметными межсегментными поясами, густо покрытыми хетоидами. Их ширина неодинакова у личинок различных морфоэкологических типов, а форма хетоидов удивляет разнообразием, но соответствует некоторым закономерностям: у водных форм они значительно удлинены и иногда похожи на волосы (рис. 7, *b-f*); у обитателей плотных субстратов — шиповатые или бугристые (рис. 7, *g-i*). Наибольшим разнообразием не только формы хетоидов, а и различных производных покровов — выростов, прианальных структур отличаются личинки филогенетически более ранних таксонов; у видов более позднего формирования хетоиды однообразны — в виде щетинок, унифицированы прианальные складки, выросты отсутствуют.

Условия развития организмов в почве и наземных субстратах определяются сочетанием различных характеристик почвы, но наиболее важным фактором для её обитателей является влажность. Исторический процесс освоения насекомыми верхнего слоя почвы оказался возможным благодаря соответствующим адаптациям, и те из них, которые были направлены на сохранение водного баланса, признаны наиболее важными (Гиляров, 1970).

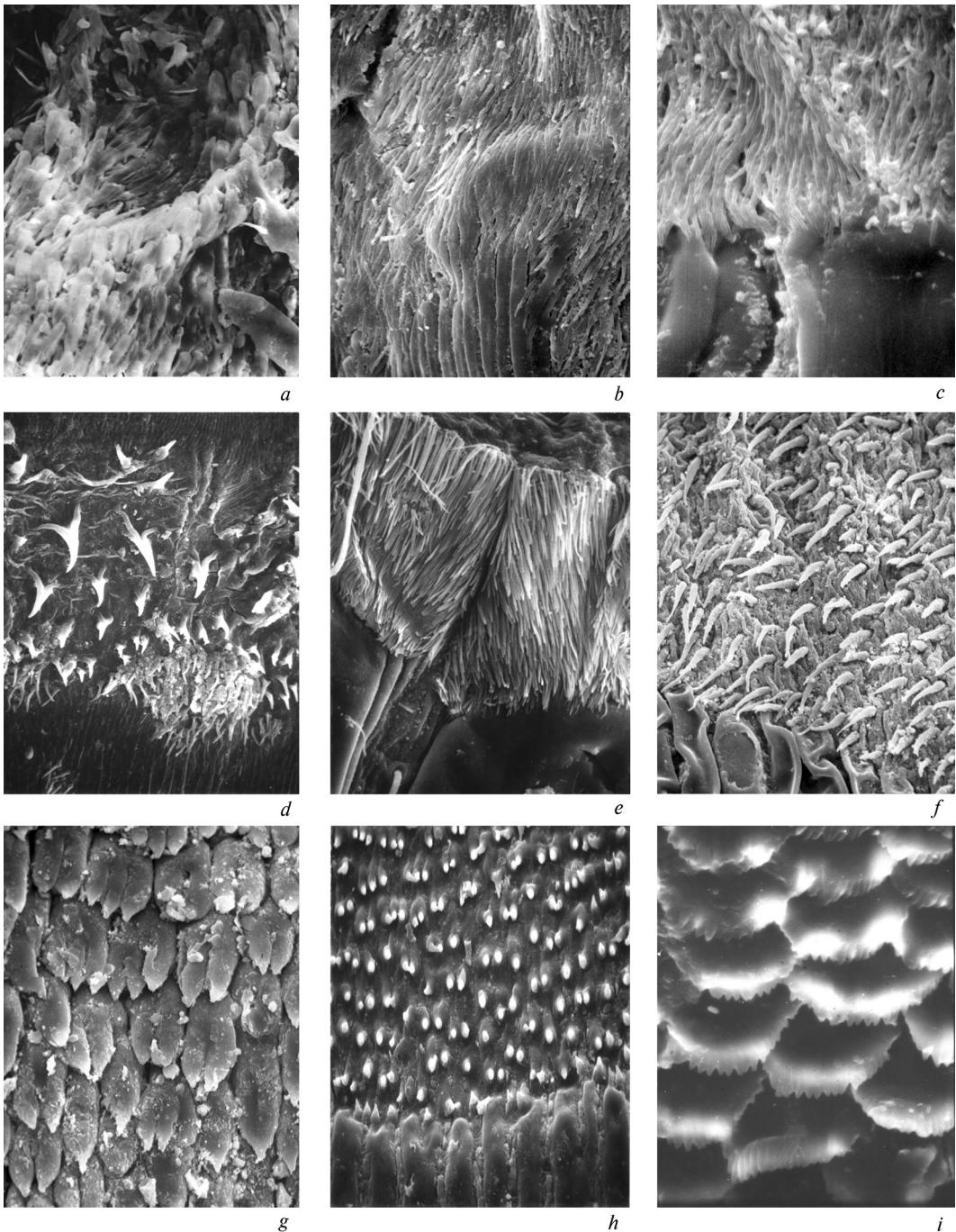


Рис. 7. Форма хетоидов, расположенных на межсегментных поясах личинок различных жизненных форм (а-ф — реофилы и гидробионты, г-и — эдафобионты): а — *Atherix* sp.; б — *Chrysops relictus* Meigen, 1820; в — *Nemorius caucasicus* Olsufjev, 1937; д — *C. (T.) hyalipennis* Stackelberg, 1926; е — *Nagatomia melanica* Murdoch et Takahasi, 1961; ф — *T. atropathenicus* Olsufjev, 1937; г — *Stonemyia* (probably) *tranquilla* (Osten-Sacken, 1875); х — *Dasyrhampus umbrinus* (Meigen, 1820); и — *Pangonius pyritosus* (Loew, 1859).

Fig. 7. The shape of microtrichiae on intersegmental furrows of the different life forms larvae (a-f — reophilous and hydrobiants, g-i — edaphobionts): a — *Atherix* sp.; b — *Chrysops relictus* Meigen, 1820; c — *Nemorius caucasicus* Olsufjev, 1937; d — *C. (T.) hyalipennis* Stackelberg, 1926; e — *Nagatomia melanica* Murdoch et Takahasi, 1961; f — *T. atropathenicus* Olsufjev, 1937; g — *Stonemyia* (probably) *tranquilla* (Osten-Sacken, 1875); h — *Dasyrhampus umbrinus* (Meigen, 1820); i — *Pangonius pyritosus* (Loew, 1859).

Непостоянство режима влажности почв — наиболее опасный фактор для насекомых, и проблема водного баланса в организме решается в их эволюции как оптимизацией соотношения размеров тела, так и совершенствованием структуры покровов. У насекомых в образовании водонепроницаемого барьера участвуют все слои покровов, но главная роль принадлежит эпидермальному слою, в состав которого входят цементные, восковые и липидные соединения (Baker, 1978; Hadley, 1980). Изменение соотношения толщины разных слоёв кутикулы в зависимости от влажности среды обитания у личинок насекомых из отрядов жесткокрылых и двукрылых было установлена ранее (Семёнова, 1960; Семёнова, Родионова, 1961). Измерения толщины эпидермального слоя и содержания жироподобных соединений в кутикуле личинок слепней и некоторых видов других семейств, обитающих в средах различной влажности, показали, что толщина слоя эпидермиса у эдафобионтов в 2,5–3 раза больше, чем у гидробионтов (табл. 2); содержание жироподобных соединений соответственно в 2,6 раза выше (табл. 3).

Гибкость и подвижность, особенно необходимая обитающим в почве насекомым, во многом зависит от структурных изменений покровов в области межсегментных сочленений. Последние очень различаются у личинок видов каждого из семейств инфраотряда, что в различной степени обеспечивает способность тела к телескопическому сокращению. Слабо выраженные межсегментные пояса личинок глютопс покрыты столь же плотными покровами, как и срединные участки сегментов, что не позволяет им втягиваться телескопически для сокращения тела. В межсегментных участках личинок видов из родов *Rhagio* и *Symphoromyia* слой эпидермиса на 15–18 % тоньше, чем в срединных частях сегментов. Межсегментные пояса личинок рагионид несколько шире и визуально более явственно выражены, чем у личинок глютопс, однако при телескопическом сдвигании сегментов длина их тела сокращается менее чем на 20 %. Наиболее выражены межсегментные пояса у личинок табанид, длина их тела при сжатии сокращается почти наполовину. В области межсегментных поясов у личинок большинства видов слепней эпидермальный слой тоньше на 25–30 % по сравнению со срединной

Таблица 2. Толщина слоя эпидермиса в средней части V–VII сегментов личинок некоторых видов
Table 2. The thickness of the epicuticular layer in the middle part of V–VII segments of some species larvae

Жизненная форма	Вид	Толщина, мкм	$ x - \bar{x} $	$(x - \bar{x})^2$
Гидробионты	<i>T. atropathenicus</i>	0,64	0,27	0,0729
	<i>T. filipjevi</i>	0,83	0,08	0,0064
	<i>T. canipalpis terterjani</i>	0,98	0,05	0,0025
	<i>H. erberi</i>	0,90	0,01	0,0001
	<i>T. leleani</i>	0,98	0,07	0,0049
	<i>Ath. ibis</i>	0,97	0,06	0,0036
Гемигидробионты	<i>T. miki</i>	0,95	0,04	0,0016
	<i>T. spectabilis</i>	0,79	0,12	0,0144
	<i>T. autumnalis</i>	1,09	0,28	0,0784
	<i>Chrysopilius auratus</i>	1,00	0,09	0,0081
	$\bar{x} = 0,91$		$S_{\bar{x}} = 0,046$	
Эдафобионты	<i>T. sudeticus</i>	1,82	0,18	0,0324
	<i>P. aprica</i>	1,81	0,19	0,0361
	<i>T. persimilis</i>	1,63	0,37	0,1369
	<i>T. sabuletorum</i>	2,31	0,31	0,0961
	<i>Vermileo vermilio</i>	2,43	0,43	0,1849
$\bar{x} = 2,00$		$S_{\bar{x}} = 0,156$		

Таблица 3. Процентный состав жировых веществ в покровах личинок различных жизненных форм
Table 3. The percentage of lipid content in cuticula of different morphoecological types of larvae

Жизненная форма	Вид	Содержание жироподобных веществ, %	$ x - \bar{x} $	$(x - \bar{x})^2$
Гидробионты	<i>T. atropathenicus</i>	0,43	0,02	0,0004
	<i>T. filipjevi</i>	0,44	0,01	0,0001
	<i>Atherix ibis</i>	0,49	0,04	0,0016
$\bar{x} = 0,44$		$S_{\bar{x}} = 0,019$		
Эдафобионты	<i>Fh. aprica</i>	1,05	0,05	0,0025
	<i>T. persimilis</i>	1,00	0,10	0,0100
	<i>T. semiargenteus</i>	1,03	0,07	0,0049
	<i>T. sabuletorum</i>	1,08	0,02	0,0004
	<i>Vermileo vermileo</i>	1,36	0,26	0,0676
$\bar{x} = 1,10$		$S_{\bar{x}} = 0,065$		

частью сегментов; у обитателей водной среды он может быть прерывистым или отсутствует вообще. Соответственно, покровы в этих участках более проницаемы для воды и растворенных в ней веществ, что подтверждают опыты с витальными красителями и известно из публикаций (Семёнова, 1962). Соотношение площа-ди глянцевых участков покровов и покрытых хетоидами у личинок гидробионтов и пустынных псаммобионтов различается на 30 % (табл. 4). Совершенно очевидно, что соответствие участков покровов с различной степенью проницаемости условиям развития личинок разных жизненных форм свидетельствует о высоких адаптивных потенциях представителей семейства.

Локомоторные придатки

Не менее важна функция покровов как наружного скелета, обеспечивающего возможности передвижения. Движение — важнейшая способность живых организмов, с которой связана эффективность жизненно важных потребностей: питания, расселения, защиты, миграции. В зависимости от уровня организации почвенных личинок, для которых характерна удлинённая форма тела, движение

Таблица 4. Соотношение площадей покровов с разной степенью проницаемости у личинок слепней различных жизненных форм

Table 4. Proportion of integument areas with various degree of permeability in different morphoecological types of larvae

Жизненная форма	Вид	Глянцевые, %	Хетоидные, %	Их соотношение	$ x - \bar{x} $	$(x - \bar{x})^2$
Гидробионты	<i>T. atropathenicus</i> Ols.	57,0	43,0	1,33	0,37	0,2689
	<i>T. shelkovnicovi</i> Param.	61,4	38,6	1,59	0,11	0,0228
	<i>H. ukrainica</i> Ols.	65,0	35,0	1,86	0,16	0,0534
Гемигидробионты	<i>T. autumnalis</i> L.	66,5	33,5	1,99	0,29	0,1721
	<i>T. laetetinctus</i> Beck.	58,0	42,0	1,38	0,32	0,2006
	<i>T. miki</i> Br.	67,0	33,0	2,03	0,33	0,2222
		$\bar{x} = 1,69$		$S_{\bar{x}} = 0,307$		
Эдафобионты	<i>T. sudeticus</i> Zell.	84,0	16,0	5,25	1,14	2,5992
	<i>T. tergestinus</i> Egg.	85,5	14,5	5,90	0,49	0,4802
	<i>T. persimilis</i> Dol. & Andr.	86,5	13,5	6,41	0,02	0,0008
	<i>N. crassinervis</i> Villen.	89,0	11,0	8,00	1,61	5,1842
		$\bar{x} = 6,39$		$S_{\bar{x}} = 1,173$		

осуществляется двумя способами. Наиболее примитивным — при помощи волнообразного изгибания тела и «гидравлическим». Тонкое длинное тело личинок глютопс лишено каких-либо двигательных структур; в области брюшных сегментов развиты лишь продольные мышечные тяжи, длина которых перекрывает длину отдельных сегментов. При подобном строении мышечного мешка и слабо развитых межсегментных сочленениях их тело не способно к телескопическому сжатию. Единственная возможная для них форма движения — волнообразное изгибание тела. Личинки других семейств могут использовать такую форму движения: вермилеониды — для построения ловчих воронок; гидробионты — в воде при отсутствии точки опоры; но для передвижения в почве они используют «гидравлический» способ. Сжимание кожно-мышечного мешка в задней части тела приводит к повышению его тургора и последующему выдвижению передних сегментов. Такой тип движения наиболее эффективен, не требует развития большой массы мышечной ткани и ведёт к прогрессивным изменениям как внутреннего строения, в частности нервной системы, так и внешнего — тело становится более компактным, уменьшается его длина (Зенкевич, 1944).

Помимо усовершенствования типа движения в процессе эволюции у личинок семейств инфраотряда, за исключением глютопс, происходило развитие внешних двигательных структур, соответствующих условиям их обитания. Первичными вспомогательными двигательными образованиями, по мнению автора, следует считать складчатые выступы экзокутикулы со склеротизированным зубчатым краем. Такие структуры имеются на слабо развитых двигательных валиках личинок рагионид (рис. 8, *a*, *b*), а также на межсегментных поясах личинок филогенетически более ранней трибы табанид *Pangoniini* наряду с двигательными придатками (рис. 7, *i*). У личинок вермилеонид, обитающих в сыпучих субстратах, опорно-двигательную функцию выполняют длинные жесткие щетины, расположенные вдоль тела латерально и поперек тела, перед терминальным сегментом. Параллельно с развитием отмеченных двигательных структур, у личинок большинства семейств постепенно увеличивалась роль опорных образований, выступающих над поверхностью тела — двигательных валиков и бугорков. Двигательные (локомоторные) придатки личинок — несочленённые и нерасчленённые образования, снабжённые мускулатурой. Их форма, степень развития и вооружение апикальной части преимущественно зависит от образа жизни личинок, а количество — от таксономической принадлежности. Эти образования имеются наentralной поверхности части брюшных сегментов у личинок вермилеонид, хорошо развиты у личинок атерицид и наиболее разнообразны у личинок различных жизненных форм в семействе табанид, отличаясь количеством и расположением в различных таксономических группах.

Жизнь в водной среде не требует для передвижения столь больших усилий, как в почве, однако, чтобы противостоять волнению воды или быстрому течению необходимы соответствующие фиксирующие структуры. Такими образованиями у реофильных личинок атерицид и табанид являются двигательные бугорки, удлинённые более чем втрое по сравнению с почвенными личинками. Их апикальные части вооружены крепкими крючьями или щетинками (рис. 8, *c*, *d*).

При движении личинок часть опорной нагрузки несут прианальные бугры, расположенные на centralной поверхности терминального сегмента всех личинок инфраотряда. В зависимости от видовой принадлежности они могут быть различной величины, окружены прианальными складками — сплошными (рис. 9, *c*, *e*) или разделенными на части (рис. 9, *f*), а также снабжены валиками или различной формы выростами. Удивительно, что до последнего времени это разнообразие структур в систематике нередко остаётся без внимания. Наиболее развиты прианальные бугры у личинок табанид и атерицид (рис. 9, *d-f*), несколько менее —

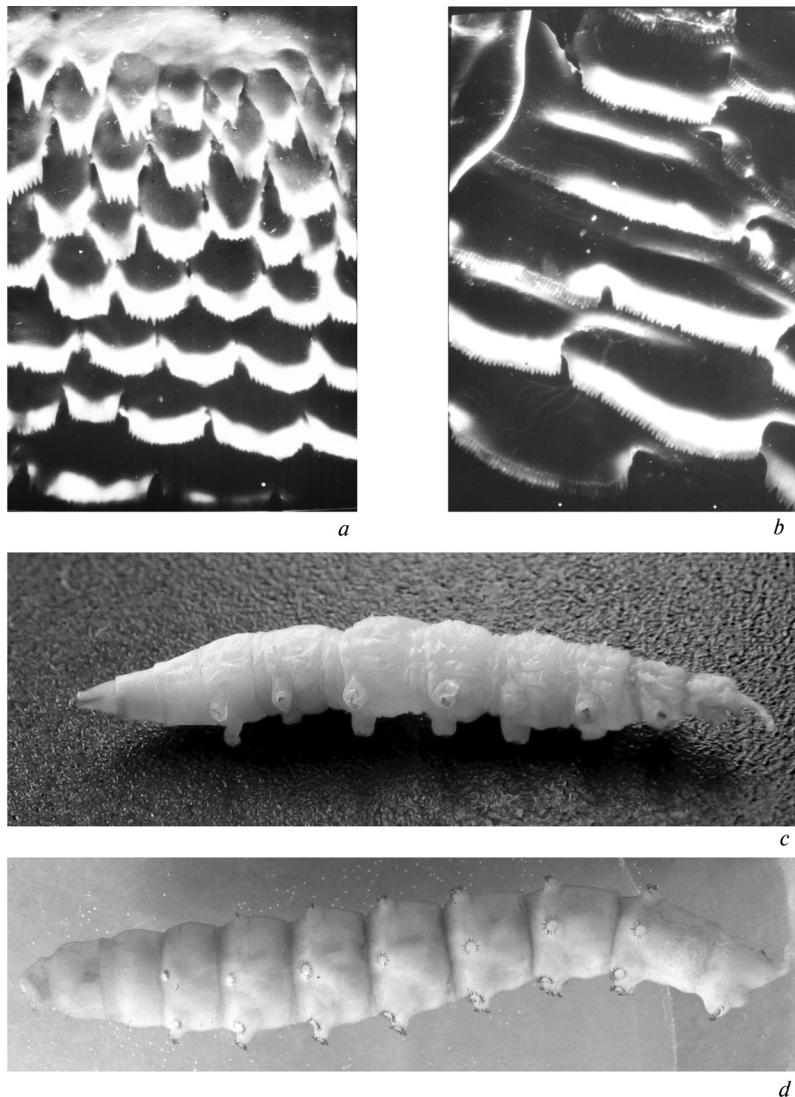


Рис. 8. Локомоторные структуры личинок: *a-b* — экзокутикулярные складчатые структуры на валиках *Rhagio* sp. (*a* —латерально, *b* —вентрально); локомоторные при寒冬: *c* — *Atherix* sp.; *b* — *T. shelkovnikovi* Paramonov, 1934.

Fig. 8. Locomotive structures of the larvae: *a-b* — exsocietal pleated structures on the moving bridges of *Rhagio* sp. (*a* — laterally, *b* — ventrally); locomotive appendages *c* — *Atherix* sp.; *b* — *T. shelkovnikovi* Paramonov, 1934.

у рапионид (рис. 9, *b*), а у личинок вермилеонид анальные бугры вrudиментарном состоянии (рис. 9, *c*). Исследование степени развития прианальных бугров и структуры их покровов у мусцид и трёх семейств низших короткоусых в зависимости от влажности местообитания личинок предполагает их осморегуляторную функцию (Stoffolano, 1970; Komnick et al., 1975). В зависимости от условий, в которых развиваются личинки различных видов, эти органы могут быть расположены на разном расстоянии от межсегментного сочленения. Расположение их непосредственно у границы терминального сегмента явно служит защитой от потери влаги при телескопическом сокращении тела и характерно для обитателей периодически пересыхающих почв.

Совершенствование формы движения в процессе освоения новых по своим свойствам субстратов приводит также к внутренним изменениям. Сравнительное

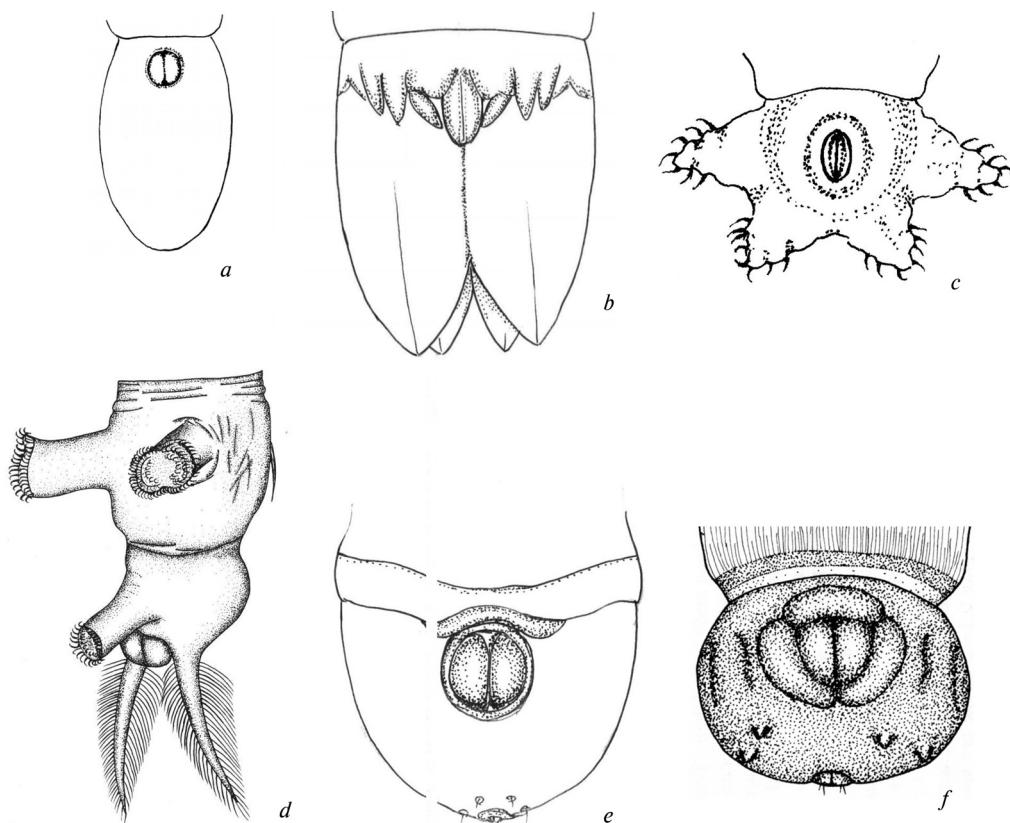


Рис. 9. Терминальный сегмент личинок (вентрально): а — *G. rossi*; б — *Rhagio* sp.; в — *Vermileo* sp.; д — *Atherix* sp.; е — *P. pyritosus*; ж — *Silvius (H.) zaitzevi* Olsufjev, 1941.

Fig. 9. Terminal segments of larvae body (ventrally): a — *G. rossi*; b — *Rhagio* sp.; c — *Vermileo* sp.; d — *Atherix* sp.; e — *P. pyritosus*; f — *Silvius (H.) zaitzevi* Olsufjev, 1941.

изучение личинок табанид филогенетически более раннего и позднего формирования позволило выявить происходившую в процессе эволюции редукцию диагональных мышечных тяжей в области средне-брюшных сегментов и их замену на поперечные (Андреева, 2005).

Дыхательная система

Строение дыхательной системы обеих активных форм представителей инфраотряда в общих чертах подобно большинству двукрылых. По паре торакальных дыхалец имаго расположены латерально на границе передне- и среднегруди, средне- и заднегруди; каждый из абдоминальных сегментов также снабжён дыхальцами. Через них воздух попадает в атриум и далее в парные латеральные трахейные стволы, от которых ко всем органам отходят ответвления более мелких трахей и трахеол. Сравнительное исследование доступного материала показало, что у *Tabanus autumnalis* Linnaeus, 1761 и *T. sudeticus* Zeller, 1842 воздушные мешки более развиты, чем у *Rhagio scolopaceus*, *Chrysopilus auratus* и *Atherix ibis*, также у слепней более разветвлена система трахеол в грудных сегментах и в области яичников у самок.

В трахейной системе личинок основными являются дорсальные стволы; у гемигидробионтных личинок некоторых видов слепней они расширены и выполняют гидростатическую роль. На уровне каждого сегмента основные трахейные стволы соединены анастомозами; в области различных органов трахеи разветвляются, образуя

мелкие трахеолы, оплетающие их. Некоторые отличия для личинок разных семейств могут иметь место в расположении мелких трахей и густоте ветвления трахеол в грудных сегментах (Whitten, 1955). Более специфичны для многих групп двукрылых периферические отделы, контактирующие с внешней средой. Хотя основные черты строения дыхалец двукрылых сходны у всех форм и даже в пластроне яиц, поскольку аппарат дыхалец в основе своей консервативен (Keilin, 1944), но благодаря пластичности эпителиальной ткани их наружное оформление в значительной мере подвержено адаптациям. Система аэрации у большинства личинок инфраотряда состоит из двух пар дыхалец — проторакальных и терминальных. Проторакальные дыхальца устроены сравнительно просто: на слабо ограниченной стигмальной пластинке расположено от двух до семи дыхательных отверстий, которые через небольшой атриум ведут в полость трахей. Несколько сложнее устройство терминальных дыхалец: на ограниченной валиком или перитремой от остальной части покровов стигмальной пластинке по окружности расположены продолговатые или округлые дыхательные отверстия, снабженные кутикулярным фильтром (рис. 10, *a*). Они ведут в более или менее объёмный атриум, заполненный скоплением структур дыхальцевого фильтра (рис. 10, *c*). Количество, расположение и степень развития дыхалец у личинок различных семейств неодинаково.

Функциональность пары проторакальных дыхалец личинок глютопс подвергается сомнению, ввиду очень малых размеров — 0,03 мм и наличия прозрачной тонкой плёнки, отделяющей дыхательные отверстия от полости трахей (Teskey, 1970). Возможно, дыхание осуществляется осмотическим путём, а плёнка заменяет функции фильтра атриума, в данном случае отсутствующего. Рудименты терминальных дыхалец видны через полупрозрачные покровы в углублении на вершине заднего конца тела.

Проторакальные дыхальца личинок рагионид сравнительно слабо развиты; терминальные — расположены на линии перегиба между двух пар терминальных долей у личинок видов *Rhagio* — смыкание долей защищает дыхальца от внешних воздействий (рис. 11, *a*), а у видов *Syphoromyia* — на внутренней поверхности верхних терминальных долей (рис. 11, *b*). Стигмальные пластины личинок рагионид различных видов отличаются формой и количеством дыхательных отверстий, сложностью кутикулярного фильтра, формой линочного шва и величиной атриума.

На стигмальной пластине проторакальных дыхалец личинок вермилеонид расположено 5–6 дыхательных отверстий; сложнее строение терминальной пары,

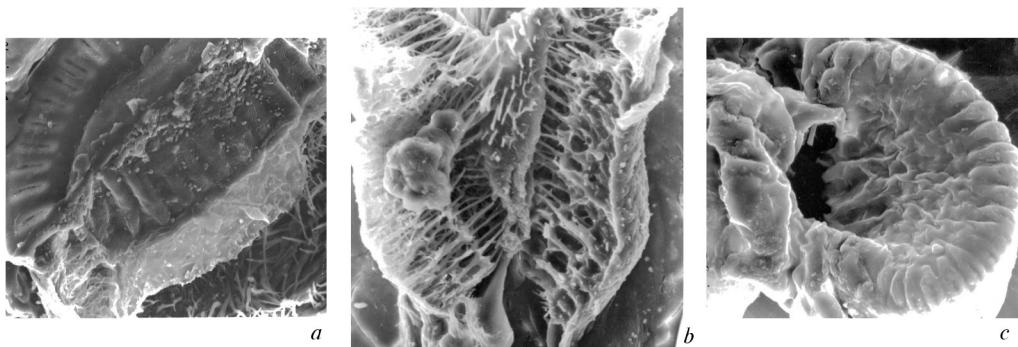


Рис. 10. Строение дыхалец личинок: *a* — вертикальный срез через стигмальную пластинку терминального дыхальца *Rhagio* sp.; *b* — то же, срез через атриум; *c* — внешний вид торакального дыхальца куколки *T. bovinus*.

Fig. 10. The structure of larvae spiracles: *a* — vertical section of the stigmal plate of *Rhagio* sp. terminal spiracle; *b* — same, vertical section of atrium; *c* — external view of thoracal spiracle of *T. bovinus* pupa.

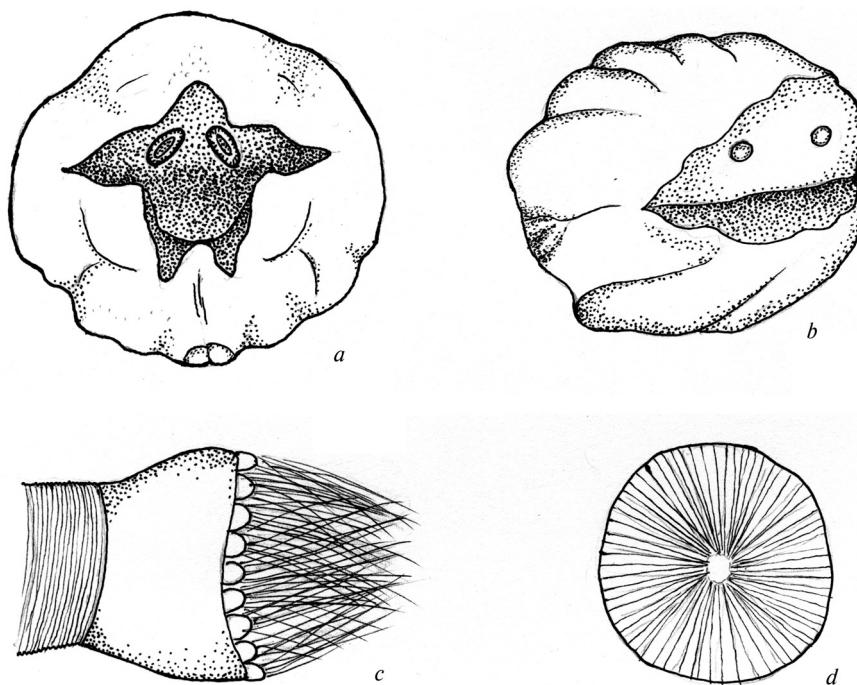


Рис. 11. Внешний вид терминальных дыхальцев личинок: *a* — *Rhagio notatus* (Meigen, 1820); *b* — *Symporomyia* sp.; *c* — *Vermileo* sp.; *d* — то же, стигмальная пластина (а-б по: Rozkosny, Spitzer, 1965; с-д по: Vimmer, 1931).

Fig. 11. External view of the larvae terminal spiracles: *a* — *Rhagio notatus* (Meigen, 1820); *b* — *Symporomyia* sp.; *c* — *Vermileo* sp.; *d* — same, stigmal plate (*a-b* after: Rozkosny, Spitzer, 1965; *c-d* after: Vimmer, 1931).

локализованной по бокам дорсальной поверхности последнего сегмента, ближе к его концу. На отделённой от остальных покровов перитремой стигмальной пластинке веерообразно расположены дыхательные отверстия, ведущие в ёмкий атриум со структурами дыхальцевого фильтра (рис. 11, *c*, *d*); снаружи дыхальца защищены окружающими его жесткими изогнутыми щетинками (Vimmer, 1931).

Единственное терминальное дыхальце личинок атерицид расположено на дорсальной поверхности в задней части последнего сегмента между двумя терминальными выростами (рис. 13, *a*). Дыхательный сифон не выдвигается наружу более чем на высоту расположения стигм, а при втягивании вовнутрь сегмента защищён замыкательным аппаратом, состоящим из окружающей дыхальце кутикулярной складки, которая снабжена мускулатурой. Необычное для двукрылых строение дыхальца сходно с таковым личинок слепней и будет рассмотрено ниже.

Проторакальные дыхальца личинок слепней погружены под покровы переднегрудного сегмента и прорастают наружу непосредственно перед оккулированием (рис. 10, *c*); терминальные — расположены на апикальной части последнего сегмента. По наружному строению и функциональному устройству они совершенно отличны от дыхательных структур других личинок, помимо атерицид. По внешнему виду терминальные дыхальца атерицид и табанид сходны с таковыми лишь ещё в семи семействах отряда. Конечные части обоих стволов дорсальных трахей сжаты в медианной плоскости, охвачены интимой и кутикулярным кольцом; на их апикальной части находятся щелевидные кутикулярные фильтры (рис. 12, *a*; 1, *b*). Через фильтры воздух попадает в дыхательную камеру — атриум, представляющий собой конечный участок трахей (рис. 12, *a*; 2), который может выдвигаться наружу для дыхания, а при необходимости во время погружения в воду — втя-

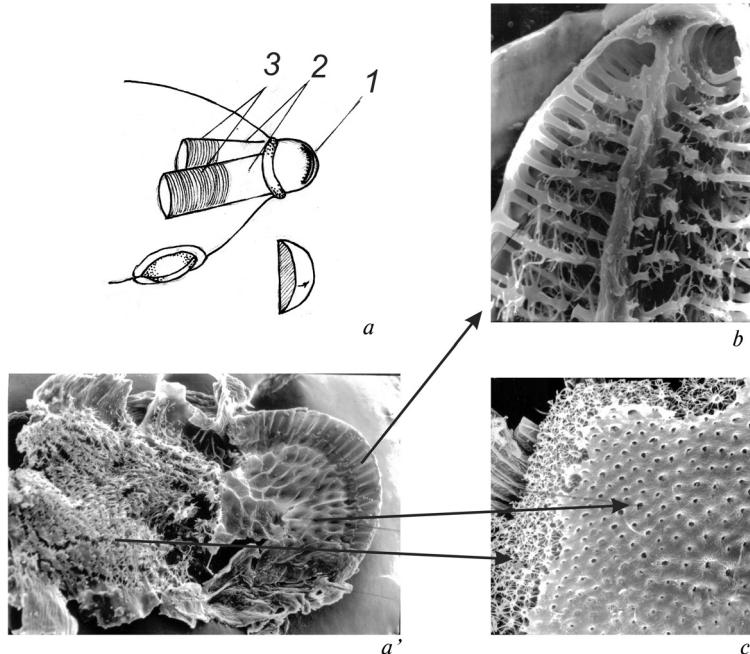


Рис. 12. Строение расpirаторного сифона личинок Tabanidae и Athericidae: *a* — схематическое изображение (1 — стигмальная щель с кутикулярным фильтром; 2 — атриум; 3 — дорсальные трахеи); *a** — срез через атриум (СЭМ); *b* — срез через кутикулярный фильтр; *c* — справа — наружная стенка атриума, слева — внутренняя часть со структурами фильтрационного аппарата.

Fig. 12. The structure of respiratory siphon of the Tabanidae and Athericidae larvae: *a* — outline of the siphon (1 — stigmal slit and cuticular filter; 2 — atrium; 3 — dorsal trachea); *a** — section through atrium (SEM); *b* — section through cuticular filter; *c* — right — external surface of atrium, left — internal part with the filtering structures.

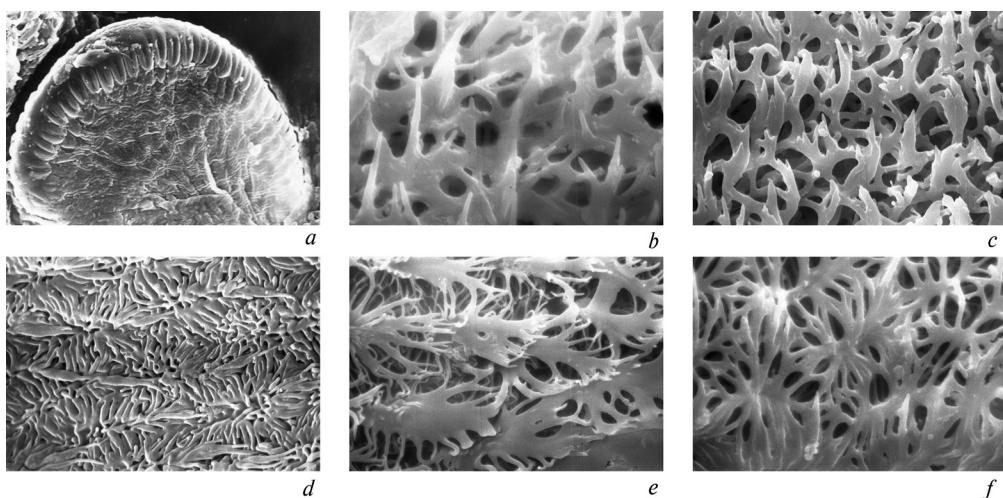


Рис. 13. Терминальная часть сифона личинки (*a*) и структуры фильтрационного аппарата атриума (*b-f*): *a-b* — *Atherix* sp.; *c* — *Olsufjeviella c. caucasicus* Dol. et Andr., 1985; *d* — *Chrysops mlocosievizi* Bigot, 1880; *e* — *Chrysops* sp.; *f* — *D. umbrinus*.

Fig. 13. Apex of larvae siphon (*a*) and filtering structures of different larvae atrium (*b-f*): *a-b* — *Atherix* sp.; *c* — *Olsufjeviella c. caucasicus* Dol. et Andr. 1985; *d* — *Chrysops mlocosievizi* Bigot, 1880; *e* — *Chrysops* sp.; *f* — *D. umbrinus*.

гиваться вовнутрь с замыканием дыхательного отверстия. Наиболее вероятная версия трансформации терминальных дыхалец в вертикальную щель представляет сближение краёв дыхалец подобных грудным (рис. 10, с) с образованием из стигм кутикулярного фильтра (нижняя правая часть схемы). Объединение терминальных дыхалец личинок слепней в цельный подвижный комплекс, снабжённый мускулатурой, представляет уникальное усовершенствование дыхательной системы личиночных форм двукрылых. Длина атриума и степень выдвижения дыхательного сифона неодинакова у личинок различных морфоэкологических типов. Наружная поверхность атриума пронизана порами, а изнутри покрыта образованиями, представляющими фильтрационный аппарат (рис. 12, с). Плотность расположения этих структур зависит от влажности среды обитания, а форма очень разнообразна и создает причудливые узоры у личинок видов из разных родов (рис. 13, б-г), но более однообразна в пределах близкородственных групп.

МОРФОЛОГИЯ ГОЛОВЫ И РОТОВОГО АППАРАТА

Композиция головной капсулы и состояние структур ротового аппарата являются важным свидетельством пройденного видом исторического пути и особенностей его экологии, что представляет ценность для систематики и филогении. Строение головы и детализация ротового аппарата обеих стадий двукрылых изучена в достаточной степени (см. список литературы Woodley, 1989); в настоящей работе, освещая общее состояние, основное внимание уделено менее исследованным деталям.

В пределах инфраотряда у взрослых насекомых функционально столь важная часть тела, как голова, сохраняет общий план строения, свойственный короткоусым двукрылым. Некоторые изменения вызваны усилением мышц, связанных с функционированием ротового аппарата у хищных и кровососущих форм. В процессе адаптации к определённым особенностям питания происходили существенные преобразования структур ротового аппарата от изменения морфометрических характеристик таких элементов как мандибулы, максиллы, нижняя губа, до слияния или утраты отдельных деталей. В зависимости от образа жизни и типа питания, при сохранении состава члеников, особенное разнообразие приобрели сенсорные придатки — антенны, большее сходство отмечается для пальп. Сочетание лижуще-сосущего типа питания у большинства видов обеспечило хорошее развитие хоботка с широкими лабелумами нижней губы. Соответственно строению цветов, на которых обычно пытаются те или иные виды нектарофагов, изменилась длина хоботка. Он может быть коротким, как у глютопс и многих видов других семейств, может быть удлинённым в различной степени: так, у видов *Lampromyia* он составляет 3/4 длины тела, а у некоторых *Pangoniinae* длина хоботка превосходит длину тела в несколько раз. У самок хищных и кровососущих видов происходит укрепление мандибулярно-максиллярного комплекса с усилением режущих и колющих свойств мандибул и максилл. Кровососущие виды известны в семействах атерицид и рагионид, среди последних есть и хищные виды и нектарофаги; их хоботок имеет общие черты с таковым табанид, но состоит из 14 склеритов. Наиболее совершенен ротовой аппарат самок слепней, сочетающий как плеziоморфные, так и эволюционно продвинутые черты. Генерализованным следует считать сохранение полного, для низших прямошовных, состава склеритов из 18 деталей и связанных с ними мышц, а также качательное движение мандибул. Усиление склеротизации мандибул и максилл с объединением их в единый колюще-режущий орган, плотно сочленённый с головной капсулой, делает невозможным его выдвижение и втягивание. При таком строении единственной возможностью нарушения целостности покровов жертвы является крайне примитивный

способ с помощью качательного движения при поочерёдном сокращении приводящих и отводящих мышц (Snodgrass, 1928). Продвинутыми чертами можно считать интеграцию в единый орган колющих частей и усиление их склеротизации, сильное развитие нижней губы для выполнения различных функций, усиление мускулатуры, обеспечивающей работу ротового аппарата. Наличие полного состава ротовых деталей делает его универсальным для выполнения колющих, режущих, лижущих и сосущих действий. У самцов и некровососущих самок слепней произошла атрофия мандибул, укорочение максилл и галеа, редукция кардо (Скуфьянин, Суворова, 1977; McKeever, French, 1999).

Отличительной чертой эволюционного пути личинок значительной части низших короткоусых двукрылых является развитие хищничества, которое в сочетании с внекишечным пищеварением обеспечило значительный успех в развитии этих насекомых, но вызвало необходимость преобразования ротового аппарата и головы в целом. Основным элементом совершенствования головы у низших короткоусых было преобразование тенториума (Cook, 1949). С развитием тенториума его передние руки стали необходимой точкой опоры для мандибул и максилл, объединённых в единый комплекс, движение которого стало возможным в вертикальной плоскости. Дальнейшая эволюция головы личинок в пределах инфраотряда происходила в направлении укрепления эпикраниума и его сочленения с тенториумом, а также активного развития мышечного комплекса для втягивания головы в грудные сегменты.

В пределах инфраотряда строение головы личинок сохраняет общие черты, за исключением рода *Rhagio*, что будет рассмотрено ниже. Удлинённая несколько суженная в передней части прогнатическая голова у видов различных семейств в 3–5 раз длиннее, чем наибольшая её ширина в дистальной части; в естественном состоянии втянута в переднегрудные сегменты до уровня расположения сенсорных структур. Сложная система мышечного аппарата, занимающая большую часть головной капсулы, обеспечивает разнообразные движения головы. Исключительная подвижность головы личинок слепней позволяет совершать вращательные движения на 90°, выдвигать её наружу более чем на треть длины и, в случае неблагоприятных условий, полностью втягивать в грудные сегменты (Олсуфьев, 1977). Головная капсула, или эпикраниум, наиболее сильно уплотнена в теменной части, сентральной стороны её края разомкнуты (рис. 14, *a*). Тенториум в виде двух параллельных пластин фрагмы отходит от дорсального свода эпикраниума в передней его части, несколько удлиняясь и раздваиваясь впереди, — передние руки тенториума (рис. 14, *b*); два стержня, отходящие назад до конца эпикраниума, — задние руки. Степень развития самой фрагмы и передних рук неодинакова у личинок различных семейств; наиболее эти структуры развиты у табанид, несколько слабее у атерицид; у вермилеонид и глютопс передние руки тенториума не раздвоены. Между внутренними частями передних рук тенториума находится основание верхней губы, по обеим сторонам которой к наружным частям посредством базального склерита прикреплены парные прилатки ротового аппарата — мандибулярно-максиллярный комплекс (рис. 14, *c*). Очень крепкие саблевидные мандибулы в разной степени изогнуты у видов различной таксономической принадлежности (рис. 15, *c*, *d*). Их нижний край обычно снабжен зубцами, но у личинок вермилеонид и единственного среди табанид рода *Heptatomia* Meigen, 1803, а также части рагионид зазубренные складки покрывают и боковые поверхности мандибул (рис. 15, *a*, *b*). По-видимому, подобная структура внутренней и боковой поверхностей мандибул является генерализованным состоянием, предваряющим образование внутреннего канала. У личинок глютопс, атерицид и табанид внутри мандибул находится сквозной канал для введения секрета мандибулярных желез, воздействие которого разрушает ткани жертвы. С внутренней стороны к ман-

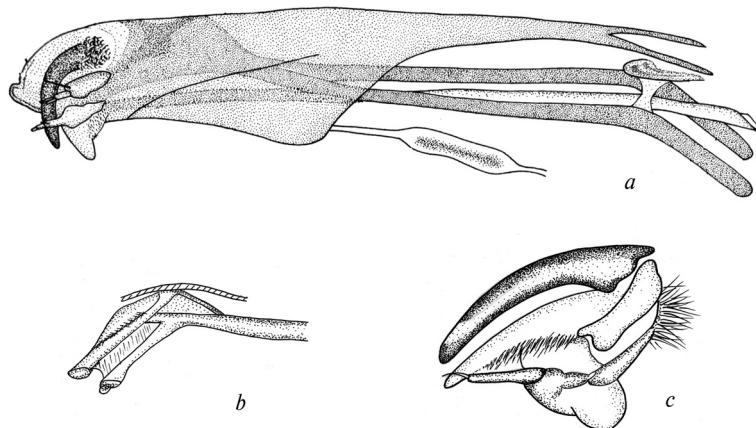


Рис. 14. Структуры головы личинки *Tabanus* sp.: а — общий вид головной капсулы (латерально); б — передняя рука тенториума *P. pyritosus*; в — мандибулярно-максиллярный комплекс с базальным склеритом.

Fig. 14. Details of the head of *Tabanus* sp. larvae: a — external view of head capsule (laterally); b — anterior tentorial arm of *P. pyritosus*; c — mandibular-maxillary complex with basal sclerite.

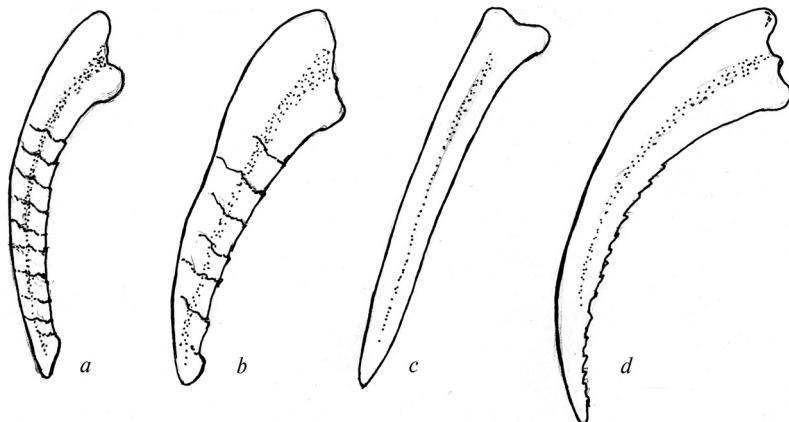


Рис. 15. Форма мандибул личинок: а — *Vermileo* sp.; б — *Heptatoma pellucens* (Fabricius, 1776); в — *P. pyritosus*; г — *Therioplectes tricolor* Zeller, 1842.

Fig. 15. The shape of mandibles of the larvae: a — *Vermileo* sp.; b — *Heptatoma pellucens* (Fabricius, 1776); c — *P. pyritosus*; d — *Therioplectes tricolor* Zeller, 1842.

дибулам примыкают плоские вытянуто-треугольной формы максиллы, края которых обычно покрыты шипиками и щетинками. У основания каждой из мандибул хорошо заметны компактные группы щетинок — мандибулярные щетки (рис. 16, а), основанием для которых у продвинутых форм служит вспомогательный продолговатый склерит, сочленённый с базальным. По форме, размерам и количеству щетинок, а главное, характеру их сочленения, они очень отличаются не только у личинок различных семейств (рис. 17), но и в пределах многочисленного семейства табанид (Andreeva, 1997). У вермилеонид мандибулярные щётки отсутствуют, что объясняется несоответствием функционального назначения этой структуры особенностям питания их личинок. Функции мандибулярных щёток заключаются в удержании жертвы, особенно в первые минуты, пока не проявится действие секрета мандибулярных желёз. Неоднократно при наблюдении процесса нападения и питания крупных личинок слепней автор видела, как после мгновенного удара мандибул одновременно в тело червя погружаются мандибулярные щётки. В слу-

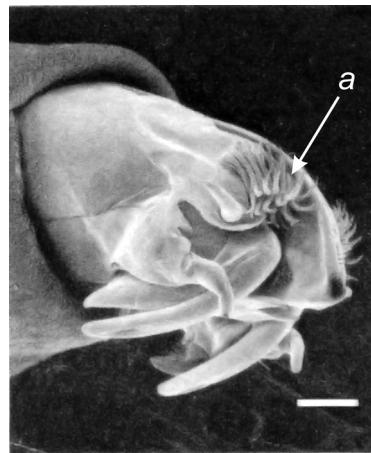


Рис. 16. Голова личинки *T. punctifer* Osten Sacken, 1876 (а — мандибулярная щетка; по: Jackman et al., 1983). Масштабная линейка 0,2 мм.

Fig. 16. The head of the larvae *T. punctifer* Osten Sacken, 1876 (a — mandibular brush; by Jackman et al., 1983). Scale bar 0.2 mm.

чаях, когда длина жертвы в 2—3 раза превосходила размеры личинки, некоторое время червь, пытаясь уползти, тянул личинку за собой. Объекты питания личинок вермилеонид — сравнительно мелкие членистоногие, попадающие в ловчие ямки, и, очевидно, они иначе расправляются со своими жертвами. Ротовой аппарат личинок вермилеонид отличается также следующими деталями: отсутствует нижняя губа; фаринкс слит с нижним краем тенториальной фрагмы и, несколько не доходя до конца эпикраниума, переходит в пищевод; сentralной стороны отсутствует склеротизированный субментум (Teskey, 1981).

У личинок глютопс, атерицид и табанид при сходном характере питания структуры ротового аппарата отличаются незначительно. Вентрально к передней части эпикраниума прилегает гибкий склерит удлинённо сердцевидной формы — субментум, охватывая выступающую вперёд нижнюю губу. Концевой отдел нижней губы — прементум — в дистальной части разделён на два заострённых выступа — глоссы, у их основания видна пара одночлениковых лабиальных пальп. В начальную часть прементума плотно вложен гипофаринкс, образующий дно ротовой полости.

Сенсорные структуры, как и у взрослых насекомых, весьма разнообразны, но у личинок они могут отличаться по форме, расположению и количеству члеников; ближе к вентральной части головы обычно находятся сложно устроенные сенсорные щетинки или их группы.

Голова личинок рода *Rhagio* лишена сплошного эпикраниума, её максимальная ширина приходится на уровень расположения антенн. Теменную часть головы накрывает крепкий дорсальный склерит, слитый с клипеусом (рис. 18, а: 1), к фронтальному краю которого примыкает верхняя губа (рис. 18, а: 2). От внутреннего свода слегка вогнутого дорсального склерита отходят две небольшие пластины тенториальной фрагмы (рис. 18, б: 2); её передние руки представлены слабыми нераздвоенными выступами, задние — продолжаются до дистальной части, где прочно связаны с задним склеритом (рис. 18, б: 3). С обеих сторон от верхней губы фронтально расположены наружные лопасти преантеннальных склеритов (рис. 18, а: 3), их внутренние лопасти, расположенные по отношению к наружным почти под прямым углом, нижним краем опираются на передние руки тенториума, а верхний край служит опорой для мандибул и максилл (рис. 18, в). По бокам от антенн, в месте сочленения постантеннального выступа дорсокли-



Рис. 17. Форма щетинок мандибулярных щеток различных личинок: *a* — *Chrysopilus* sp.; *b* — *R. scolopaceus*; *c* — *Atherix* sp.; *d* — *P. pyritinus*; *e* — *Goniops chrysocoma*; *f* — *Ch. nigripes* Zetterstedt [1838]; *g* — *T. bovinus*; *h* — *T. b. bromius* Linnaeus, 1758; *i* — *T. sabuletorum* Loew, 1874; *j* — *Hybomitra semipollinosa* Olsufjev, 1937; *k* — *Hybomitra ciureai* (Seguy, 1937).

Fig. 17. The shape of mandibular brush spines of different larvae: *a* — *Chrysopilus* sp.; *b* — *R. scolopaceus*; *c* — *Atherix* sp.; *d* — *P. pyritinus*; *e* — *Goniops chrysocoma*; *f* — *Ch. nigripes* Zetterstedt [1838]; *g* — *T. bovinus*; *h* — *T. b. bromius* Linnaeus, 1758; *i* — *T. sabuletorum* Loew, 1874; *j* — *Hybomitra semipollinosa* Olsufjev, 1937; *k* — *Hybomitra ciureai* (Seguy, 1937).

пеального и преантеннального склеритов, отходят узкие опорные стержни, которые дальше средины головы соединены с задним склеритом. Антенны и пальпы сходного строения далеко отстоят друг от друга, разделенные внешней лопастью преантеннального склерита (рис. 18, *a*). Между основанием антенны и задним краем преантеннального склерита хорошо заметны щетинки головных щеток, их основания в ячеистом порядке густо распределены на поверхности покровов. Субментум

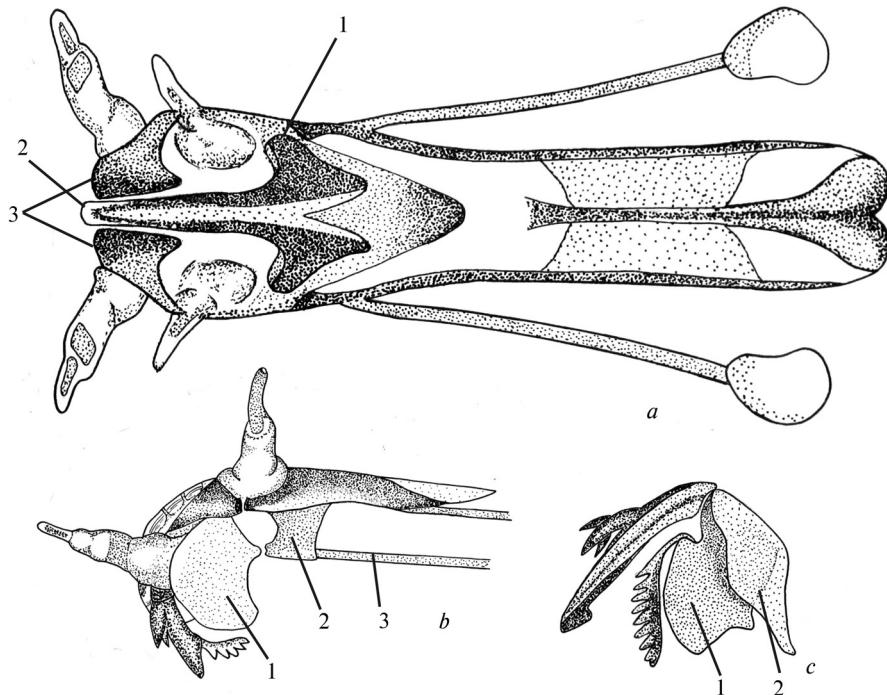


Рис. 18. Структуры головной капсулы личинки *R. scolopaceus*: *a* — общий вид, дорсально (1 — дорсо-клипеальная пластина; 2 — верхняя губа; 3 — наружные лопасти преантенальных склеритов); *b* — передняя часть комплекса структур головы, латерально (1 — внутренняя лопасть преантенального склерита; 2 — тенториальная фрагма; 3 — задняя рука тенториума); *c* — мандибула и лопасти преантенального склерита (1–2: 1 — внутренняя; 2 — наружная).

Fig. 18. Head structures of the larvae *R. scolopaceus*: *a* — common view of head capsule (dorsally); 1 — dorsoclypeal plate, 2 — labrum, 3 — external blades of preantennal sclerite; *b* — anterior part of structures complex of a head (laterally): 1 — internal blade of lateral sclerite; 2 — tentorial fragmata; 3 — posterior tentorial arm; *c* — composition of mandible with preantennal sclerite (1–2): 1 — internal blade; 2 — external one.

отсутствует, его заменяет прозрачная эластичная пленка, охватывающая пременитум с вентральной стороны. Голова охвачена упругими покровами, утолщёнными с брюшной стороны. Следует отметить, что у филогенетически более поздних видов *Chrysopilus* и *Symphoromyia* степень склеротизации головной капсулы личинок ближе к таковой других видов инфраотряда, тем не менее тенториум развит слабо и сочленён с мандибулами посредством преантенального склерита. В строении головы личинок *Rhagio* отмечены такие существенные отличия как: композиция головной капсулы из отдельных склеритов, соединённых стержнями; сочленение мандибул и максилл с передними руками тенториальной фрагмы посредством внутренней лопасти преантенального склерита; отсутствие базального склерита; сходство в строении антенн и пальп, разделённых наружной лопастью преантенального склерита; расположение мандибулярных щёток на покровах, а не на вспомогательном склерите. Исключительная плезиоморфность перечисленных деталей склоняет к выводу об исходном состоянии подобной «модели» в эволюции головы, а не её редукции (Кривошеина, Зайцев, 1989). По мнению Э. Ф. Кука, деликатная фрагма между задней частью тенториума и дорсальной поверхностью головы у табанид и атерицид является вторичным образованием (Cook, 1949). Удлинение головной капсулы и развитие внутреннего скелета головы как опоры для вертикального движения мандибул и развития мышечного аппарата, а также защиты центра нейрогуморальной системы, на данном этапе исторического развития, без сомнения, являлось апоморфией (Hennig, 1973). В

дальнейшем этот этап развития головной капсулы стал основой для последующих преобразований.

Ротовой аппарат личинок приспособлен для всасывания жидкого субстрата. При хищничестве — это деструктурированные с помощью внекишечного пищеварения ткани жертв; при сапрофагии и детритофагии — обводнённые продукты разложения беспозвоночных, растений и микроорганизмов. Характер пищи оказывает влияние на общее строение пищеварительной системы насекомых и уровень активности ферментов. Данные о морфофункциональных особенностях строения пищеварительной системы насекомых с различным режимом питания (Гиляров, Семенова, 1977) не согласуются с распространенным мнением, что хищничество — единственный способ питания личинок рагионид, атерицид и слепней. Согласно исследованиям автора, длина кишечника личинок этих семейств в 1,5–2 раза превосходит длину тела, что свойственно сапрофагам. При изучении режима питания личинок трёх видов слепней с различной экологической валентностью и пищевой специализацией (*Ch. pictus* Meigen, 1820 — детритофаги; *T. autumnalis* — зоофаги и сапрофаги; *H. bimaculata* Macquart, 1826 — зоофаги и детритофаги) установлена корреляция между уровнем активности пищеварительных ферментов и степенью сложности пищевого субстрата. В целом результаты исследований подтвердили обусловленность локализации местообитаний личинок различных видов эволюционно сложившимся характером питания (Андреева, Нагорная, 1985). Двойственный характер питания особенно важен для выживания ещё не окрепших личинок ранних возрастов.

БИОНОМИЯ

Рассмотренное в предыдущих разделах морфофизиологическое состояние жизненно важных структур и органов представителей инфраотряда органично связано с условиями обитания и образом жизни каждого вида. Разделение цикла развития Holometabola на две фазы: питания и роста, размножения и расселения предоставило различным группам двукрылых широкие возможности освоения источников пищи и мест обитания, с соответствующей корреляцией образа жизни. Следует заметить, что конкретные сведения об экологии, численности, фенологии, а, тем более — образе жизни, для большинства представителей в публикациях встречаются нечасто. Группы видов в семействах, различающиеся экологически, морфологически и физиологически, приспособлены к специфическим условиям обитания, но наряду с характерными чертами, им свойственны и общие поведенческие черты. Для большинства взрослых насекомых инфраотряда местами питания, отдыха, а у некоторых — и размножения являются травостой и древесно-кустарниковый ярус. Антофильные Vermileonidae и виды небольших размеров из родов *Glutops*, *Chrysops* и *Haematopota* в дневное время обычны на травянистых растениях и кустарниках. Крупные виды слепней посещают цветущие растения преимущественно для питания, предпочитая сложноцветные и зонтичные, днём их часто можно видеть на стволах деревьев, столбах или стенах построек. В одной из немногих по детальности жизнеописания двукрылых работ отмечено, что обычно атерициды пяти видов рассредоточены на прибрежной растительности (Nagatomo, 1962). Подобным образом ведут себя вермилеониды, не разлетаясь далеко от мест выплода. Рагиониды в природе разобщены и незаметны; вместе они собираются ненадолго и в определенных местах — для спаривания и откладки яиц (Oldroyd, 1964), чем объясняется бедность сведений об их образе жизни. В наблюдениях за поведением слепней-дождёвок также отмечена скрытность и быстрые короткие перелёты (Порчинский, 1915). Подобное поведение многих небольшого размера мух, видимо, является защитой от нападения хищников. Крупные

насекомые, в основном это слепни, отличаются стремительным полётом и могут преодолевать значительные расстояния, в особенности, преследуя животных. Приведенные данные характеризуют индивидуальную активность видов различных семейств и их подвижность в биотопах.

Продолжительность жизни имаго в среднем составляет от 4–14 сут у глютопс и атерицид; 10–20 сут — рагионид и 15–35 — слепней, находясь в зависимости от размеров вида. Остальная часть жизненного цикла, за исключением 7–9-суточного эмбрионального периода, приходится на рост и развитие личинок (табл. 1).

Сопряженность происходящих в организме биологических процессов с циклическими изменениями окружающей среды обеспечила приуроченность фенологической активности разных видов к наиболее оптимальным срокам для выживания и производства потомства. Конкретные данные о плодовитости рассматриваемых двукрылых относятся к атерицидам и слепням. При вскрытии пяти самок *Atherix ibis* в яичниках было обнаружено от 422 до 575 яиц, а у одной самки — 1164. В естественных условиях самка откладывает все яйца одновременно, после чего обычно умирает. Сходные по количеству яиц данные приведены также для самок двух видов рода *Atrichops* Werrall, 1909 и одного вида *Suragina* Walker, 1860 (Nagatomi, 1962). Для слепней, в зависимости от температурных показателей сезона, в умеренном поясе характерны 2–3, редко 4 гонотрофических цикла, а в условиях Средней Азии 3–4 цикла обычны. В кладке *Tabanus unifasciatus* Loew, 1858 автор насчитал 561 яйцо, а в трёх кладках *Chrysops caecutiens* Linne, 1758 от 72 до 123 яиц. У крупных видов *Tabanus* и *Therioplectes* кладки могут содержать 600–1000 яиц (Паенко, 1968; Олсуфьев, 1977). Но как бы высока ни была потенциальная продуктивность вида, его численность в природе редко изменяется значительно, поскольку вероятность выживания особи в процессе развития невелика.

Продолжительность лёта у большинства представителей инфраотряда ограничена сроком их жизни в сумме с небольшим промежутком времени, необходимым для завершения метаморфоза всех жизнеспособных особей генерации. Синхронность лёта генерации обеспечивает оптимальную плотность насекомых в биотопе и совпадение их активности с определёнными природными явлениями. Вместе с тем в составе более крупных семейств, а именно: Athericidae, Rhagionidae и Tabanidae отмечены виды, у которых лёт продолжается от двух — в умеренной зоне до четырёх месяцев в южных областях (Lindner, 1924; Nagatomi, 1962; Олсуфьев, 1977). Увеличение сроков лёта таких видов происходит за счёт неодинаковых темпов развития их личинок, представляющих одну генерацию, а у слепней, часто выходящих из одной кладки. Это приводит к разновременности достижения ими зрелости в течение теплового сезона и последующего метаморфоза, что удлиняет общий срок фенологии вида, а следовательно, и периода воспроизведения (рис. 19). В южных районах разница между временем осуществления первых и последних кладок яиц самками *Tabanus leleani* Austen, 1820 может достигать четырёх месяцев. Личинки таких видов, особенно при двухлетнем и более цикле развития, представлены в ассоциациях особями различных возрастных групп практически в любое время года, в отличие от видов с синхронным периодом выплода. Названные «генералистами» (Марков, Соловьёв, 1995), или «процветающими» (Олсуфьев, 1977), в фауне слепней Палеарктики они составляют около 13 %. Среди них более трети имеют трансзональные ареалы, остальные также распространены на протяжённых территориях и на основной части ареалов характеризуются как доминирующие по численности активные кровососы (Андреева, 1998).

Реальное существование любого вида в природе связано с естественно-историческими группировками особей, которые являются «элементарными формами существования вида» — популяциями (Шварц, 1967). На популяционном уровне

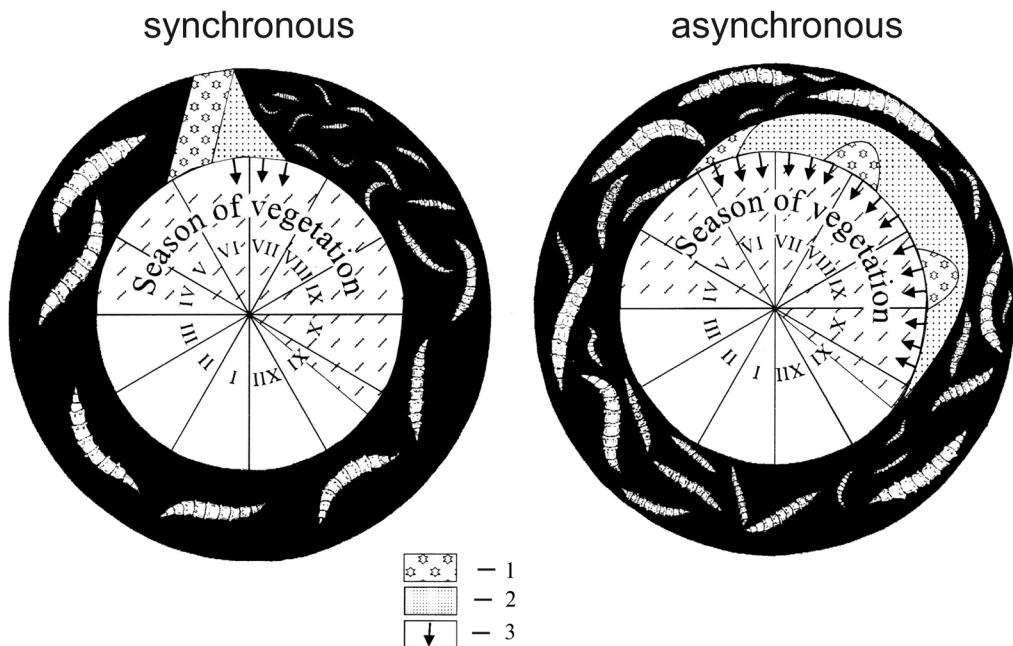


Рис. 19. Схема жизненных циклов слепней с синхронным и асинхронным выплодом: 1 — стадия куколки; 2 — стадия имаго; 3 — период кладки яиц.

Fig. 19. Outline of horse flies life cycles with synchronous and asynchronous period of emerging: 1 — stage of pupa; 2 — stage of adult; 3 — period of oviposition.

представители семейств, включая наиболее изученных табанид, не исследованы. Можно получить только косвенное представление о характере популяций тех или иных видов, учитывая такие данные, как: протяженность занимаемых экосистем; численность и плотность распределения в их пределах; индивидуальная активность. Величина этих характеристик коррелирует с обогащением фонда наследственности генетическими комбинациями, что способствует «поддержанию адаптивного полиморфизма популяции» (Гершензон, 1941). Популяции представителей инфраотряда, согласно классификации А. А. Малиновского (1970: 167), можно охарактеризовать как «системы с малой степенью целостности, структура которых состоит из однотипных элементов и сохраняется благодаря одинаковому отношению к среде и сходству реакций на её изменения». Взаимодействие между элементами таких систем возникает в период репродукции, проявляя популяционную целостность.

О численности и распределении в биотопах видов рода *Glutops* можно судить лишь по преимагинальным формам: на отдельных участках избыточно увлажнённых надпойменных террас на Дальнем Востоке отмечена плотность личинок 5 экз./0,25 м², «в остальных частях — равномерно, но единично» (Кривошеина, 1971); в Канаде вдоль песчаных берегов холодного ручья на расстоянии 0,5 км было обнаружено 16 взрослых личинок и 10 куколок (Teskey, 1970).

Численность атерицид пяти исследованных А. Нагатоми видов в пределах мест их обитания обозначена как: «много», «летали в большом количестве» (Nagatomi, 1979); более конкретные данные приведены для окрестностей Больших Карловиц в Чехии. Во время регулярных экскурсий вдоль берегов двух ручьёв со средины мая по конец июня было собрано 719 личинок *Atherix marginata* Fabricius, 1781 с моновольтинным развитием (Vanhara, 1975). На основании литературных сведений и наблюдений автора предполагается, что у специализированных к развитию в определённых условиях видов глютопс, вермилеонид и атерицид, не улетающих далеко от мест развития личинок, индивидуальная активность невысока. При

скрытом образе жизни, но достаточно частой встречаемости, плотность распределения в биотопах и активность рагионид можно оценить как умеренную. Обилие и видовое богатство слепней в различных экосистемах многих географических районов исследованы значительно полнее в сравнении с более чем скромными сведениями о численности и активности в природе видов обсуждаемых семейств. В период активности в различных биотопах одновременно может летать от 13 до 35 видов. Но даже на самых неблагополучных по агрессивности этих кровососов заболоченных территориях, когда на теплокровных может нападать несколько десятков особей в минуту, численное соотношение отдельных видов далеко не одинаково. При значительном разнообразии состава слепней в таких зонах массовые, широко распространенные элементы составляют лишь небольшую часть видов, остальные — относятся к категории немногочисленных, редких или единичных (Шевцова, 1975). Наглядным примером учёта численности слепней в природе может служить опыт, проделанный И. А. Порчинским (1915). Ежедневно в одно и то же время он проходил с kleевым щитом по одному маршруту около 700 м, за 3 дня его улов составил $283 + 90 + 28 = 401$ (♀) *Haematopota pluvialis* (Linnaeus, 1758), после чего дождёвки практически отсутствовали на месте опыта до конца сезона.

Личинки. Развитие личиночных форм большинства видов инфраотряда составляет наиболее длительный период онтогенеза, по сути определяя продолжительность их жизненных циклов. Широтные изменения климата, рельеф и гидрографические факторы, характерные для основных ландшафтных зон, оказывают большое влияние на формирование определённого состава флоры и фауны. Но распределение тех или иных видов инфраотряда в конкретных зонах и биотопах зависит прежде всего от наличия комплекса условий, необходимых для развития их личинок. По принадлежности личинок различных видов к конкретной жизненной форме можно определить тип их местообитания. Так, например, большинство видов, личинки которых относятся к классу реофилов из типа гидробионтов, распространены в определённом поясе горных систем и прилегающих к ним предгорьям. Лишь 3 вида атерицид и 2 вида табанид «освоили» речные системы равнин, частично достигнув севера Европейской части Палеарктики. В ручьях и небольших речках личинки реофилов находятся в донном субстрате, чаще под камнями, по всей ширине русла и до глубины — 1 м (при методике сбора автора). Лимнофилов можно обнаружить в густых зарослях водной растительности — ближе к донному субстрату — на перекатах неглубоких водотоков, а в затоках и прибрежных участках — в скоплениях отмирающих растений. Жизненная форма гемигидробионтов лидирует по разнообразию местообитаний и составу видов. Преимущество развития в средах с надёжными условиями увлажнения «оценили» около 60 % видов наиболее пластичного семейства табанид, некоторые виды рагионид и наиболее генерализованные виды глютопс. Места их развития расположены вблизи уреза воды вдоль пологих берегов всевозможных водотоков, водоёмов, болот и заболоченностей. Личинки около 35 % всех видов инфраотряда из семейств *Vermileonidae*, *Rhagionidae* и *Tabanidae* относятся к экологически наименее изученной жизненной форме — эдафобионтов. В зависимости от физических свойств почв, в которых развиваются личинки эдафобионтов, они составляют два класса: псаммофилов — обитателей сыпучих субстратов, в основном — песчаных, и цеспитобионтов, — населяющих дерновину. Первые представлены известными личинками вермилеонид и табанид группы *T. sabuletorum*, вторые — преобладающим большинством известных личинок рагионид и личинками около 27 % видов табанид фауны Палеарктики. Местообитания цеспитобионтов в условиях равнины локализованы преимущественно в интразональных биотопах — речных долинах, балках, депрессиях, поросших древесной или кустарниковой растительностью, либо в определённом поясе горных систем. Неравномерность размеще-

ния участков почвы с оптимальными для развития личинок условиями влажности, инсоляции, содержания органических веществ — причина их пятнистого распределения. В отдельных ассоциациях редко обнаруживаются личинки более трёх видов, а средняя величина плотности распределения — 2–3 экз./м².

Разнообразие жизненных форм личинок видов инфраотряда отражает потенциал их адаптивной нормы — возможность постепенного перехода от одних условий существования к другим. Ведущая роль адаптивной радиации личиночных форм в эволюционном развитии многих групп двукрылых была отмечена известными диптерологами (Родендорф, 1964; Hennig, 1981). «Изменение среды в определенном направлении неизбежно влечет изменение организма (через процесс естественного отбора), сопровождающееся выработкой новых приспособительных норм» (Шмальгаузен, 1969: 381). Адаптивная радиация оказывает влияние на все сферы существования организма от физиологических преобразований до дивергенции видов. В процессе расселения насекомых происходит их приспособление как к физическим факторам новой среды, так и климатическим условиям разных природных зон. Преобразование наружной морфологии происходит под влиянием физических свойств среды обитания — плотности, обводнения, реактивности. Примером формирования габитуса тела, соответствующего условиям обитания, могут служить личинки слепней, живущие в средах различных по плотности и увлажнению (Андреева, 1990). Форма опорных и локомоторных придатков, образующихся в процессе эволюции, также соответствует условиям среды обитания — это длинные крепкие щетинки вермилеонид, снабженные чешуйчатыми выростами, валики рагионид и наиболее развитые двигательные и фиксирующие придатки атерицид и табанид (рис. 8). В зависимости от влажности среды, у личинок наиболее продвинутого семейства табанид произошла структуризация покровов на участки с различной проницаемостью (табл. 4).

Освоение видами большинства семейств территорий разных природных зон, существенно отличающихся по климатическим условиям, оказалось возможным благодаря пассивному типу адаптаций их личинок. Так определены Ю. И. Черновым (2008: 427) «эколого-физиологические приспособления, которые подчиняют интенсивность жизнедеятельности организмов условиям окружающей среды, но в то же время повышают их резистентность к неблагоприятным воздействиям и способствуют более экономному использованию энергетических ресурсов». Низшие короткоусые ввиду исходной примитивности организации, приспособились к пессимальным условиям путём замедления роста и развития за счёт увеличения общей продолжительности жизненного цикла. Многолетние жизненные циклы известны для многих членистоногих и, в частности, свойственны обитателям высоких широт, высокогорий, горных водотоков и водоёмов, а также пустынь (Саулич, 2010). Резкие суточные и сезонные перепады температуры, недостаток влаги, краткость теплового периода, недостаток корма и другие факторы требуют выработки специальных приспособлений, способствующих адаптации жизненного цикла к конкретным условиям обитания. Переход к многолетним жизненным циклам стал возможным благодаря выработке способности насекомых к неоднократному прерыванию активной жизнедеятельности и формированию покоящейся стадии, обладающей повышенной устойчивостью. Среди видов инфраотряда длительность жизненных циклов увеличивается за счёт сроков развития ювенильной стадии. Личинки ряда видов рагионид и табанид переживают зимний период в состоянии оцепенения, наступающего независимо от возраста личинок, в ответ на прямое воздействие снижения температуры и не требуют длительного периода для активации. К поведенческим приспособлениям личинок можно отнести избирательность при выборе в биотопе сочетания подходящих условий — «связь с интраzonальными элементами ландшафта обуславливает меньшую зависимость от

зонально-климатических смен и позволяют сохранить специфические особенности вида» (Чернов, 2008: 405). Пример — обитание личинок рагионид рода *Ptiolina* и табанид рода *Hybomitra* в моховых слоевищах в тундре, где почва практически непригодна для жизни. Значительному морфофизиологическому совершенствованию и возрастанию таксономического разнообразия насекомых благоприятствовало освоение личиночными формами новых ландшафтных формаций и биотопов, образовавшихся в периоды глобальных палеоклиматических реконструкций. Воздействие возрастающей дифференциации ландшафтно-климатических условий провоцирует у личинок ряда видов способности к пролонгированию развития при сокращении сезона вегетации на севере и использованию зональных транслокаций на юге. Результатом формировавшейся физиологической разнокачественности личинок стало появление «процветающих» видов в составе наиболее крупных семейств инфраотряда. Образование в восточной части Древнего Средиземья не свойственных ранее этой территории значительных массивов пустынь и активный орогенез повлекли параллельный процесс формообразования в продвинутых семействах. Морфоадаптации личиночных и взрослых форм качественно новых элементов фауны Закавказско-Малоазийского, Ирано-Турецкого, Среднеазиатского и Центральноазиатского происхождения, представляющие классы псаммобионтов, реофилов, субреофилов и высокогорных эдафобионтов, соответствуют условиям жизни во вновь образовавшихся биотопах. Эти зоны активных ландшафтно-климатических преобразований сыграли большую роль в формировании фауны семейств рагионид, атерицид и табанид. Распределение центров наибольшего разнообразия и численности видов в пределах этих зон предполагает, что ширина адаптивной потенции и есть условие, обеспечившее таксономическое богатство, т. е. разнообразие. На примере табанид, наиболее прогрессивного и наиболее изученного семейства инфраотряда, выявлена следующая эволюционная закономерность формирования фауны. При сопоставлении различных надвидовых таксонов относительно широты спектра морфоэкологических форм личинок проявляется отчетливая тенденция — возрастание широты спектра с уменьшением возраста таксонов. Если для recentных представителей семейства из родов, отнесенных к более ранним по эволюционному происхождению: *Pangonius*, *Chrysops*, *Silvius*, *Nemorius*, *Olsufjeviella*, *Nanorhynchus*, характерна принадлежность личинок лишь к одной жизненной форме, то в составе позднее формировавшихся видов наиболее многочисленного рода *Tabanus*, личинки представлены всеми жизненными формами и, более того, диапазон последних среди личинок отдельных групп состоит из 2–3, а в группе *T. bromius* — 4 категорий (табл. 5). В ходе эволюции с усложнением биологической организации усложняется геном вида. Сравнительный кариотипический анализ слепней показал, что с уменьшением эволюционного возраста таксонов в диплоидном наборе увеличивается число хромосом: *Chrysops* (5 видов) — 10; *Tabanus* (10 видов) — 10–14; *Hybomitra* (8 видов) — 10–18; *Atylotus* (1 вид) — 18; *Haematopota* (5 видов) — 18–26 (Иванищук, 1984 а). Особенности этого процесса изучены ещё очень слабо, но определённая роль, очевидно, принадлежит регуляции повышения надёжности информации, что достигается путём множественного повторения генов в полигенных системах и должно приводить к устойчивости этих систем, как средств передачи наследственной информации (Антонов, 1969).

Однако даже внутри наиболее прогрессивного семейства табанид при относительно сходном уровне развития общей организации, разные его таксоны достигли далеко не одинакового эволюционного успеха, о чём можно судить, сравнивая величину их ареалов и плотность популяций. Протяжённость ареала вида и численность популяций во многом зависят от наличия на данной территории биотопов, пригодных для развития личинок и их продуктивности. Наиболее продуктивны консервативные по характеру местообитания со сложившимся и

Таблица 5. Соотношение жизненных форм личинок в таксонах филогенетической системы Tabanidae
Table 5. The proportion of the larval morphoecological types on the Tabanidae phylogenetical taxa

Г. П.	Таксон гидробионты	Кол-во видов	Эдафобионты			h/h	Гидробионты		
			ps.	c.	tr. f.		l.	s.	rh.
Палеоген — неоген	Tabaninae	442							
The Paleogene — Neogene	Tabanini	357							
	<i>Atylotus</i>	33			*	*	*		
	<i>Hybomitra</i>	102							
	<i>Hybomitra</i> s. str.	89		*	*	*	*		
	<i>Sypala</i>	4						*	
	<i>Mouhaemyia</i>	4		*					
Неоген	Tabanus	216							
The Neogene	<i>T. bromius group</i>	19	*	*	*	*		*	
	<i>T. autumnalis group</i>	5		*		*			
	<i>T. bovinus group</i>	20		*	*				
	<i>T. chrysurus group</i>	2		*	*				
	<i>T. iyoensis group</i>	9		*	*				
Палеоген	<i>T. cordiger group</i>	8						*	
The Paleogene	<i>T. zimini</i>	1						*	
	<i>T. argenteomaculatus group</i>	5						*	
	<i>T. atropathenicus</i>	1						*	
	<i>T. subuletorum group</i>	8	*						
	<i>T. bifarius group</i>	15		*					
	<i>Therioplectes</i>	7					*		
	Haematopotini	66							
	<i>Haematopota</i>	66		*	*				
	Heptatomini	1							
	<i>Heptatoma</i>	1					*		
Мел	Diachlorini	17							
The Cretaceous	<i>Philipomyia</i>	3		*					
	<i>Nanorrhynchus</i>	1	*						
	<i>Dasyrhaphis</i>	13	*						
Палеоген	Chrysopsinae	79							
The Paleogene	Chrysopsini	76							
	<i>Chrysops</i>	54							*
	<i>Turanochrysops</i>	2							*
	<i>Chrysops</i> s. str.	50				*		*	
	<i>Silvius</i> s. str.	6		*					
	<i>Heterosilvius</i>	5		*					
	<i>Neosilvius</i>	1						*	
	<i>Nemorius</i>	7						*	
	<i>Olsufjeviella</i>	1						*	
Мел	Bouveromiini	3							
The Cretaceous	<i>Nagatomya</i>	1						*	
Юра	Pangoniinae	35							
The Jurassic	Pangoniiini	34?							
	<i>Pangonius</i>	30		*					
	<i>Stonemyia</i>	4?		*	*				

Условные обозначения. Г. П. — предполагаемый период формирования таксона; ps. — паммобионты; с. — цеспитобионты; tr. f. — транзитные формы от эдафобионтов к гемигидробионтам; h/h — гемигидробионты; l. — лимнофилы; s. — субреофилы; rh. — реофилы.

Note. Г. П. — presumed geological period of the taxa formation; ps. — psammobionts; c. — cespito-bionts; tr. f. —transitional forms from edaphobionts to hemihydrobionts; h/h - hemihydrobionts; l.— limnophiles; s.— subrheophiles; rh. — rheophiles.

относительно неизменным комплексом условий, что относится к обширным заболоченным пространствам, а также береговой линии водоёмов и водотоков. Узкая специализация личинок обычно ограничивает территорию мест развития и часто служит причиной изоляции популяций, что в конечном итоге приводит к уменьшению наследственной изменчивости из-за преобладания родственных скрещиваний. Анализ местообитаний личинок трёх групп реофилов: (группа *T. cordiger* — придонный субстрат равнинных, пустынно-степных и низкогорных водотоков; группа *T. argenteomaculatus* — донный субстрат под камнями в высокогорных реках и ручьях; *Ch. (T.) stackelbergi* Olsufjev, 1937 — придонный слой песка чистых пустынных небольших рек) показывает преимущество видов группы *T. cordiger*. Развитие их личинок не ограничено специфичностью необходимых условий, а для видов характерны обширные ареалы и значительная численность. Два вида этой группы *T. golovi* Olsufjev, 1936 и *T. leleani* — входят в число «процветающих».

Организация конституционных особенностей семейств инфраотряда, сложившаяся под влиянием условий, к которым в процессе становления приспособились предковые виды, определила направление их дальнейшей эволюции. Генерализованность организации личинок видов рода *Glutops*, а также филогенетическая обособленность, дизъюнктивный ареал, локальность рецентного распространения и незначительная таксономическая раздробленность характеризуют виды рода в качестве филогенетических реликтов. Выживанию реликтов обычно способствует постоянство биотических условий среды (Родендорф, 1976).

Известные личинки атерицид и вермилеонид — узкие стенотопы; по характеру среды обитания они антиподы, разделившие, тем не менее, в филогенезе сходную судьбу. Отсутствие потенциальной возможности выйти за пределы ниши, к условиям которой приспособлено питание личинок вермилеонид, ограничивает их распространение исторически сложившимися ареалами. Факты сходной экологии личинок вермилеонид из Нового Света и Ориентальной области предполагают их раннюю специализацию, т. е. направленность ветви адаптивной радиации исходного таксона в узкую aberrantную адаптивную зону. Рецентные виды при замедлении темпов эволюции остаются в ней в качестве персистентных форм. Путь к реофилии личинок атерицид, очевидно, исторически складывался подобным образом. Но для расселения атерицид открыты более широкие возможности, учитывая умеренность температурного оптимума развития, а также густоту речной сети, что обеспечивает более обширный ареал и, соответственно, таксономическое разнообразие.

Адаптивная радиация личиночных форм второго в инфраотряде по численности семейства — рагионид происходила в основном за счёт освоения субстратов различной степени влажности. Даже при слабой изученности фауны в центральной части Палеарктики, почти четверть известных видов родов *Rhagio* и *Sympnoromyia* характеризуется полизональными обширными ареалами. Личинки *Ptiolina*, освоившие зону тундры, приспособились к жизни в моховых слоеищах, в придонной растительности обнаружены личинки *Crysopilus*. Морфоэкологическая оценка личинок семейства пока ограничена видами из четырёх родов, но и этот скромный материал свидетельствует об адаптивных потенциях, позволивших в пределах алломорфного пути эволюции освоить отдельным группам новые ландшафтные зоны.

В дополнение к приведённым ранее характеристикам успешной эволюции семейства табанид следует остановиться на значении новаций, обеспечивших широту адаптивной радиации личиночных форм и общее процветание многих его таксонов. Самым важным явлением в организации личинок, обеспечившим морфофизиологическое совершенство и высокую активность, стало полное слияние всех нервных ганглиев в единый комплекс. В строении терминалных дыхалец вме-

сто пары стигм, обычных почти для всех личинок двукрылых, у атерицид и табанид сформировалось качественно новое образование — дыхательный сифон. Трахеи объединены в один подвижный орган с замыкательным аппаратом, который более удобен для дыхания в полупогруженном состоянии. Если учесть, что личинки наиболее массовых и широко распространенных видов 60 % фауны слепней Палеарктики являются гемигидробионтами (Andreeva, 1999), это преобразование в комплексе с другими качествами было очень важной ступенью и для освоения обширных заболоченных пространств, в массе появлявшихся в плеистоцене, и для видеообразования в семействе. Не менее важным приспособлением для жизни в водной среде стала не отмеченная в других семействах инфраотряда дифференциация покровов на участки с различной проницаемостью и зависимость соотношения их площади от принадлежности к жизненной форме. Факт питания самок кровью, известный для некоторых видов рагионид и атерицид, приобрёл практически массовый характер среди видов семейства табанид. В дополнение к углеводному белковое питание обеспечивает значительное повышение плодовитости, продолжительности жизни и индивидуальной активности в сравнении с видами других семейств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Природа не ведает систематики, она провоцирует многообразие организмов в соответствии с происходящими в ней изменениями. Систематика — творение человеческого разума и её надежность заключена в понимании закономерностей организации и функционирования живых систем, поскольку результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся системы условиям её существования. Рассматривая представителей инфраотряда как более или менее филетически близкие группы, в настоящей работе с эколого-функциональных позиций проведён сравнительный анализ состояния жизненно важных органов и структур рецентных видов, представленных различными морфоэкологическими типами, что позволило в определенной степени оценить прошедшие этапы их развития. Подход с эволюционных позиций очертил соотношение жизненных процессов, свойственных развивающейся (личиночной) и дефинитивной стадиям в онтогенезе, которые сложились за время исторического формирования семейств и нашли отражение в их филогенезе, фауногенезе и ландшафтном распределении таксонов. Характеристики семейств (табл. 1) показывают, что основным фактором формирования таксономического разнообразия, несомненно, следует считать изменение условий развития личиночных форм, многократно происходившее за длительный период исторического развития. Адаптивная радиация — одно из фундаментальных понятий эволюционной теории, учитывая её роль в оптимизации потока генов и видеообразовании. Показательным примером в этом отношении является историческое развитие табанид — одного из наиболее представительных семейств отряда по видовому богатству и распространению.

Жизнь в неизменных, стабильных условиях среды, когда в ряду поколений воспроизводится одна адаптивная норма, а другие варианты остаются «невостребованными», приводит к постепенной потере способности их реализации (Медников, 1987). Узкая специализация — сужение нормы реакции — привела к моновалентности вермилеонид и атерицид. Местообитания личиночных форм в эволюционно более ранних семействах пелекоринхид, вермилеонид и рагионид приурочены к почвам различной степени влажности, и лишь личинки атерицид развиваются в водной среде. Следовательно, организационные предпосылки предковых форм табанид позволили приспособливаться дивергировавшим внутри семейства таксонам к жизни в широком спектре условий. Но следует отметить, что филогенети-

чески более ранние надвидовые таксоны тоже узко специализированы (табл. 5). По-видимому, преимущество новации в строении дыхалец личинок смогли обеспечить значительное расширение адаптивной зоны при образовании благоприятных условий — обширных заболоченностей. Свойственная разным группам видов неодинаковая скорость процессов повышения информационного уровня и организации при взаимодействии организма с новыми условиями, сочетающих к тому же примитивные и продвинутые черты, стали причиной существенных различий олигомеризации нервной системы (Родендорф, 1964) и размаха вариабельности хромосомных чисел (Иванищук, 1984), отмеченные для низших короткоусых.

Краткий перечень основных моррофункциональных преобразований, сопровождавший адаптивную радиацию личинок более продвинутых представителей инфраотряда, охватывает: концентрацию нервной системы и развитие рецепторных структур; адаптацию системы покровов к условиям среды обитания; совершенствование системы локомоции и обеспечивающей её функции мышечной системы; преобразование головы и ротового аппарата, обеспечившее двойственный характер питания. Исторический аспект этого процесса проявился в том, что за длительный период филогенеза пяти тропических по происхождению семейств, представители трёх из них в настоящее время имеют полизональное всесветное распространение.

Однако преобразования организаций, обеспечившие успех исторического развития видов, качественно неравноценны у взрослой и личиночной форм. Совершенствование функций нервной системы, питания, полёта и некоторых других у имаго, завершивших развитие, происходило путём усовершенствования исходно примитивных органов и структур. Онтогенетический статус личиночных форм, у которых «функция играет руководящую роль уже на ранних стадиях формирования отдельных органов» (Шмальгаузен, 1969: 331), сохраняет возможность для коренных перестроек организаций, что является уникальным решением проблемы её соответствия изменяющимся условиям жизни, а также необходимости совершенствования для выживания. Преобразование внутреннего скелета головы, образование локомоторных придатков, структуризация покровов, появление «пропцирующих» видов — вне сомнения представляют элементы новообразований. Развитие личинок большинства низших короткоусых, составляющее около 90 % длительности онтогенеза, происходит в различных естественных средах в поисках источников пищи и подвержено прямому воздействию природных факторов. Это на последующих этапах эволюции онтогенеза двукрылых сформируются семейства подотряда круглошовных, личинки которых будут обеспечены пребыванием непосредственно в пищевом субстрате, что исключит необходимость миграций и сократит срок их развития до нескольких дней (Гиляров, 1966). В отряде двукрылых, насчитывающем около 134 000 видов, значительное сокращение срока развития личинок произошло не более чем у 2–3 % видов и экстраполировать особенности их развития на остальную часть, как это трактуется в некоторых авторитетных публикациях, просто некорректно.

«Приспособление личиночных форм к условиям среды — один из процессов эволюции онтогенеза» (Шмальгаузен, 1969: 331), который осуществляется на уровне индивидуального развития. А поскольку существование вида возможно лишь в форме популяции, успешность его исторического развития зависит от поддержания на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Фенотип взрослой особи формируется в основном при воздействии на генотип тех условий среды, в которых развивается личиночная форма. Богатство природного разнообразия, расширяя спектр факторов воздействия на организм в процессе преимагинального развития, благоприятствует возрастанию геномного полиморфизма. Следовательно можно заключить, что разнообразие, численность,

ландшафтное распределение, распространение и в конечном итоге выживание насекомых зависит от степени совершенства морфофизиологической организации и адаптивного потенциала обеих активных форм единого организма — взрослой и личиночной.

ВЫВОДЫ

В процессе исторического развития семейств инфраотряда в зависимости от нормы реакции вида происходило постепенное совершенствование исходно архаических органов, сопровождавшееся соответствующими морфофизиологическими преобразованиями.

Отличие образа жизни обеих активных стадий онтогенеза обусловило эволюцию жизненно важных функций каждой из них в неодинаковой мере, что нашло отражение в существенных различиях физиологических процессов, адаптивной потенции, продолжительности существования, индивидуальной активности и ряда других черт.

Учитывая исходную примитивность организации низших короткоусых, обусловившую особенности биономии видов, на данной ступени эволюционного развития двукрылых основная функция живого — адаптация к изменяющимся условиям реализуется преимущественно на ювенильной стадии.

В онтогенезе основная часть суммы воздействия абиотических и биотических факторов приходится на личиночную стадию, что в значительной мере определяет степень фенотипической изменчивости.

Широта адаптивной радиации и, соответственно, видовое богатство каждого из семейств определяются потенциалом адаптивной нормы личиночных форм их видов.

Основные функции дефинитивной стадии — размножение и расселение. В связи с этим для успешного развития вида большое значение приобретают размер ареала и структура популяций, которая обеспечивает процессы интеграции генетического наследства.

CONCLUSIONS

In the historical development of the infraorder families, depending on the norm of reaction of the species, the gradual improvement of the initially archaic organs occurred that was accompanied by the relevant physiological and morphological transformations.

The differences in life mode between two active life stages were responsible for different degree of evolution of functions most important for each of them. That is reflected in significant differences in morphophysiological processes, adaptive potential, duration of life, activity of individual species and some other features.

Taking into account primitiveness of original organization of the lower Brachycera, that caused individuality of their bionomy, at this stage of evolutionary development of order Diptera the main function of living beings, namely, the adaptation to changing conditions, is realized mainly in the juvenile stage.

In the ontogeny, the influence of abiotic and biotic factors is directed mainly on the larval stage, and that largely determines the degree of phenotypic variability.

Extent of adaptive radiation and, therefore, the species richness of each infraorder family are the result of their larvae adaptive norm.

The main functions of the definitive stage are reproduction and distribution. In this regard, the width of the area and structure of populations, which provides integration of genetic material, are important for successful evolution of the species.

Считаю приятным долгом выразить благодарность Дж. Ф. Бургеру из Университета штата Нью-Гемпшир, США (Prof. J. F. Burger, University of New Hampshire, Durham, N. H., U. S. A.) за предо-

ставленную возможность выполнения значительного объёма работы в его лаборатории и В. Г. Радченко (Институт зоологии НАН Украины, Киев) за ценные замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Р. В. Об эколого-морфологической типизации личинок слепней (Diptera, Tabanidae) // Энтомол. обозрение. — 1982. — 61, вып. 1. — С. 43–49.
- Андреева Р. В. Экология личинок слепней и их паразитозы. — Киев : Наук. думка, 1984. — 181 с.
- Андреева Р. В. Определитель личинок слепней. — Киев : Наук. думка, 1990 — 171 с.
- Андреева Р. В. Экология и особенности развития видов слепней-«генералистов» фауны Палеарктики (Diptera, Tabanidae) // Вестн. зоологии. — 1998. — Вип. 9. Ентомологія в Україні (Праці V з'їзду УЕТ, 7–11 вересня 1998 р. Харків). — С. 9–12.
- Андреева Р. В. Морфологическое и таксономическое разнообразие личинок Tabanomorpha (Diptera) Палеарктики // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 1. — С. 87–96.
- Андреева Р. В., Нагорная И. М. Питание почвообитающих личинок слепней (Diptera, Tabanidae): Почвенная фауна и почвенное плодородие // Тр. IX Междунар. коллоквиума по почв. зоологии (Москва, август 1985 г.). — М. : Б. и., 1987. — С. 258–260.
- Антонов А. С. Строение ДНК и положение организмов в системе // Успехи совр. биол. — 1969. — 68, № 3 (6). — С. 300–317.
- Бабаев А. Г., Федорович Б. А. Основные этапы формирования рельефа Каракумов // Проблемы освоения пустынь. — Фрунзе : Илым, 1970. — С. 3–11.
- Гиляров М. С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии // Зоол. журн. — 1966. — 45, вып. 1. — С. 3–23.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. — М. : Наука, 1970. — 276 с.
- Гиляров М. С. Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых // Журн. общ. биол. — 1974. — 35, № 1. — С. 13–33.
- Гиляров М. С., Семёнова Л. М. Особенности пищеварительной системы личинок почвенных насекомых с разными типами питания // Адаптация почвенных животных к условиям среды. — М. : Наука, 1977. — С. 49–54.
- Геккер Э. Трансформизм и дарвинизм. Популярное изложение общего учения о развитии. — СПб. : Б. и., 1900. — 222 с.
- Гериензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. — 1941. — 2, № 1. — С. 85–106.
- Дарвин Ч. Сочинения. Т. 3. Происхождение видов путем естественного отбора / Под ред. А. Д. Некрасова. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. — 832 с.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). — М. : Сов. Наука, 1949. — 395 с.
- Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных // Журн. общ. биол. — 1944. — 5, № 3. — С. 129–171.
- Иванищук П. П. Сравнительный морфо-кариотипический анализ слепней // Вопросы эволюции и филогенеза двукрылых : Сб. науч. работ. — М. : Б. и., 1984. — С. 45–60.
- Иванищук П. П. Кариологическое обоснование деления отряда двукрылых на подотряды // Тез. докл. IX Съезда ВЭО. — Киев : Наук. думка, 1984. — С. 192.
- Ипатова Т. Н. Методы изучения липидов вредной черепашки Eurygaster integriceps Put. // Тр. ВНИИ защиты растений. — 1973. — Вып. 37. — С. 172–175.
- Калугина Н. С., Ковалев В. Г. Двукрылые юры Сибири. — М. : Наука, 1985. — 185 с.
- Кинд Т. В., Карпунина Н. Н., Тысячник М. С. Нейроэндокринная система и методы изучения её функциональной активности // Тр. ВЭО. — 1983. — 64. Гормональная регуляция развития насекомых / Под ред. В. И. Тобиаса, В. И. Бурова. — С. 5–28.
- Ковалев В. Г. Древнейшие представители короткоусых двукрылых из юры Сибири // Палеонтол. журн. — 1981. — № 3. — С. 85–101.
- Ковалев В. Г. Юрские двукрылые — рагиониды (Muscida, Rhagionidae) // Палеонтол. журн. — 1982. — № 3. — С. 82–100.
- Ковалев В. Г. Классификация двукрылых в свете палеонтологических данных // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. — Л. : Б. и., 1987. — С. 40–48.
- Ковалевский А. О. Предварительное сообщение об эмбриологических исследованиях червей и членистоногих // Зап. Киев. об-ва естествоисп. — 1870. — 1, вып. 1. — С. 21–26.
- Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журн. — 1933. — 2, вып. 4/5. — С. 475–500.
- Костенко Н. П. Развитие рельефа горных стран. — М. : Мысль, 1970. — 387 с.
- Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. — М. : Наука, 1969. — 310 с.
- Кривошеина Н. П. Семейство Glutopidae fam. n и его положение в системе отряда двукрылых (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha) // Энтомол. обозр. — 1971. — 50, № 3. — С. 681–687.
- Кривошеина Н. П., Зайцев А. И. Филогенез и эволюционная экология двукрылых насекомых // Энтомология. — М. : ВИНТИ, 1989. — 9. — 160 с.

- Лакин Г. Ф.* Биометрия. — М. : Высш. шк., 1980. — 292 с.
- Лилли Р. Д.* Патологическая техника и практическая гистохимия. — М. : Мир, 1971. — 495 с.
- Малиновский А. А.* Общие вопросы строения системы и их значение для биологии // Проблемы методологии системного исследования. — М. : Мысль, 1970. — С. 146–183.
- Марков А. В., Соловьёв А. Н.* Количественные закономерности эволюции морских ежей надотряда Spatangoidea (Echinidae) // Журн. общ. биол. — 1995. — № 6. — С. 677–698.
- Матвеев Б. С.* Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза // Изв. АН СССР. Сер. Биол. — 1937. — № 1. — С. 3–42.
- Медников Б. М.* Проблема видеообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биол. — 1987. — № 1. — С. 15–26.
- Мечников И. И.* Очерк явлений превращения у животных // Натуралист. — 1866. — № 10–11.
- Милановский Е. Е.* Краткая история Кавказского перешейка: Общая характеристика и история развития рельефа Кавказа. — М. : Наука, 1977. — С. 206–221.
- Мюллер Ф.* За Дарвина. — М. : Биомедгиз, 1932. — 37 с.
- Нарчук Э. П.* Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран // Тр. ЗИН РАН. — 2003. — № 294. — 250 с.
- Олсуфьев Н. Г.* Слепни. Семейство (Tabanidae). — Л. : Наука, 1977. — 436 с. — (Фауна СССР. Насекомые двукрылые ; Т. 7, вып. 2).
- Паенко Н. К.* Гонотрофический цикл и плодовитость слепней (Diptera, Tabanidae) в условиях Среднерусской лесостепи. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Воронеж : Б. и., 1968. — 24 с.
- Порчинский И. А.* Слепни (Tabanidae) и простейшие способы их уничтожения // Тр. Бюро по энтомологии. — 1915. — № 2. — С. 1–58.
- Пирс Э.* Гистохимия. — М. : Мир, 1970. — 970 с.
- Родендорф Б. Б.* Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение // Тр. ПИН АН СССР. — 1951. — № 35. — С. 1–180.
- Родендорф Б. Б.* Филогенетические реликты // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. — 1959. — № 27. — С. 41–51.
- Родендорф Б. Б.* Историческое развитие двукрылых насекомых // Тр. ПИН АН СССР. — 1964. — № 100. — С. 1–312.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д.* Энтомология. — М. : Мир, 1985. — 572 с.
- Саулич А. Х.* Многолетние жизненные циклы насекомых // Энтомол. обзор. — 2010. — № 89, вып. 3. — С. 497–530.
- Семенова Л. М.* Особенности строения кутикулы почвенных насекомых в сравнении с водными и наземными, как приспособление к условиям существования // Журн. общ. биол. — 1960. — № 21. — С. 34–40.
- Семенова Л. М.* Строение и проницаемость кутикулы насекомых // Защита растений от вредителей и болезней. — 1962. — № 2. — С. 34–36.
- Семенова Л. М.* Фиксация и подготовка материала для гистологического и гистохимического изучения почвообитающих беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. — М. : Наука, 1975. — С. 241–248.
- Семенова Л. М., Родионова А. Н.* Особенности кутикулы водных личинок насекомых в связи с условиями жизни // Журн. общ. биол. — 1961. — № 22. — С. 128–136.
- Синицын В. М.* Палеогеография Азии. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 266 с.
- Синицын В. М.* Древние климаты Евразии. Часть 1. Палеоген и неоген. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1965. — 165 с.
- Скуфьян К. В., Суворова О. С.* К эволюции ротового аппарата слепней (Diptera, Tabanidae) // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. — Л. : Зин. АН СССР, 1977. — С. 93–96.
- Тихомирова А. Л.* Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. — М. : Наука, 1991. — 168 с.
- Ушаков С. А., Ясаманов Н. А.* Дрейф материков и климаты Земли. — М. : Мысль, 1984. — 206 с.
- Чайка С. Ю.* Нейроморфология насекомых : Учебное пособие. — М. : Изд-во МГУ, 2010. — 395 с.
- Чернов Ю. И.* Экология и биогеография. Избранные работы. — М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. — 580 с.
- Шаров А. Г.* Сравнительно-онтогенетический метод и его применение в систематике и филогении (на примере насекомых) // Зоол. журн. — 1957. — № 36, вып. 1. — С. 64–84.
- Шванович Б. Н.* Курс общей энтомологии. — М. ; Л. : Советская наука, 1949. — 900 с.
- Шварц С. С.* Популяционная структура вида // Зоол. журн. — 1967. — № 46, вып. 10. — С. 1456–1469.
- Шевцова Н. П.* К экологии слепней долины Северского Донца // Проблемы паразитологии : Материалы Восьмой науч. конф. паразитологов УССР. — Киев : Наук. думка, 1975. — Ч. 2. — С. 279–272.
- Шмальгаузен И. И.* Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. — 1945. — № 6. — С. 1–26.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. — Л. : Наука, 1969. — 493 с.
- Andreeva R. V.* Description of the Larvae of a species of Stonemyia (Diptera, Tabanidae: Pangoniini) from North America and discussion of larval Characteristics in the Tribe Pangoniini // J. Ukr. Ent. Soc. — 1997. — 3 (1). — P. 41–48.

- Andreeva R. V.* Biogeography of Palearctic Horse Flies (Diptera: Tabanidae) and morpho-ecological studies on their larvae // Contributions to the knowledge of Diptera. — Memoirs on Entomology, International. — Gainesville, Florida : Associated Publishers, 1999. — P. 271–304. — (Memoirs on Entomology, International.)
- Andreeva R. V.* Additions and comments to the catalogue of Palearctic Diptera (Tabanidae) // Z. Arb. Gem. Ost. Ent. — 2004. — **56**. — P. 93–106.
- Baker J. E.* Cuticular lipids of larvae of *Attagenus megatoma*// Insect Biochem. — 1978. — **8**, N4. — P. 287–292.
- Brandt E.* Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Zweifluger (Diptera) // Horae Soc. Entom. Ross. — 1879. — **15**. — P. 26–47.
- Becker R.* Zur Kenntnis der Mundteile und des Körpers der Dipterenlarven // Zool. Jahrb. Anat. — 1910. — **29**, N 2. — 281–314.
- Burger J. F.* Biosystematic of Tabanidae: Present status, recent advances and future tasks // Abstracts of the first International Congress of Dipterology. — Budapest, 1986. — P. 28.
- Chvala M., Lyneborg L., Moucha J.* The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae). — Copenhagen , 1972. — 498 p.
- Cook E. F.* The evolution of the head in the larvae of the Diptera // Microentomol. — 1949. — **14**, N 1. — P. 1–57.
- Fairchild G. B.* Climate and the phylogeny and distribution of Tabanidae // Bull. Entomol. Soc. Amer. — 1969. — **15**, N 1. — P. 7–11.
- Hadley N. F.* Surface waxes and integumentary permeability // Amer. Sci. — 1980. — **68**, N 5. — P. 546–553.
- Emden Van F. I.* The taxonomic significance of the characters of immature insects // Ann. Rev. Entomol. — 1957. — **2**. — P. 91–105.
- Hennig W.* Ordnung Diptera (Zweifluger). — Handb. Zool, 1973. — 4 (2). — 2/31. — P. 1–337.
- Hennig W.* Insect Phylogeny. — Chichester, New-York, Brisbane, Toronto, 1981. — 514 p.
- Keilin D.* Respiratory system and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera // Parasitology. — 1944. — **36**, 2. — P. 1–65.
- Komnick H., Schmitz M., Wichard W.* Cytologische, electrolyt-histochemische und funktionelle Untersuchungen der analen Chloridepithelien aquatischer Brachycerenzellen (Insecta, Diptera) // Cytobiologie-1975. — Band II, heft 3. — S. 448–465.
- Lindner E.* Rhagionidae. Die Fliegen der Palaearktischen Region. — 1925. — 20. — P. 1–49.
- Mackerras I. M.* The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). I. General Review // Aust. J. Zool. — 1954. — **2**. — P. 431–454.
- Mackerras I. M., Fuller M. E.* The genus *Pelecorhynchus* (Diptera, Tabanidae) // Proc. Linn. Soc. N. S. W. — 1942. — **67**. — P. 9–76.
- McKeever S., French F. E.* Comparative study of adult mouthparts of fifty-two species representing thirty genera of Tabanidae (Diptera) // Contributions to the knowledge of Diptera. — Gainesville, Florida : Associated Publishers, 1999. — P. 327–353. — (Memoirs on Entomology, International).
- Nagatomy A.* Studies in the aquatic snipe flies of Japan (Diptera, Rhagionidae). Part 2. Descriptions of the eggs // Mushi. — 1960. — 33. — P. 1–3. ; Part 3. Description of the larvae // Mushi. — 1961. — 35. — P. 11–27. ; Part 5. Biological notes // Mushi. — 1962. — 36. — P. 103–149.
- Nagatomy A.* Notes on the aquatic snipe flies (Diptera, Athericidae) // Kontyu. — 1979. — **47**. — P. 158–175.
- Neave S. A.* Introduction à l'étude de la faune des diptères à larves aquatiques d'un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques, le Zissuraga // Ann. d'hydrobiol. — 1972. — 3, N 2. — P. 173–196.
- Oldroyd H.* The natural history of flies. — London : Weidenfeld & Nicolson, 1964. — 243 p.
- Rozkosny R., Spitzer K.* Schnepfenfliegen (Diptera, Rhagionidae) in der Tschechoslowakei // Acta entom. bohemoslov. — 1965. — **62**. — P. 340–368.
- Ren D.* Flower associated brachyceran flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins // Science. — 1998. — **280**. — P. 85–88.
- Sinclair B. J.* A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures // System. Entomol. — 1992. — **17**. — P. 223–252.
- Snodgrass R. E.* Morphology and evolution of the insect head and its appendages // Smithson. Misc. Collect. — 1928. — **81**, N 3. — P. 1–158.
- Stoffolano J. G.* The anal organ of larvae of *Musca autumnalis*, *Musca domestica* and *Orthellia caesarion* (Diptera, Muscidae) // Ann. Entom. Soc. America. — 1970. — **63**. — 1647–1654.
- Stuckenberg B. R.* The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera) // Ann. Natal. Mus. — 1973. — **21**. — P. 649–673.
- Teskey H. J.* The immature stages and phyletic position of *Glutops rossi* (Diptera, Pelecorhynchidae) // Can. Entomol. — 1970. — 102. — P. 1130–1135.
- Teskey H. J.* Vermileonidae // Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1 / Eds J. F. McAlpine, N. M. Wood. — Ottawa : Research Branch, Agriculture Canada, 1981. — P. 529–532. — (Monograph of the Biosystematic Research Institute ; N 27).
- Vanhara J.* Larval development of *Atherix marginata* (Diptera, Athericidae) under natural conditions // Acta. entomol. bohemoslov. — 1975. — P. 92–98.
- Vimmer A.* Doplňky k anatomii larvy Vermileo a posnámky o ustním ustrojí larev celedi Rhagionidae // Casopis Ceskoslov. Spol. Entomol. Acta soc. entomol. Cechoslov. — 1931. — **28**. — P. 47–53.

- Whitten J. M. A comparative morphological study of the tracheal system in larval Diptera. Part I // Quart. J. Microscop. Sci. — 1955. — 96. — P. 257–278.
- Wiegmann B. M., Tsaur S. C., Webb D. W., Yeates D. K., Cassel B. K. Monophyly and Relationships of the Tabanomorpha (Diptera, Brachycera) Based on 28S Ribosomal Gene Sequences // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 2000. — 93, N 5. — P. 1031–1038.
- Wiegmann B. M., Yeates D. K., Thorne J. L., Kishino H. Time flies, a new molecular time scale for Brachyceran fly evolution without a clock // Systematic Biology. — 2003. — 52 (6). — P. 745–756
- Woodley N. E. Phylogeny and classification of the “orthorrhaphous” Brachycera // Manual of Nearctic Diptera / Ed. J. F. McAlpine, N. M. Wood.— Ottawa : Research Branch, Agriculture Canada, 1989. — Vol. 3. — P. 1371–1395. — (Monograph of the Biosystematic Research Institute, N 32).

**Национальная академия наук Украины
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена**

А. В. Пучков

**ЛИЧИНКИ ЖУКОВ-СКАКУНОВ
ПОДТРИБЫ CICINELINA (COLEOPTERA, CICINELIDAE)
ПАЛЕАРКТИКИ (МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ,
ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ)**

Утверждено к печати ученым советом Института
зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
(протокол № 6 от 17 сентября 2013 г.)
Рецензенты: В. М. Бровдий, А. Г. Радченко

Киев–2013

Личинки жуков-скакунов подтрибы Cicindelina (Coleoptera, Cicindelidae) Палеарктики (морфология, таксономия, таблица для определения видов). Пучков А. В. — Представлен обзор общей морфологии личинок жуков-скакунов Палеарктики. Проанализированы таксономически важные морфологические признаки при характеристике родов и групп видов — строение переднеспинки, придатков брюшка и особенности хетотаксии различных структур тела. Охарактеризованы качественно-количественные онтогенетические изменения в морфологии личинок жуков-скакунов. Приведен краткий таксономический анализ подтрибы Cicindelina Палеарктики на основе личиночных признаков (с привлечением данных по имаго) и впервые дана наиболее полная таблица для определения личинок (57 видов из 11 родов). В пределах подтрибы Cicindelina Палеарктики уточнены границы трёх групп видов рода *Cicindela* и показано обоснованное положение вида *Cicindela clypeata*. Обоснованы выделение двух групп видов в пределах рода *Cephalota* и существенные морфологические различия у личинок подродов *Cylindera* s. str. и *Eugrapha* рода *Cylindera*.

Ключевые слова: Coleoptera, Cicindelina, Палеарктика, личинки, морфология, признаки, таксономия, таблица для определения видов.

The Tiger Beetles Larvae of Cicindelina Subtribe (Coleoptera, Cicindelidae) of Palearctic Region (Morphology, Taxonomy, Key). Putchkov A. V. — The morphology of tiger beetle larvae of the Palearctic Region is studied in details. Complex of taxonomically important characters (morphology of pronotum, abdomen, chaetotaxy of body structures) are analysed. The ontogenetic changes of larval morphology are presented and its comparative characters are discussed. Short preliminar taxonomic analysis is given for several genera of Cicindelina tribe of the Palearctic Region and key to larvae (57 species of 11 genera) is complited. The borders of three groups of *Cicindela* genus are discussed and separate position of *Cicindela clypeata* is recognized. Two groups of species of *Cephalota* genus are distinguished and all the differences of *Cylindera* s. str. and *Eugrapha* subgenera are confirmed.

Key words: Coleoptera, Cicindelina, Palearctic, larvae, morphology, characters, taxonomy, key.

Личинки жуків-стрибунів підтриби Cicindelina (Coleoptera, Cicindelidae) Палеарктики (морфологія, таксономія, таблиця для визначення видів). Пучков О. В. — Надано огляд загальної морфології личинок жуків-стрибунів Палеарктики. Проаналізовано таксономічно важливі морфологічні ознаки родів та груп видів: будову передньоспинки і придатків черевця та особливості хетотаксії різних структур тіла. Охарактеризовано якісно-кількісні онтогенетичні зміни в морфології личинок жуків-стрибунів. Наведено короткий таксономічний аналіз підтриби Cicindelina Палеарктики на основі личинкових ознак (з використанням даних по імаго) і вперше укладено найповнішу таблицю для визначення личинок (57 видів з 11 родів). У межах підтриби Cicindelina Палеарктики уточнено обсяг трьох груп видів роду *Cicindela* і показано відокремлене положення виду *Cicindela clypeata*. Обґрутовано виділення двох груп видів у межах роду *Cephalota* та істотні морфологічні відмінності у личинок підродів *Cylindera* s. str. і *Eugrapha* роду *Cylindera*.

Ключові слова: Coleoptera, Cicindelina, Палеарктика, личинки, морфология, ознаки, таксономія, таблиця для визначення видів.

ВВЕДЕНИЕ

Жуки-скакуны (*Coleoptera, Cicindelidae*) — одно из крупных семейств жуков подотряда Adephaga, насчитывающее в мировой фауне более 2000 видов из 125 родов, 12 подтриба, 5 триб и 2 подсемейства (Wiesner, 1992). Крупнейшей является подтриба *Cicindelina*, представленная более чем 1200 видами из 60 родов, распространенных почти всесветно и населяющих различные биотопы — от морских побережий до горных лугов, где они играют существенную регуляторную роль как активные хищники. Кроме того, жуков-скакунов используют как удобные модельные объекты для мониторинга различных экосистем, например, в тропических регионах при изучении степени их трансформаций в результате антропической нагрузки (Rodriguez et al., 1998; Carroll, Pearson, 1998; Cassola, Pearson, 2000).

Для Палеарктики известно около 220 видов из 22 родов подтрибы *Cicindelina* (Putchkov, Matalin, 2003; Пучков, 2004). К настоящему времени накоплен значительный материал (более 1000 источников) по имаго подтрибы этого региона, посвященный очень широкому кругу вопросов по систематике, морфологии, филогении, экологии и биономии. Личинки оказались гораздо менее изученными. Это связано (как и в случаях изучения других насекомых с полным превращением) с трудностями в их идентификации, скрытым образом жизни, особенностями биономии, слабой изученностью морфологии преимагинальных стадий. В настоящее время известны личинки почти 60 видов из 10 родов *Cicindelina* Палеарктики (см. таблицу для определения личинок), сведения о которых представлены в ряде работ (Hamilton, 1925; Гиляров, Шарова, 1954, 1964; Kurosa, 1959; Hurka, 1970; Serrano, 1985, 1987, 1990, 1995; Putchkov, 1988, 1994, 1996, 1997; Пучков, 1990, 1991 а, б, 1993, 2003, 2004, 2005, 2011; Пучков, Шиленков, 1992; Putchkov, Arndt, 1994; Putchkov, Cassola, 1994; Putchkov, Schilénkov, 1996; Arndt, Putchkov, 1994; Putchkov et al., 2008). Таким образом, в настоящее время известны личинки почти трети видов и более половины родов *Cicindelina* фауны Палеарктики. Назрела необходимость обобщения этого материала, особенно данных по морфологии и таксономии личинок, а также создания наиболее полной таблицы для определения видов, встречающихся в Палеарктике. Дальнейшее изучение личинок жуков-скакунов имеет особое значение для построения их естественной классификации, реконструкции филогении и углубленного познания экологических особенностей.

Настоящая работа представляет итог многолетних исследований (1986–2011 гг.) автором морфологии, систематики и экологии личинок и имаго жуков-скакунов Палеарктики, особенно представителей подтрибы *Cicindelina*, как наиболее крупного таксона. Основой послужили материалы, собранные во многих регионах Украины (А. В. Пучков), России: Кавказ, Дальний Восток (А. В. Пучков), Армении, Туркменистана, Казахстана, Киргизстана, Узбекистана (А. В. Пучков, В. Г. Шиленков, К. В. Макаров, М. А. Нестеров), Северной Африки (Э. Арндт) и Европы (Ф. Кассоля, И. Пробст). Одним из важных аспектов в проведении настоящей работы послужили также обработка и изучение обширных коллекций, хранящихся в ведущих биологических учреждениях СНГ и Европы — Германского энтомологического института (г. Эберсвальд, ФРГ), Московского государственного педагогического университета им. М. Горького (г. Москва, Россия), Зоологического института РАН (г. С.-Петербург, Россия), Венского природоведческого музея (г. Вена, Австрия).

Личинок в природе, зная их местообитания, отлавливали прямо в поле с помощью маркера (обычно тонкая и длинная травинка крепкого злака), который вставлялся в норку, а рядом параллельно копали яму, постепенно обнажая ход норы. Это дополнительно позволяло установить форму норки, её направление, особенности ответвлений хода и другие характеристики. В каждом биотопе брали для выведения не менее 10 личинок с очень полным этикетированием, например, вплоть до ± 5 см от прилегающего водоёма, глубины норы, уровня влажности почвы. Личинок выводили до имаго в лабораторных стеклянных пробирках, а экзувий сохранили. Всего (на основе выведения, а также знаний биотического и географического распространения) самостоятельно идентифицированы личинки 42 видов из 7 родов. Полученный материал дал возможность изучить личинок подтрибы почти всей Палеарктики на уровне главнейших родов (около 60 % всех таксонов), а для большинства из них — и на уровне основных групп видов.

Изучение личинок скакунов подтрибы *Cicindelina* позволило не только обобщить все известные данные, но и обеспечить наиболее объективный анализ морфологии преимагинальных стадий с широким использованием его в классификации и филогении *Cicindelidae* (Arndt, Putchkov, 1996; Пучков, 2004, 2011; Putchkov, Cassola, 2005).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОК СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA

В ряде работ (Hamilton, 1925; Гиляров, Шарова, 1954; Шарова, 1964; Knisley, Pearson, 1984) приведены относительно детальные описания общей морфологии личинок подтрибы *Cicindelina*, базирующиеся, главным образом, на представителях рода *Cicindela* s. l. Однако морфологические обобщения по личинкам всё же были поверхностными, а некоторые данные содержали ряд неточностей и противоречий из-за недостатка материала. В настоящей работе, при составлении общей морфологической характеристики личинок скакунов, за основу была взята схема описания, предложенная этими авторами, с частичным использованием их терминологии, но существенно дополненная многими новыми и оригинальными признаками структур тела (более чем для 30 родов мировой фауны), имеющими значение для систематики и филогении группы. Общий анализ основан на изучении личинок старших возрастов (особенно III), как наиболее количественно представленных в собственных сборах и других коллекциях, и в меньшей мере с использованием материалов по личинкам младших возрастов. Это позволило в достаточно полной мере проследить не только онтогенетические изменения, но и получить значительную информацию для таксономического и филогенетического анализа скакунов на основе их личиночных признаков.

Тело личинки жуков-скакунов типично камподеоидное, длинное, изогнуто вентрально-дорсально от головы до вершины брюшка. Длина (для III возраста) колеблется от 15 до 30 мм.

Голова. Цвет сверху от коричневого до почти чёрного, часто с ярким металлическим блеском различных оттенков. Нижняя поверхность от светло-коричневой до каштановой с более тёмными боковыми краями. Сверху форма головы слегка трапециевидная, более или менее вдавлена посередине (ковшобразная), снизу сильно выпуклая. Её задняя часть почти полукругло вырезана вовнутрь, относительно поперечная (рис. 1, 1). Наибольшая ширина головной капсулы в задней части, между глазами. Лобные швы делят головную капсулу на черепную коробку и лобно-лицевую часть. Теменной (епикраниальный) шов (es) короткий. Горловой шов (gs) Т-образный (рис. 1, 5). Лобный шов (fs) более или менее изогнут в средней части (рис. 1, 1). Темя занимает пространство от затылка до лобных швов и места прикрепления усиков. Щёки простираются от затылка вперёд и вниз до горлового шва. Затылочный киль (og) тянется от края заднего глазка до лобной пластинки и отделен лобным швом от подковообразного задне-лобного киля (vr) (рис. 1, 1). Снизу головы, впереди находится гипостома (hy) — парный склерит, неявственно отделенный от остальной черепной коробки тёмной овальной линией (рис. 1, 5). К переднему краю гипостома прикрепляются максиллы и нижняя губа. Глазков (os) — шесть. Они неравной величины и расположены в верхней и боковой частях черепной коробки. Наиболее крупные — дорсальные: задний (os1) и передний (os2). Глазок 1 обычно слегка больше глазка 2 (рис. 1, 1). Глазная площадка слегка приподнята. Между глазками 1—2 или чуть ниже их снаружи иногда расположены более или менее выраженные бугорки. Глазок 3 находится ниже глазка 2, глазок 4 — позади третьего, а глазок 5 — ещё ниже четвёртого. Рудиментарный шестой глазок очень маленький, расположен между 1 и 2, но слегка смещён внутрь (см. 1, 1).

Лобно-лицевая пластинка слабо ромбовидная, более или менее ковшобразно вдавлена дискально. Её поверхность зернисто-шероховатая, с мелкими морщинками или бугорками и с одним-двумя небольшими поперечными килями в центральной части. По бокам лобной пластинки (с внутренней стороны от прикрепления усиков) имеются небольшие треугольные склериты (параклипеусы) (рис. 1,

1). Наличник и верхняя губа слиты и образуют назале (nz), ширина которого чуть больше основания мандибул. Передний край назале обычно слабо трапециевидный с ровным краем. По бокам назале расположены явственные боковые зубчики — адназалии. Кнаружи от них находятся боковые пластины, отделенные довольно глубокой продольной бороздкой.

Антенны (an) короткие (не менее чем в 1,5 раза короче мандибул), четырёхчленниковые, из которых второй более длинный, а последний — самый короткий. 1–2-й членники широкие, в 1,5–2 раза толще остальных (рис. 1, 1). Мандибулы (mb) изогнутые с ретикуланумом в нижней трети (рис. 1, 1), удлинённые, серповидные, с затемнённой верхней (после ретикуланума) половиной, снаружи с отдельными щетинками посередине. Максиллы уплощены. Кардо треугольное. Стилес (st) удлинённый с несколькими зубцами и рядами щетинок разной густоты на внутреннем крае (рис. 1, 2). Верхняя поверхность стилеса сильнее опушена дискально, чем нижняя. Его задний край с отдельными длинными щетинками. Лациния обычно отсутствует. Гамильтон (Hamilton, 1925) считает склерит (slr) с 1–3 щетинками между стилесом и галеей еёrudиментом (рис. 1, 2). Однако Ван Эмден (Emden van, 1935) отождествляет лацинию с небольшим зубчиком на верхней внутренней части стилеса, имеющегося только у тропических личинок родов *Omus* и *Plathychile*. Оба мнения спорны и требуют изучения строения внутренних структур этих образований. Галея (gl) двучленниковая, её верхний сегмент слегка короче нижнего (рис. 1, 2). Первый членник галеи слит с щупиконосцем (пальпигером — plf). Нижнечелюстные щупики (lm) обычно трёхчленниковые, не длиннее галеи (рис. 1, 2). Количество и расположение щетинок на галее и щупиках почти неизменно у личинок разных таксонов. Нижняя губа прикреплена к головной капсуле слабо хитинизированной перепончатой частью заднеподбородка с гипостомой (рис. 1, 5), что обеспечивает её значительную подвижность. Подбородок (mt) состоит из двух слитых долей (рис. 1, 3). Нижнегубные стилесы слиты. По бокам их находится пальпигер (sp) с двумя разделенными склеритами (рис. 1, 3). Щупики нижней губы (lp) двучленниковые. Первый членник шире второго, особенно в верхней половине. Его вершина с 2–3 тонкими щетинками и 2–3 шилообразными зубчиками посередине (рис. 1, 3). Второй членник щупиков с 1 щетинкой, расположенной обычно у середины.

Грудь. В силу особенностей образа жизни и ряда адаптаций, одной из самых специфических частей тела у личинок скакунов является первый тергит или переднеспинка (согласно терминологии большинства авторов). Она сильно хитинизирована и затемнена сравнительно с другими тергитами груди. Цвет сверху — от светло-коричневого до почти чёрного, часто с металлическим блеском разного оттенка. Мембрана (mb) переднего края переднеспинки небольшая (рис. 1, 4). Форма переднеспинки полуокругло-поперечная или щитовидная (терминология по: Hamilton, 1925, Гиляров, Шарова, 1954). Её передний край вырезан так, что обеспечивает функциональное соприкосновение с головой. Он более или менее выпуклый (рис. 1, 4). Передние углы (PNa) явственные (но разных размеров), направлены вперед или слегка оттянуты в стороны. Боковой и задний края переднеспинки обычно с небольшим валиком. Поверхность переднеспинки с явственными структурами — валиками у основания боковых (передних) углов (PNa), приподнятыми или «мозолистыми возвышениями» (CE) и углублениями на диске, разной степени рельефности (рис. 1, 4). Посредине переднеспинки пролегает довольно глубокий шов или «срединная линия» (PNm), вдоль которого тянется ряд щетинок. Весь периметр переднеспинки с бахромой щетинок, но всегда более густой кзади. Диск несёт отдельные или многочисленные щетинки разной длины (рис. 1, 4). Их количество и расположение имеет значение для определения разных так-

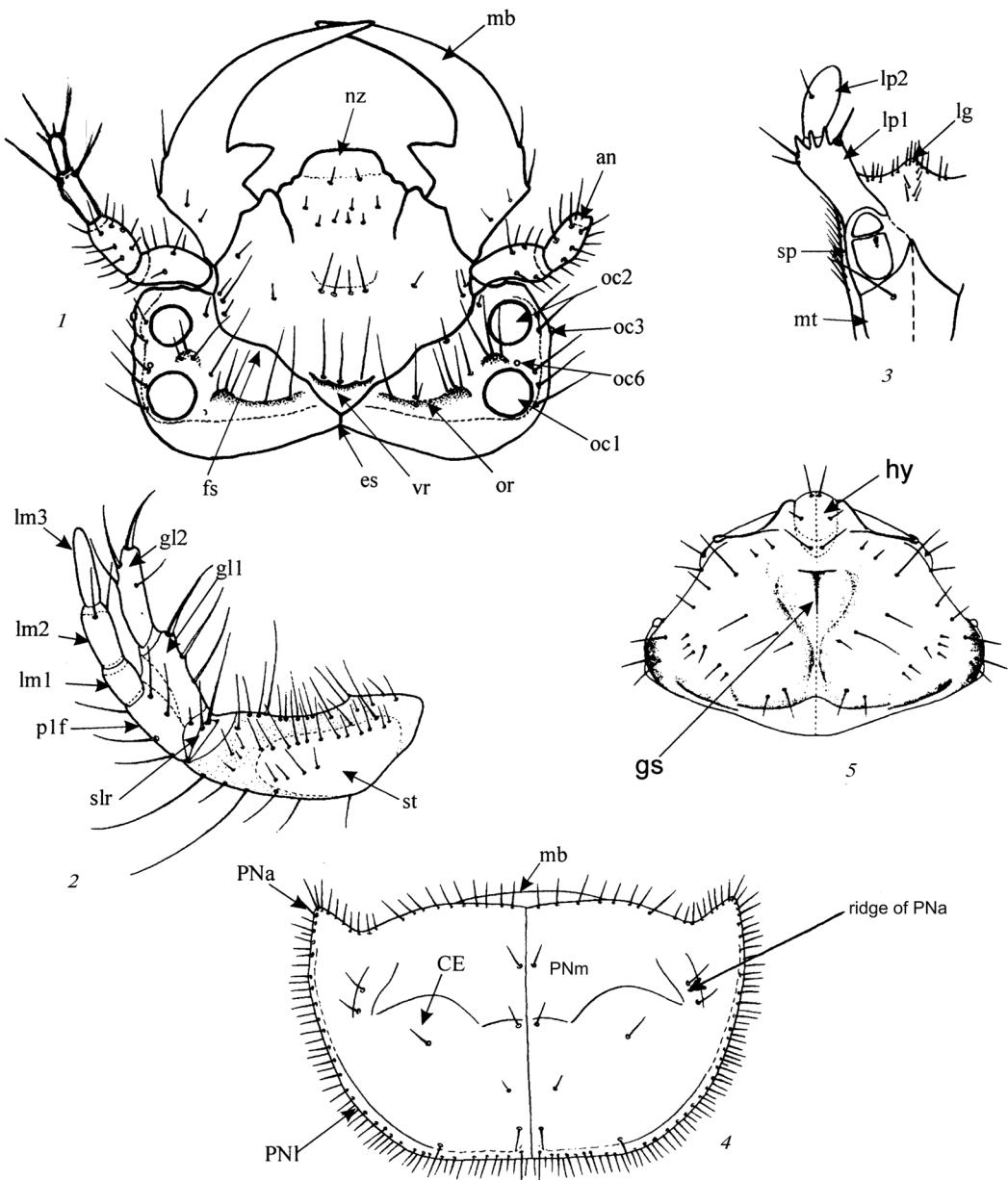


Рис. 1. Голова с придатками и переднеспинка личинки скакуна (*Cicindela sylvatica*): 1 — головная капсула дорсально (mb — мандибула; nz — назаль; an — 1—2-й членки усиков; oc1—6 — 1—6-й глазки; or — затылочный киль; vr — лобный киль; es — эпикраниальный шов; fr — лобный шов), 2 — левая максилла дорсально (st — стипес; slr — склерит; plf — щупиконосец; lm1—3 — 1—3-й членники нижнечелюстных щупиков; gl1—2 — 1—2-й членники галеи), 3 — нижняя губа и подбородок вентрально (mt — подбородок; sp — склеротизированная доля; lp1—2 — 1—2-й членники нижней губы), 4 — переднеспинка дорсально (mb — мембрана); PNI — левая половина переднеспинки с боковым валиком; PNa — передние углы; ridge of PNa — валик передних углов; CE — мозолистые возвышения; PNm — срединная линия); 5 — головная капсула вентрально (hy — гипостом; gs — горловой шов).

Fig. 1. Head with appendinstars and pronotum of tiger-beetles larva (*Cicindela sylvatica*): 1 — head dorsally (mb — mandible; nz — nazale; an — 1—2 — antennal segments 1 and 2; oc1—6 — ocelli1—6; or — ridge of occiput; vr — ridge of vertex; es — epicranian suture; fr — frontal suture), 2 — left maxille dorasally (st — stipes; slr — sclerite; plf — palpifer; lm1—3 — maxillary palpus1—3; gl1—2 — palpus of galea 1 and 2), 3 — labium and mentum ventrally (mt — mentum; sp — sclerotized lobe; lp1—2 — segments of labium palpus 1 and 2), 4 — pronotum dorsally (mb — membrane); PNI — one half of pronotum with lateral ridge; PNa — cephalo-lateral angles; CE — callous elevation; PNm — median line of pronotum); 5 — head ventrally (hy — hypostom; gs — gular suture).

сонов и традиционно указывается для половины переднеспинки (PN1). Эпиплевры и стернальная область переднеспинки перепончатые.

Средне- и заднегрудь однотипны, гораздо уже переднегруди, слабо хитинизированы, всегда без металлического отлива. Они слабосердцевидные, слегка выпуклые, с тонким швом вдоль срединной линии, затемнены по бокам и сзади. Их поверхность покрыта небольшими, но довольно многочисленными щетинками, изреженными на диске. Плевральная область с сильно хитинизированными тёмными коксальными отростками. Эпиплейрит — в виде небольшой хитинизированной доли с отдельными щетинками. Стернальная поверхность средне- и заднегруди перепончатая с овальным слабохитинизированным склеритом средних размеров каждая. Общее строение ног однотипно, однако S-образная форма тела личинок скакунов, сидящих в норке, определяет их неравную длину. Передние ноги более короткие, а задние — самые длинные. У всех наземных личинок скакунов тазики удлинённые, почти цилиндрические. Вертлуг образует «колено» ноги и широко соединён с тазиком каудально и с бедром дистально. Бедра длинные, с рядами щетинок по внутреннему, наружному краям и на вершине. Голень довольно короткая, обычно прямая. Наружная часть голени усажена более чем десятком шипиков и щетинок. Лапка короче голени, со щетинками снаружи и двумя подвижными коготками, из которых передний почти в 1,5 раза длиннее заднего.

Брюшко 10-сегментное, почти цилиндрическое. Его максимальная ширина посередине, в области пятого сегмента. Общее строение I–IV, а также VI–VIII сегментов однотипно, а остальных — более специфично. Дорсально первые брюшные сегменты несут по два почти прямоугольных или овальных тергита (TE) с несколькими длинными и более многочисленными короткими щетинками, расположенными, главным образом, по заднему краю (рис. 2, 4, 5). Сбоку, чуть ниже дыхалец, расположены эпиплейриты (EU), по одному с каждой стороны. Иногда перед ними присутствуют несколько склеротизированных бляшек (каждая с отдельной щетинкой) или реже один крупный дополнительный склерит (рис. 2, 4). Ниже эпиплейрита находится гипоплейрит (HY), состоящий из одного большого и нескольких маленьких склеритов (тип I) (рис. 2, 4), двух относительно больших склеритов (тип II) (рис. 2, 5) или кроме этих двух ещё с дополнительными хитинизированными бляшками (тип IIА) (Leffler, 1979). Стернальная область представлена несколькими склеритами. В передней части находится один большой овальный стернит (ST) с 2–4 парами длинных и несколькими короткими щетинками, главным образом, по заднему краю. Позади него с обеих сторон срединной линии расположено по одному небольшому постсклериту (Pst). Выше них находятся довольно крупные продольные коксальные доли (Cx), впереди которых иногда присутствуют несколько склеротизированных бляшек (рис. 2, 5). Характер хитинизации склеритов брюшка у разных таксонов неодинаков, но относительно однотипен у большинства близких видов.

Наиболее специфичным является строение склеритов горбовидно вздутой спинной поверхности пятого брюшного сегмента или горба (рис. 2, 3). Тергитов на горбе три: апикальный (AT5), латеральный или каудально-латеральный (CTL5), ошибочно называемый иногда эпиплейритом (Knisley, Pearson, 1984) и каудальный (CT5) (рис. 2, 3). Латеральный и каудальный тергиты всегда частично слиты боковыми краями. Апикальный тергит может быть отделён от других тергитов, соприкасаться или сливаться с каудальным по внутреннему или с латеральным по внешнему краю. Апикальный тергит несёт несколько длинных и коротких (иногда многочисленных) щетинок. Латеральный тергит обычно только с длинными щетинками. Каудальный тергит несёт один или несколько рядов шилообразных укороченных щетинок в верхней половине (рис. 2, 3), тогда как ниже щетинки утончаются, а количество их кзади снижается. Между тергитами находятся два опор-

ных отростка или «крючья». Укороченный отросток (ИН), приближенный к середине сегмента называется внутренним. Его вершина обычно заострена в виде шипа. Ниже центрального шипа находятся два и более тонких шипиков или крепких щетинок, сходных по форме с таковыми верхней половины каудального тергита (рис. 2, 3). Иногда (у рода *Myriochile*, видов подрода *Eugrapha*) центральный шип отсутствует или очень маленький. Расположение шипиков на внутренних отростках по отношению друг к другу может быть симметричным или сдвинутым у разных таксонов. Кнаружи от внутренних находятся средние отростки (МН). Они значительно длиннее, у основания расширены, часто изогнуты в верхней трети (рис. 2, 3). Средние отростки обычно несут 2–4 (редко больше) щетинки или укороченные шипики, расположенные в ряд или смешанные относительно друг друга. В целом строение тергитов и отростков горба весьма специфично и неодинаково у личинок различных таксонов и имеет особое значение для систематики семейства и определения большинства родов и видов. Дыхальца имеются на I–VIII сегментах брюшка. На восьмом сегменте дорсальные и латеральные склериты сходны с таковыми I–IV сегментов, а центрально-коксальные доли и стерниты слиты в один большой склерит. Центральные склериты девятого сегмента слиты и с гипоплейральными, а тергиты соединены в один общий склерит (рис. 2, 1). Задний край девятого стернита (ST9) несет 6–12 (иногда больше) длинных щетинок, разделённых на 2 группы по 3–6 щетинок каждая (рис. 2, 1). Десятый брюшной сегмент или пигопод (PY) гораздо уже других брюшных сегментов и характеризуется полным слиянием тергитов, плейритов и стернитов в единое сплошное кольцо. Задний край его вооружён прочными опорными щетинками или шипиками, более густо расположенными дорсально (рис. 2, 2). Верхняя поверх-

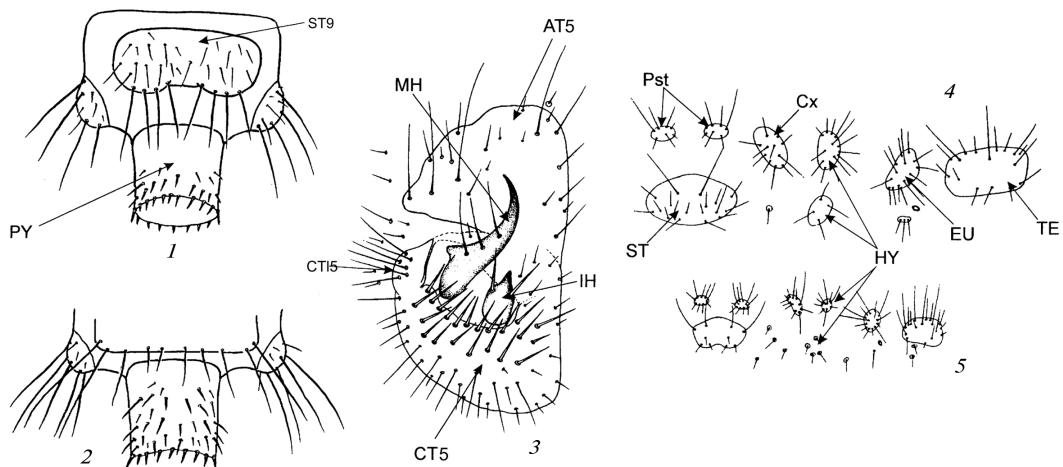


Рис. 2. Особенности морфологии отдельных сегментов тела личинки скакуна: 1 — девятый сегмент брюшка и пигопод (вентрально); 2 — то же (дорсально); 3 — тергиты 5-го сегмента брюшка (горба) с придатками (дорсально); 4 — склериты 3-го сегмента брюшка, гипоплейрит — тип II; 5 — то же, гипоплейрит — тип I; 1, 2, 3 — *Cicindela sylvatica*; 4 — *C. coerulea*; 5 — *C. gemmata*. ST9 — 9-й стернит брюшка; PY — пигопод; AT — апикальный тергит; CT — каудальный тергит; CLT — латеральный тергит; MH — средние отростки; IH — внутренние отростки; TE — тергит; EU — эпиплейрит; HY — гипоплейрит; Cx — коксальная доля; ST — стернит; Pst — постстертнит.

Fig. 2. Peculiarities of morphology of separate segments of body of tiger-beetles larva: 1 — ninth segment of abdomen and pygopod ventrally; 2 — the same dorsally; 3 — tergites of 5th segment of abdomen (hump) with appendinstars dorsally; 4 — sclerites of 3rd segment of abdomen with type II hypopleuron; 5 — the same with type I hypopleuron; 1, 2, 3 — *Cicindela sylvatica*; 4 — *C. coerulea*; 5 — *C. gemmata*. ST9 — ninth sternite of abdomen; PY — pygopod; AT — apical (anterior) tergite of 5th segment of abdomen (hump); CT — caudal tergite of 5th segment of abdomen (hump); CLT — lateral tergite of 5th segment of abdomen (hump); MH — median hook; IH — inner hook; TE — tergite; EU — eupleurite (eupleuron); HY — hypopleuron; Cx — coxal lobe; ST — sternite; Pst — poststernite.

ность 10 сегмента в отдельных или многочисленных щетинках разных размеров (рис. 2, 2). Вентрально пигопод несёт меньшее число более тонких щетинок, расположенных обычно в верхней трети.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Характер онтогенетических изменений личинок скакунов рассматривался в некоторых работах только поверхностно (Hamilton, 1925; Emden van, 1935). Эти сведения были ограничены отрывочными данными по отдельным таксонам и касались в основном размеров головной капсулы и переднего грудного сегмента. Иногда регистрировали изменение числа и расположения щетинок на некоторых частях тела. Несомненно, размеры головы или переднеспинки позволяют весьма надёжно различать возрасты личинок, но только в пределах одного таксона или сходных по размерам групп видов. Проведённые исследования морфометрических соотношений размеров головы и переднеспинки разных возрастов личинок скакунов (Putchkov, 1988; Пучков, 1990), подтвердили эту закономерность, известную как правило Диара или Призбана (Cole, 1980). Например, соотношения количественных показателей у разных родов подтрибы *Cicindelina* между личинками II и I возрастов колебались в пределах от 1,37–1,62 (ширина головы) до 1,41–1,72 (ширина переднеспинки), между III и II возрастами — от 1,43–1,68 до 1,29–1,68, а между III и I возрастами — от 2,06–2,72 до 2,15–2,93 соответственно (табл. 1). Сходная тенденция наблюдается и при сравнении соотношений размеров длины головы и переднеспинки у личинок других триб и подтриб жуков-скакунов. Однако, кроме размеров, спектр онтогенетических изменений у личинок скакунов гораздо шире и его можно разделить на две условные большие группы признаков: количественные и качественные (Пучков, 2005).

Количественное изменение признаков. В количественном отношении основным изменением в онтогенезе у личинок является различие хетома ряда частей тела у отдельных возрастов независимо от таксона. К. Гамильтон (Hamilton, 1925) предложил схему нумерации щетинок переднеспинки у первого возраста, обозначив их как «первичные», а дополнительно появляющиеся у старших возрастов — как «вторичные». Однако на основе этого каких-либо выводов, позволяющих различать личинок отдельных возрастов, сделано не было. Подобная схема хетотаксии головы, переднеспинки и тергитов груди была дополнена и использована Ф. Ван Эмденом (Emden van, 1935), но в основном для подсемейства *Collyrinae*. Этим автором для идентификации возраста личинки, независимо от видовой принадлежности, был предложен другой надёжный признак — по числу щетинок на внутреннем крае первого членика галеи: для первого возраста — 1, второго — 2, третьего — 3–4 щетинки. Был зарегистрирован и ряд иных закономерностей в увеличении числа щетинок от первого до третьего возраста на сегментах других придатков головы, груди, структурах горба и пигопода (Leffler, 1979; Knisley, Pearson, 1984; Serrano, 1990), но касающихся в большей мере неарктических видов рода *Cicindela* s. l.

Обработанный и проанализированный обширный материал, охватывающий многих личинок подтрибы *Cicindelina* Палеарктики, позволил проследить, существенно дополнить и расширить закономерности основных изменений большинства морфологических признаков у личинок скакунов разных возрастов (Putchkov, 1988; Пучков, 1990, Putchkov, Cassola, 1994) как количественного, так и качественного характера. Несмотря на ряд общих тенденций, характер таких изменений оказался неодинаковым у некоторых таксонов.

Первый членик усиков у большинства личинок *Cicindelina* первого возраста всегда голый, тогда как у второго он с 4–6, а у третьего с 8 и более щетинками

(табл. 2). Первый членник нижней губы у личинок младшего возраста трибы *Cicindelini* с двумя щетинками и небольшим шипиком посередине, тогда как у II–III возрастов число таких шипиков возрастает до 3–4. Число хет на сегментах груди (особенно переднеспинке) у личинок старших возрастов по сравнению с первым возрастает в несколько (иногда в десятки) раз (табл. 2). Сходная тенденция наблюдается и в изменении хетотаксии брюшных склеритов и отростков горба. Для многих, по-видимому более примитивных таксонов, число хет на вершине пигопода в онтогенезе остается почти неизменным (представители родов *Cephalota*, *Myriochile*, *Cylindera* s. str), тогда как у большинства других *Cicindelina* число щетинок на пигоподе с возрастом существенно возрастает. Эти закономерности могут быть легко прослежены в пределах большинства родов или групп видов. Однако такой общий анализ для всей подтрибы пока ещё затруднителен из-за сложности гомологизации большинства щетинок (или их групп), а также недостатка материала по личинкам первых возрастов, хотя исследования в этом направлении открывают широкие возможности использования преимагинальных стадий в эволюционных исследованиях группы (Макаров, 1997).

В результате обобщения данных по количественным онтогенетическим изменениям в хетотаксии личинок разных возрастов можно выделить несколько типов структур их тела по характеру изменения на них числа щетинок или шипов. Эти типы прослеживаются (с небольшими исключениями) для личинок всех проанализированных таксонов.

1. Хетотаксия структур тела неизменна во всех возрастах. Это лигula, 3–4-й членники усииков, второй членник нижнечелюстных щупиков и нижней губы.

2. На структурах тела появляются дополнительные щетинки уже во втором возрасте, но у третьего — их число остаётся неизменным. Это второй членник галеи, внутренние отростки горба, задний край девятого стернита и вершина пигопода, а у отдельных таксонов (некоторые рода подтрибы *Cicindelina* — *Cylindera*, *Cephalota*) и переднеспинка.

3. Число щетинок на структурах тела увеличивается с каждым возрастом. Этот тип включает первый членник галеи, второй членник усииков, большинство склеритов брюшка и средние отростки горба.

Таблица 1. Соотношение размеров головы и переднеспинки у личинок разных возрастов основных таксонов трибы Cicindelina

Table 1. Linear ratio of head and pronotal width and length for different instar larvae of main taxa of Cicindelina subtribe

Таксоны (количество видов)	Ширина переднеспинки			Длина переднеспинки			Ширина головы			Длина головы		
	II : I возраст	III : II возраст	III : I возраст	II : I возраст	III : II возраст	III : I возраст	II : I возраст	III : II возраст	III : I возраст	II : I возраст	III : II возраст	III : I возраст
<i>Cicindela</i> (10 видов)	1,55— 1,74	1,67— 1,68	2,58— 2,93	1,65— 1,70	1,57— 1,68	2,59— 2,93	1,55— 1,62	1,61— 1,68	2,58— 2,72	1,50— 1,63	1,45— 1,60	2,37— 2,40
<i>Cylindera</i> (2 вида)	1,51— 1,66	1,47— 1,58	2,22— 2,62	1,55— 1,75	1,37— 1,40	2,24— 2,44	1,43— 1,61	1,44— 1,61	2,06— 2,60	—	—	—
<i>Eugrapha</i> (4 вида)	1,41— 1,62	1,48— 1,52	2,15— 2,40	1,49— 1,65	1,46— 1,55	2,31— 2,42	1,40— 1,50	1,42— 1,50	2,10— 2,13	1,43— 1,83	1,44— 1,47	2,09— 2,63
<i>Cephalota</i> (4 вида)	1,52— 1,59	1,48— 1,57	2,24— 2,30	1,56— 2,00	1,48— 1,56	2,43— 2,52	1,45— 1,53	1,43— 1,55	2,18— 2,36	1,63— 1,56	1,44— 1,55	2,34— 2,42
<i>Calomera</i> (1 вид)	1,64	1,50	2,46	1,82	1,50	2,74	1,63	1,56	2,55	1,83	1,58	2,89
<i>Habrodera</i> (2 вида)	1,45— 1,50	1,48— 1,57	2,22— 2,37	1,34— 1,83	1,29— 1,61	2,16— 2,39	1,37— 1,45	1,54— 1,50	2,06— 2,25	—	—	—
<i>Lophyra</i> (2 вида)	1,52— 1,64	1,45— 1,51	2,21— 2,39	1,41— 1,56	1,49— 1,59	2,10— 2,48	1,52— 1,54	1,49— 1,58	2,32— 2,47	1,51— 1,56	1,49— 1,58	2,21— 2,47

4. Щетинки на некоторых структурах тела отсутствуют у первого возраста, но появляются, обычно по возрастающей (иногда в значительном количестве), во II–III возрастах. К нему относится первый членник усиков, заднелобный киль, каудальный тергит пятого сегмента брюшка (кроме некоторых видов рода *Cephalota*).

5. Структуры, на которых даже количество первичных щетинок непостоянно, хотя количество их онтогенетически всё же увеличивается. Такой тип наблюдался только у отдельных таксонов и не являлся общим для большинства личинок. Это второй щупик нижней губы, переднеспинка и каудальный тергит горба у отдельных видов рода *Cicindela*.

Разделение структур тела личинок на отдельные типы (кроме пятого) было впервые предложено при анализе онтогенетических изменений у неарктических видов рода *Cicindela* (Knisley, Pearson, 1984). Для палеарктических видов такие исследования проведены впервые. Они демонстрируют определенное морфологическое постоянство личинок скакунов и предполагают значительный эволюционный консерватизм ряда таксонов, особенно большинства родов подтрибы *Cicindelina*.

Качественные изменения признаков. Отрывочные сведения о морфологических изменениях качественного характера отдельных структур тела личинок разных возрастов, имелись только для некоторых видов подсемейства *Collyrinae* (Emden van, 1935) и неарктических *Cicindela* s. l. (Knisley, Pearson, 1984). Этими авторами были отмечены различия в форме переднеспинки, особенно её передних углов и соотношений длины и ширины членников усиков у первого возраста по сравнению со старшими личинками. Собственные исследования (Puchkov, 1988; Пучков, 1993, 2005) позволили существенно расширить спектр качественных изменений личинок ряда таксонов в онтогенезе. При этом значительных качественных различий между вторым и третьим возрастами не наблюдалось, тогда как некоторые формы структур тела у личинок первого возраста хорошо отличались

Таблица 2. Количество щетинок на отдельных структурах тела у личинок разных возрастов основных родов подтрибы *Cicindelina* Палеарктики

Table 2. Number of setae of some bodies structures for different instar larvae of main genera of *Cicindelina* subtribe of Palearctic region

Таксон	Возраст	Структура тела								
		A1	A2	PN1	T3	MН	CTL5	CT5	EU9	PY
<i>Cicindela</i>	I	0	3	8–10	5–6	1	1–2	0–16	6–8	10–14
	II	4–7	6–10	8–45	10–18	2–3	3–5	20–38	6–8	16–28
	III	8–14	12–16	8–>60	13–28	2–4	7–10	30–52	6–8	20–28
<i>Cylindera</i>	I	0	2	7	2–5	1	1	0	6	10
	II	4–6	5–6	7–16	4–8	2–5	3–5	15–26	6–10	12–18
	III	4–6	5–10	7–22	9–18	2–5	6–10	20–46	6–10	12–20
<i>Cephalota</i>	I	0	2	6–7	3–4	1	1	0	6	6
	II	5	6	8–12	8–10	2	5–6	16–20	8	10–12
	III	5	6–7	8–14	9–11	2	7–8	18–22	8	10–12
<i>Lophyra</i>	I	0	2	7	3	1	1	0	6	10
	II	4–5	7	30–45	11–15	2–3	3–4	16–24	6	19–21
	III	6–10	8–12	35–70	16–22	2–4	5–8	16–38	6	18–23
<i>Calomeras</i>	I	0	3	8	3	1	1	0	6–8	10
	II	4–5	5–6	8–10	7–10	2	3–4	18–24	8	16–18
	III	5–8	8–10	8–14	8–14	3–4	6–8	18–32	8	17–20
<i>Habroderra</i>	I	0	2	7–8	3–4	1	1	0	6	10
	II	5–6	6–7	50–60	5–8	2	3	14–18	6	14–15
	III	6–8	8–10	~100	9–11	2	5–6	14–20	6	14–16
<i>Myriochile</i>	I	0	2	9–10	3	1	1	0	6	10
	II	6	6	20	4–5	2	4	14–17	8	10
	III	8	9	20–26	5–6	2–3	4–5	16–18	8	12

от таковых у старших особей. Так, заднелобный (U-образный) киль, выполняющий дополнительную функцию разрыва хориона при вылуплении, всегда был выше и сильнее скошен кзади у личинок младших возрастов. Кроме того,rudименты яйцевых зубчиков (обычных у жужелиц, но редко встречающихся у скакунов) иногда просматривались у первых возрастов личинок некоторых видов родов *Cicindela*, *Habrodera* и *Lophyra*, но только с применением особого метода препарирования (Arndt, Putchkov, 1994). У других личинок *Cicindelidae* яйцевые зубчики всегда отсутствовали, а наличие их у вышеприведенных таксонов можно рассматривать как атавизм, но демонстрирующий родственность скакунов и жужелиц.

Для личинок младших возрастов некоторых *Cicindelina* характерно большее число уплощенных и расширенных кверху щетинок на заднем крае головы и переднеспинки, тогда как у старших особей количество их снижается или они исчезают вообще. У личинок третьего возраста рода *Habrodera* большинство щетинок переднеспинки короткие и треугольно расширены, тогда как у первого и второго возрастов они всегда были обычной формы, характерной для большинства видов подтрибы.

Для многих личинок первого возраста характерны (сравнительно с другими возрастами) относительно укороченные и сильнее закругленные на вершине передние углы переднеспинки и более ровный или выпуклый (а иногда чуть вогнутый) ее передний край. Тип гипоплейрита у личинок первого возраста определить невозможно, так как он всегда представлен одним склеритом, тогда как у старших возрастов появляются дополнительные склериты. Тергиты пятого сегмента брюшка (горба) у младших личинок трибы *Cicindelini* всегда разделены. Но уже во втором возрасте они слиты у некоторых видов по внутреннему или по внешнему краям (отдельные виды родов *Cephalota*, *Cylindera*). Только у личинок подрода *Eugrapha* апикальный тергит горба первично состоит из двух склеритов, которые в последующем сливаются в один общий тергит.

Существенные возрастные различия для некоторых таксонов наблюдаются в строении отростков горба. Внутренний отросток у личинок младших возрастов обычно всегда сильнее расширен базально, а боковые шилообразные щетинки всегда относительно длиннее, чем у личинок старших возрастов. У личинок старших возрастов подрода *Eugrapha* центральный шип внутренних отростков редуцирован (или очень маленький), тогда как у первого возраста эти отростки такой же формы, как и у большинства других представителей подтрибы *Cicindelina*. Сходная закономерность, но в меньшей степени, наблюдается и для ряда видов родов *Cephalota*, *Calomera* и *Cicindela*. Такая форма внутренних отростков (длинные боковые щетинки и центральный шип), по-видимому, является первичной для всех личинок *Cicindelidae* (как и ряд других рассмотренных выше признаков, изменяющихся в онтогенезе), что может достоверно свидетельствовать об общности происхождения recentных видов трибы.

Таким образом, познание онтогенетических закономерностей изменений качественного и количественного характера у личинок жуков-скакунов позволяет в значительной мере проследить не только особенности изменений различных структур тела, но и использовать эти данные в свете познаний эволюции и филогении семейства. Большинство приведенных выше сведений могут быть использованы при таксономическом анализе личинок *Cicindelina*.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Использование признаков личинок в систематике и таксономии многих семейств жуков хорошо известны (Emden van, 1957; Gilarov, 1969; Viedna, Nelson, 1976; Klausnitzer, 1988; Макаров, 2002; Долин, 2000). Не являются исключением и жуки-скакуны. Целенаправленное изучение и анализ полученных многочислен-

ных данных по морфологии их личинок позволяют не только облегчить их идентификацию, но и уточнить систематику и таксономию трибы в целом (Пучков, 2003, 2011, Arndt, Putchkov, 1996). Внешнее строение личинок скаекунов характеризуется весьма широким набором признаков, что в сочетании их определённых комбинаций даёт возможность разработать унифицированную схему описания таксонов различного ранга, их определения и выявления систематической ценности ряда морфологических характеристик.

Особое значение в дифференциации подсемейств, триб и подтриб имеют формы головных киелей и швов, а также строение нижней губы. Морфологические особенности и специфичность других прилатков головы (усиков, челюстей, назаль, расположение и форма глазков) немаловажно при характеристике отдельных родов, реже подтриб. Форма переднеспинки многих личинок трибы *Cicindelini* относительно однотипна, но может быть успешно использована как дополнительный признак при идентификации групп видов и даже отдельных родов. Строение тергитов горба, особенно его отростков, является весьма важным критерием при характеристике многих таксонов родового и видового рангов. Соотношение размеров отростков имеет значение только на уровне видовой принадлежности. Форма отростков и расположение на них щетинок имеет большее таксономическое значение для родовой диагностики. Тип гипоплейрита имеет значение только для идентификации личинок отдельных видов, крайне редко их групп, и никогда — родов или подродов. Строение последнего сегмента брюшка (пигопода) личинок скаекунов, в отличие от личинок многих других семейств жуков (жука-лищ, пластинчатоусых, щелкунов, чернотелок и других жесткокрылых) имеет меньшее значение при идентификации крупных таксонов семейства, но может быть использовано для диагностики родов и видов, реже — подтриб. Размеры, расположение и форма щетинок вершины пигопода у многих, даже слабородственных таксонов, обычно сравнимы однообразны. Чаще они могут быть использованы как дополнительные признаки при определении личинок только отдельных родов. Конфигурация хет, степень их развития на отдельных структурах, могут хорошо отличаться у видов даже в пределах одного рода. Это, по-видимому, обусловлено адаптивной природой формирования элементов хетома в процессе эволюции, особенно у видов, обитающих в относительно сходных биотопах с общими абиотическими условиями (тип почвы, температурный режим, влажность). Только в результате углублённого сравнительного анализа выявлено, что хетотаксия отдельных частей тела личинок (первых членников усиков, переднеспинки, тергитов горба) может быть относительно оригинальной для некоторых родов или групп видов. Она может быть использована при идентификации личинок, но только в комплексе с другими (достаточно многочисленными) признаками внешней морфологии.

Однако изучение хетома личинок (как указывалось выше) имеет особое значение для сравнительного изучения родственных связей различных таксонов, то есть их филогенетических отношений на основе гомологий кутикулярных структур экзоскелета и выявления морфологических рядов признаков. Важность такого рода исследований убедительно продемонстрирована при изучении личинок жужелиц (Макаров, 1997, 2002). Личинки скаекунов в этом направлении не изучали. Это обусловлено сложностью гомологизации различных составляющих хетома, различающихся иногда даже у личинок первого возраста одного вида, значительной вариабельностью в расположении и форме хет, а также использованием специальных (иногда трудоемких) методов изучения кутикулярных сенсорных структур (Goulet, 1979 а, б; Bousquet, Goulet, 1984; Bousquet, Smetana, 1995; Arndt, 1989, 1993, 1998; Beutel, 1993, 1996). Поэтому исследования особенностей хетотаксии личинок скаекунов в будущем может значительно облегчить решение ряда вопросов при реконструкции эволюции семейства и построение наиболее естественной её классификации.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ, ПОДРОДОВ И ГРУПП ВИДОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA ПАЛЕАРКТИКИ

Современная классификация скакунов подтрибы *Cicindelina*, построенная по имаго, пока остаётся общепризнанной и не подвергается углубленной ревизии. Однако, несмотря на её неплохую обоснованность, ряд вопросов о систематическом положении отдельных таксонов внутри семейства всё же является спорным.

В целом система подтрибы *Cicindelina* Палеарктики, основанная на морфологии взрослых жуков, достаточно хорошо разработана Э. Ривалье (Rivalier, 1950, 1971) в отличие от применявшейся ранее (Horn, 1926). Предложенное в работе В. Хорна (Horn, 1926) объединение многих таксонов скакунов подтрибы *Cicindelina* в одном гигантском, очень полиморфном и почти всесветно распространённом роде *Cicindela*, без глубокого учёта ряда морфологических особенностей и ареалов видов представляется систематически бессмысленным. Напротив, система Ривалье, предложенная для палеарктических видов (Rivalier, 1950, 1971) лучше обоснована не только на основе изучения ряда морфологических структур (в первую очередь гениталий самцов), но и с использованием зоогеографических данных. Огромный род *Cicindela* был разделён на несколько самостоятельных родов, внутри которых выделены отдельные подроды и группы видов как последовательно естественные таксоны. Такая классификация подтрибы, особенно в пределах крупных биogeографических регионов (в том числе и Палеарктики), вполне оправдана.

Несмотря на меньшую изученность преимагинальных стадий, сранительный таксономический анализ подтрибы *Cicindelina* Палеарктики на основе признаков их личинок позволяет уточнить и обсудить ряд спорных моментов в таксономии подтрибы. По основным положениям, полученные данные подтверждают современную классификацию, разработанную по имаго, особенно на уровне большинства родов, но с отдельными изменениями и дополнениями (Putchkov, Cassola, 1994; Пучков, 2011). Однако такого рода исследования требуют более детального анализа и будут представлены в отдельной работе с дополнительным привлечением данных по морфологии имаго, а также сведений по экологии и распространению родов и видов. Но предварительно следует отметить определенные закономерности в характеристике основных родов подтрибы *Cicindelina* Палеарктики, представленных ниже (в алфавитном порядке названий родов).

Личинки рода *Calochroa* по окраске и характеру хетотаксии переднеспинки, горба, склеритов брюшка и пигопода (Hurka, 1970) сходны с некоторыми представителями рода *Cicindela*, например группы «*sylvatica*», но особенно с видом *C. granulata* (рис. 6, 17; 10, 1, 2). Это касается размеров и окраски головы и переднеспинки, относительно укороченных и массивных отростков горба (с крупным центральным шипом на внутренних отростках). Однако самостоятельность *Calochroa* как рода может быть подтверждена на основе морфологии имаго.

Весьма своеобразной является личинка монотипичного рода *Cassolaia* (Serrano, 1990). Специфичность формы тергитов горба (крупных и соединённых), очень длинных внутренних отростков, а также особенностей хетотаксии головы и переднеспинки может свидетельствовать об изолированной позиции рода в подтрибе. Вместе с тем по строению средних отростков и хетотаксии пигопода личинка *Cassolaia* оказалась относительно близка к некоторым представителям рода *Cephalota* (например, *C. atrata*). Однако с учётом специфичной морфологии имаго — самостоятельность *Cassolaia* как рода в подтрибе подтверждается.

Личинки *Cephalota* также являются весьма специфичными среди других родов подтрибы. Для них характерны немногочисленные щетинки на переднеспинке; асимметричность шипов и щетинок на отростках горба и оригинальность хетотаксии пигопода (рис. 3, 8–11; 4, 3; 6, 1, 2, 7, 12; 8, 1, 2, 5, 7; 9, 1–2, 5–10). Согласно

морфологии личинок, в пределах подрода *Taenidia*, можно выделить две группы. К первой отнесены виды *Cephalota elegans*, *C. deserticola*, *C. chiloleuca*, *C. littorea*. Для них характерны: длинные, слабо расширенные базально, средние отростки; одна (верхняя) шилообразная щетинка на средних отростках; короткие внутренние отростки с двумя слегка асимметричными боковыми хетами; каудальный тергит с более чем 15 шилообразными щетинками (рис. 3, 9–11; 6, 1, 2, 7; 8, 5; 9, 5–6, 8–9). Ко второй группе принадлежат виды *C. atrata* и *besseri*, у которых: укороченные средние отростки сильнее расширены базально и несут шилообразные щетинки; внутренние отростки с двумя явственно асимметричными шипиками; каудальный тергит горба несёт меньше 15 шилообразных щетинок (рис. 3, 8; 4, 3; 6, 12; 8, 1; 9, 1–2, 7, 10). Кроме того, виды первой группы отличаются от второй и рядом экологических особенностей. Представители группы «*atrata*» предпочитают умеренно засоленные биотопы, обычно более-менее покрытых растительностью, тогда как виды группы «*littorea*» являются типичными галофилами и встречаются на почти оголённых солончаках. Морфологически личинки *Cephalota* относительно сходны с таковыми некоторых тропических *Cicindelina*, например с родом *Thopeutica* (*Th. clara*) и даже отдельных *Prothymina* (Putchkov, 1997). Единственная известная личинка номинативного подрода — *C. hispanica*, морфологически более близка к представителям второй группы (рис. 8, 2). В целом род *Cephalota* является хорошо обоснованным таксоном не только по признакам личинок, но и взрослых жуков. Это подтверждается также данными по их экологии (многие виды тяготеют к галофитным биотопам) и географическим ареалам (Древнесредиземноморская область).

Личинки крупного рода *Cicindela* обладают широким спектром признаков, неплохо очерчивающих отдельные группы видов. При этом только около половины из групп, выделенных по морфологии личинок, совпадают с таковыми, предложенными для имаго как Э. Ривалье (1950), так и В. Хорном (1926) (табл. 3). Особенno полиморфными оказалась личинки группы «*sylvatica*» (sensu Rivalir, 1950). На основе признаков и экологии личинок её целесообразно разделить на 3 группы (табл. 3): «*soluta*» (*C. soluta*, *C. nordmanni*), «*lacteola*» (*C. lacteola*) и собственно «*sylvatica*» (*C. sylvatica*, *C. granulata*, *C. japana*, *C. gemmata*, *C. sachalinensis*). Для личинок группы «*soluta*» характерны: ярко-металлическая окраска и строение головы и переднеспинки, многочисленные щетинки горба (особенно его тергитов) и пигопода (рис. 5, 7; 12, 9). Кроме того, эта группа также неплохо отличается от других морфологией имаго (например, формой верхней губы, опущенностью плеч и характерным рисунком надкрылий) и особенностями экологии (все они — обитатели песчаных перелесков). Личинка *C. lacteola* хорошо отличалась от других видов формой переднеспинки с очень широкими передними углами; строением и расположением щетинок на средних отростках горба (верхняя утолщена, укорочена и слегка смешена вверх) и хетотаксией пигопода (рис. 4, 6; 7, 1; 12, 8). Для имаго *C. lacteola* характерны глубокие бороздки лба, специфичная форма верхней губы и очень оригинальный рисунок надкрылий. Экологически этот вид приурочен к сухим степям, тогда как остальные таксоны групп тяготеют к лесным биотопам. Поэтому выделение *C. lacteola* в отдельную группу является вполне приемлемым и в большей мере согласовывается с предложениями В. Хорна (1926), чем Э. Ривалье (1950). Не менее специфичной, в сравнении с выше рассмотренными, является группа крупных видов, встречающихся в основном в лесах (*C. gemmata*, *C. sylvatica*, *C. sachalinensis*) или на горных лугах (*C. granulata*). Для них характерны: немногочисленные хеты переднеспинки, её крупные передние углы, отсутствие металлического блеска; многочисленные щетинки на склеритах брюшка и пигоподе, более или менее слитые тергиты горба (рис. 1; 2, 1–3; 4, 4, 8; 7, 5; 12, 1, 2). Согласно этим данным, выделенная группа «*sylvatica*» во многом совпадает

Таблица 3. Различные классификации (по различным признакам) скакунов подрода *Cicindela* s. str. Палеарктики

Table 3. Different classifications (on different trait) of subgenus *Cicindela* s. str. of Palearctic region

Имаго		Личинки и имаго (предлагается автором)
Horn, 1926	Rivalier, 1950	
группа 1 “soluta”: <i>C. nordmanni</i> Chaudoir, 1848 <i>C. soluta</i> Dejean, 1822,	группа 1: <i>C. gemmata</i> Faldermann, 1835, <i>C. granulata</i> Gebler, 1843, <i>C. japa</i> na Motschulsky, 1858, <i>C. lacteola</i> Pallas, 1776, <i>C. nordmanni</i> Chaudoir, 1848, <i>C. sylvatica</i>	группа 1 “soluta”: <i>C. nordmanni</i> Chaudoir, 1848 <i>C. soluta</i> Dejean, 1822
группа 2 “lacteola”: <i>C. lacteola</i> Pallas, 1776		группа 2 “lacteola”: <i>C. lacteola</i> Pallas, 1776
группа 3		группа 3 “sylvatica”:
sylvatica”+“hybrida”+“campestris”: <i>C. altaica</i> Eschscholtz, 1829, <i>C. campestris</i> Linnaeus, 1758, <i>C. clypeata</i> Fischer von Waldheim, 1821, <i>C. coerulea</i> Pallas, 1773, <i>C. coquerelii</i> Fairmaire, 1867* <i>C. desertorum</i> Dejean, 1825, <i>C. gallica</i> Brulle, 1834, <i>C. hybrida</i> Linnaeus, 1758, <i>C. lagunensis</i> Gautier des Cottes, 1872, <i>C. lewisi</i> Bates, 1873, <i>C. lusitanica</i> Mandl, 1935, Faldermann, 1835, <i>C. granulata</i> Gebler, 1843, <i>C. herbacea</i> Klug, 1832, <i>C. hybrida</i> Linnaeus, 1758, <i>C. japana</i> Motschulsky, 1858, <i>C. javetii</i> Chaudoir, 1861, <i>C. lagunensis</i> Gautier des Cottes, 1872, <i>C. lewisi</i> Bates, 1873, <i>C. maritima</i> Dejean, 1822, <i>C. maroccana</i> Fabricius, 1801, <i>C. monticola</i> Menetries, 1832, <i>C. reitteri</i> W. Horn, 1897, <i>C. restricta</i> Fischer von Waldheim, 1828, <i>C. rhodoterrena</i> Tschitscherine, 1903, <i>C. sachalinensis</i> A. Morawitz, 1862, <i>C. sylvatica</i> Linnaeus, 1758, <i>C. sylvicola</i> Dejean, 1822, <i>C. songorica</i> Motschulsky, 1845, <i>C. transbaicalica</i> Motschulsky, 1844	группа 2: <i>C. altaica</i> Eschscholtz, 1829, <i>C. coerulea</i> Pallas, 1773, <i>C. gallica</i> Brulle, 1834, <i>C. hybrida</i> Linnaeus, 1758, <i>C. lagunensis</i> Gautier des Cottes, 1872, <i>C. lewisi</i> Bates, 1873, <i>C. lusitanica</i> Mandl, 1935, <i>C. majalis</i> Mandl, 1935, <i>C. monticola</i> Menetries, 1832, <i>C. sachalinensis</i> A. Morawitz, 1862, <i>C. sahlbergi</i> Fischer von Waldheim, 1824, <i>C. sylvicola</i> Dejean, 1822, <i>C. songorica</i> Motschulsky, 1845, <i>C. transversalis</i> Dejean, 1822	группа 4 “hybrida”: <i>C. altaica</i> Eschscholtz, 1829, <i>C. coerulea</i> Pallas, 1773, <i>C. gallica</i> Brulle, 1834, <i>C. hybrida</i> Linnaeus, 1758, <i>C. lagunensis</i> Gautier des Cottes, 1872, <i>C. lewisi</i> Bates, 1873, <i>C. lusitanica</i> Mandl, 1935, <i>C. majalis</i> Mandl, 1935, <i>C. monticola</i> Menetries, 1832, <i>C. sahlbergi</i> Fischer von Waldheim, 1824, <i>C. sylvicola</i> Dejean, 1822, <i>C. songorica</i> Motschulsky, 1845, <i>C. transversalis</i> Dejean, 1822
группа 4 “resplendens”: <i>C. resplendens</i> Dokhtouroff, 1888	группа 3: <i>C. resplendens</i> Dokhtouroff, 1888, <i>C. transbaicalica</i> Motschulsky, 1844	группа 5 “transbaicalica”: <i>C. maritima</i> Dejean, 1822, <i>C. reitteri</i> W. Horn, 1897, <i>C. restricta</i> Fischer von Waldheim, 1828
группа 5 “asiatica”: <i>C. asiatica</i> Audouin & Brulle, 1839, <i>C. campestris</i> Linnaeus, 1758		группа 6 “maritima”: <i>C. maritima</i> Dejean, 1822, <i>C. reitteri</i> W. Horn, 1897, <i>C. restricta</i> Fischer von Waldheim, 1828
<i>C. ismenia</i> Hory, 1833**	См. группа 3	группа 7 “campestris”: <i>C. asiatica</i> Audouin & Brulle, 1839, <i>C. campestris</i> Linnaeus, 1758, <i>C. desertorum</i> Dejean, 1825, <i>C. herbacea</i> Klug, 1832, <i>C. javetii</i> Chaudoir, 1861, <i>C. maroccana</i> Fabricius, 1801, <i>C. rhodoterrena</i> Tschitscherine, 1903, <i>C. talychensis</i> Chaudoir, 1846, <i>C. turkestanica</i> Ballion, 1871
	См. группа 5	группа 8 «clypeata» <i>C. clypeata</i> Fischer von Waldheim, 1821, <i>C. rhodoterrena</i> Tschitscherine, 1903

* Современное название таксона — *Platydela coquerelii* Fairmaire, 1867 (Rivalier, 1950; Putchkov, Matalin, 2003).

** Современное название таксона — *Homodela ismenia* Hory, 1833 (Rivalier, 1950; Putchkov, Matalin, 2003).

с таковой Э. Ривалье (1950), если бы он не отнёс *C. sachalinensis* к группе «*hybrida*». Это тем более странно, что вид по большинству признаков имаго и экологическим особенностям более близок к остальным видам группы «*sylvatica*» и отличается от них только строением некоторых структур гениталий. Однако последнюю характеристику можно рассматривать как элемент механической изоляции вида, так как некоторые представители группы могут встречаться совместно (например, виды *C. sylvatica* и *C. sachalinensis*). Таким образом, на основе выше-

изложенного, объединение всех вышеперечисленных видов в одну группу, сделанное по имаго (Rivalier, 1950) представляется спорным и более правомерно их деление на три группы (табл. 3).

В отношении остальных групп видов рода *Cicindela* на основе данных по личинкам, целесообразно согласиться с предложенной ранее классификацией. Группы «*transbaicalica*», «*maritima*» и «*hybrida*», по признакам личинок (табл. 3), следует признать морфологически близкими (рис. 4, 5, 7; 5, 6; 7, 3; 8, 6; 10, 3, 4; 12, 7). По мере накопления дополнительного материала, возможно уточнение положения ряда видов в пределах наиболее крупной группы «*hybrida*», где в результате полученных данных отмечены две относительно неплохо очерченные группировки видов: 1) *C. sylvicola*, *C. gallica*, *C. coerulea* и 2) *C. hybrida*, *C. sahlbergi*, *C. majalis*, *C. altaica*, *C. lewisi*. Отдельные несовпадения привенных данных и результатов анализа группы «*hybrida*» по имаго, изложенных в работе А. В. Маталина (Маталин, 1999; Matalin, 1998, 1999), например относительная удаленность *C. sahlbergi* от *C. hybrida* или близость *C. altaica* и *C. maritima*, только подтверждает необходимость дальнейших исследований. В пределах группы «*hybrida*», личинок *C. hybrida*, *C. sahlbergi*, *C. altaica* объединяют цвет, форма и хетотаксия переднеспинки, тергитов, отростков горба, а также пигопода (рис. 4, 5; 7, 3; 10, 3, 4; 12, 7). Личинка *C. sylvicola* достаточно хорошо отличается от других видов группы слитыми тергитами горба и тусклым блеском головы и переднеспинки с немногочисленными щетинками. Личинка *C. coerulea* по ряду признаков занимает промежуточное положение между выше рассмотренными видами (рис. 7, 4; 12, 5, 6). Очень близкими морфологически к видам группы «*hybrida*» оказались и представители групп «*maritima-restricta*» и «*transbaicalica*». Для них характерны яркий металлический блеск головы и переднеспинки, а также сходное строение отростков горба и пигопода (рис. 4, 7; 5, 6; 8, 6). Различия наблюдались только в количестве щетинок на отдельных склеритах.

Наиболее обособленными среди номинативного подрода являются представители группы «*campestris*». Однако личинка *C. clypeata* (и, по-видимому, очень близкого *C. rhodoterena*), помещенная в группу «*campestris*» на основании некоторых признаков имаго (Rivalier, 1950), оказалась крайне специфичной морфологически. Так, её личинки (причём всех возрастов) отличались от таковых других представителей рода сильнее, чем личинки некоторых родов подтрибы между собой. Личинки *C. clypeata* характеризовались (рис. 3, 13; 6, 18; 10, 7, 8) следующими признаками:

- слабой хитинизацией склеритов брюшка; особенной формой переднеспинки с длинными передними углами;
- средними отростками горба с короткой асимметричной апикальной щетинкой (как у видов рода *Cephalota*);
- длинными внутренними отростками с короткими боковыми щетинками, не превышающими длину срединного зубца;
- небольшим вздутием (буторком) с двумя щетинками на боковом крае каудального тергита горба (как у личинок рода *Myriochile*);
- многочисленными хетами на заднем крае 9-го стернита и вершине пигопода.

Эти данные подтверждают необходимость пересмотра таксономического положения этого (и близких к нему) вида и ставят под сомнение принадлежность *C. clypeata* не только к группе «*campestris*», но даже к номинативному подроду. Более того, ряд существенных отличий характерен и для имаго. Только у этих видов шовная бороздка надкрылий в зернышках и тонких волосках; слабая опущенность имеется и на остальной части надкрылий; 1-й членник усиков несёт значительное число (12–28) щетинок и дорсальных пор; надкрылья уплощены (особенно кзади) и с очень нежными зёрнышками, что создаёт видимость их шелковистости. Кроме того, виды этой группы, в отличие от других представителей рода *Cicindela*, являются типичными эфемерами, встречаясь только ранней весной в засушливых (иногда

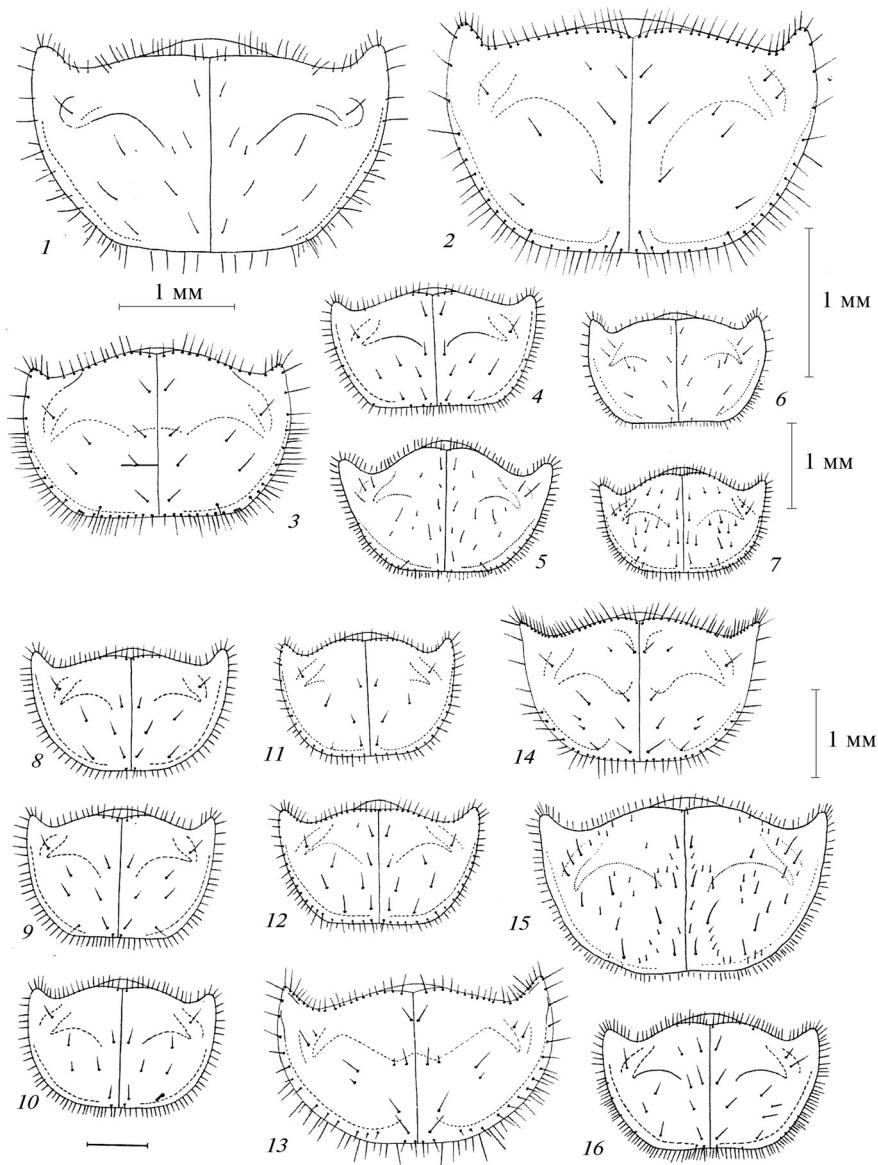


Рис. 3. Переднеспинки, III возраст (дорсально): 1 — *Myriochile melancholica*; 2 — *M. orientalis*; 3 — *Cylindera* (s. str.) *obliquefasciata*; 4 — *C.* (s. str.) *germanica*; 5 — *C.* (*Eugrapha*) *litterifera*; 6 — *C.* (*Eugrapha*) *sublacerata*; 7 — *Calomera fischeri*; 8 — *Cephalota atrata*; 9 — *C. chiloleuca*; 10 — *C. elegans*; 11 — *C. deserticola*; 12 — *Cicindela campestris*; 13 — *C. clypeata*; 14 — *C. granulata*; 15 — *Calomera sturmi*; 16 — *C. littoralis*. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 3. Pronotum, III instar (dorsally): 1 — *Myriochile melancholica*; 2 — *M. orientalis*; 3 — *Cylindera* (s. str.) *obliquefasciata*; 4 — *C.* (s. str.) *germanica*; 5 — *C.* (*Eugrapha*) *litterifera*; 6 — *C.* (*Eugrapha*) *sublacerata*; 7 — *Calomera fischeri*; 8 — *Cephalota atrata*; 9 — *C. chiloleuca*; 10 — *C. elegans*; 11 — *C. deserticola*; 12 — *Cicindela campestris*; 13 — *C. clypeata*; 14 — *C. granulata*; 15 — *Calomera sturmi*; 16 — *C. littoralis*. Scale bars 1 mm.

слабо засоленных), полупустынных биотопах равнин и предгорий Средней Азии. На основании приведённых сведений виды *C. clypeata* и *C. rhodoterena* могут быть выделены в самостоятельную группу или даже подрод. При этом, следует отметить, что личинка вида *Cicindela (Sophiodela) chinensis* DeGeer, 1774, исходя из описания, морфологически (и экологически) очень близка к личинкам большинства видов номинативного подрода (Kurosa, 1959; Hori, 1982) Вместе с тем на основа-

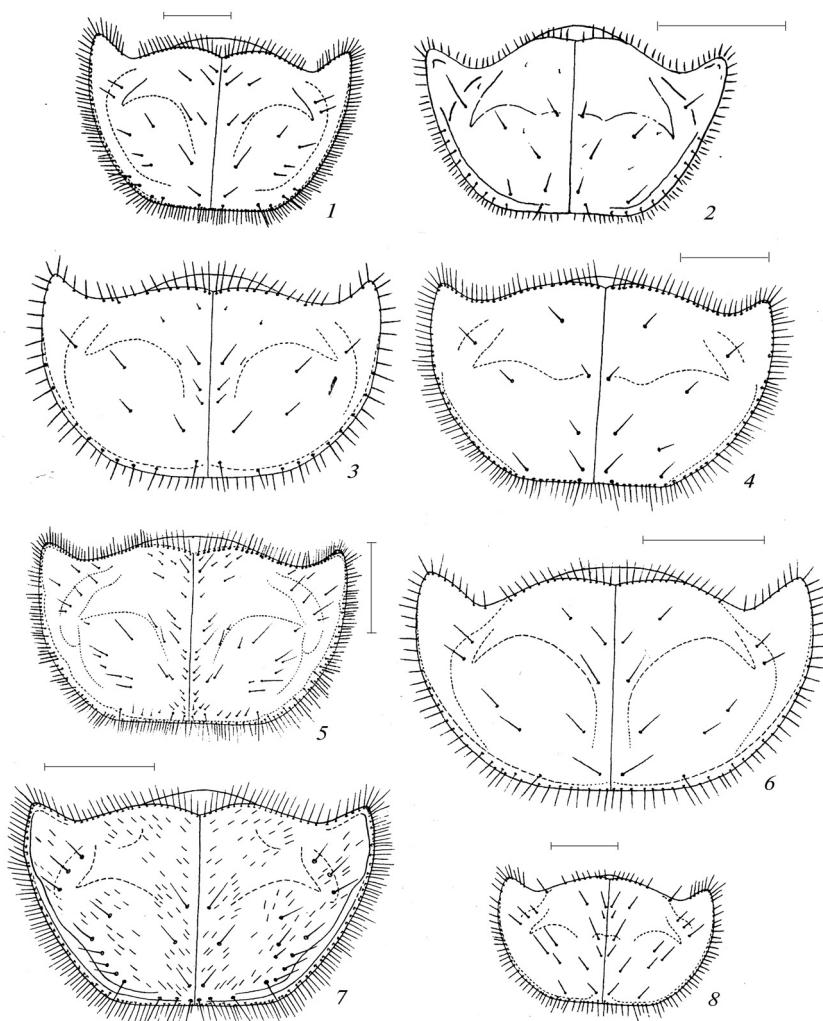


Рис. 4. Переднеспинки, III возраст (дорсально): 1 — *Cicindela coerulea*; 2 — *Cylindera (Eugrapha) arenaria*; 3 — *Cephalota besseri*; 4 — *Cicindela sachalinensis*; 5 — *C. altaica*; 6 — *C. lacteola*; 7 — *C. restricta*; 8 — *C. gemmata*. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 4. Pronotum, III instar (dorsally): 1 — *Cicindela coerulea*; 2 — *Cylindera (Eugrapha) arenaria*; 3 — *Cephalota besseri*; 4 — *Cicindela sachalinensis*; 5 — *C. altaica*; 6 — *C. lacteola*; 7 — *C. restricta*; 8 — *C. gemmata*. Scale bars 1 mm.

ния только признаков имаго (в основном гениталий) этот вид (и ещё 2 близких таксона) заслужил выделения в отдельный подрод.

Для остальных личинок группы «*campestris*» характерны: одноцветная, без металлического блеска голова и переднеспинка; немногочисленные щетинки на большинстве склеритов тела и разделенные тергиты горба (рис. 6, 11, 15, 9, 11–13; 10, 5, 6; 11, 14). В пределах этой группы только личинка *C. asiatica* морфологически слегка уклоняется от других видов, особенно формой отростков горба (рис. 6, 11) и хетотаксией последних сегментов брюшка (рис. 9, 11–12). Неплохие отличия характерны и для имаго этого вида, что позволило ранее отнести его к отдельной группе (Horn, 1926), однако не получившей в дальнейшем признания.

Особенности строения личинки рода *Cosmodela* (*C. batesi*) весьма сходны с таковым как многих видов рода *Cicindela* (например, *C. sylvicola*, *C. gemmata*), так и личинкой рода *Calochroa*. Относительно специфичными для личинки *C. batesi*

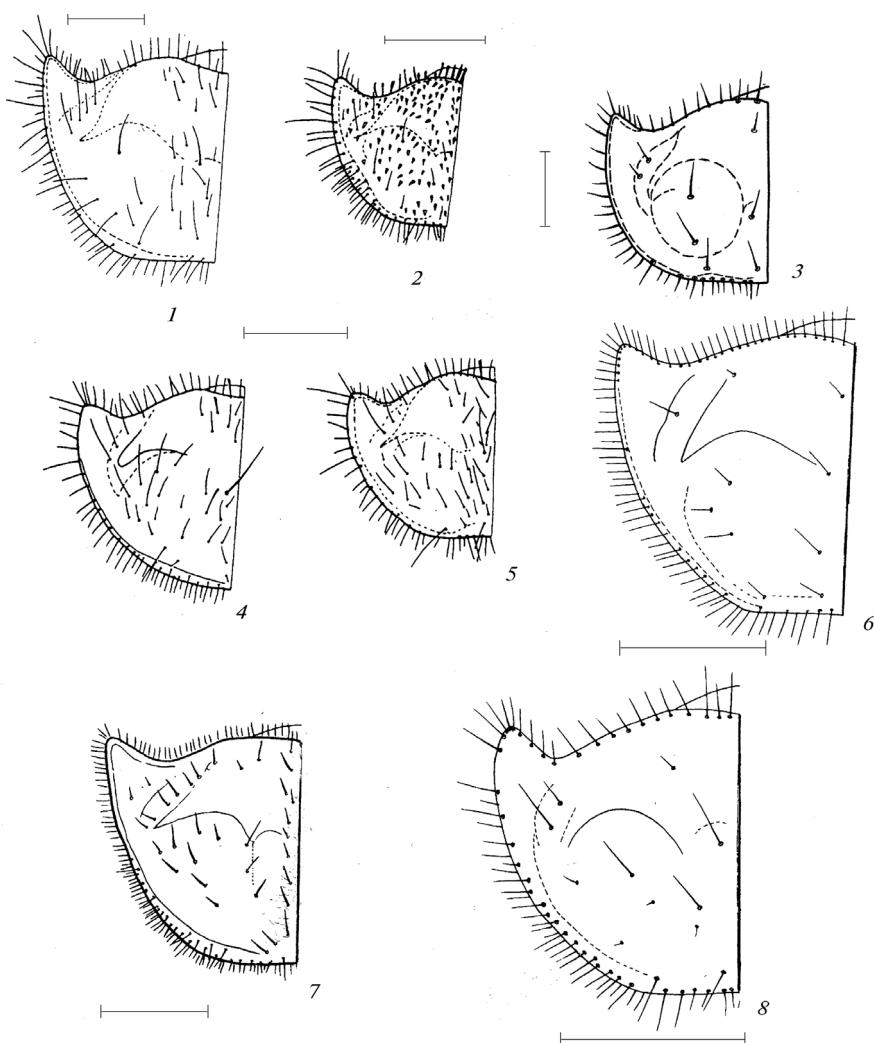


Рис. 5. Переднеспинки (дорсально), левая половина: 1 — *Neolaphyra leucosticta*; 2 — *Habroderia nilotica*; 3 — *Cosmodela batesi*; 4 — *Lophyra flexuosa*; 5 — *L. neglecta*; 6 — *Cicindela transbaicalica*; 7 — *C. nordmanni*; 8 — *Cylindera (Eugrapha) elisae*. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 5. Pronotum, left half (dorsally): 1 — *Neolaphyra leucosticta*; 2 — *Habroderia nilotica*; 3 — *Cosmodela batesi*; 4 — *Lophyra flexuosa*; 5 — *L. neglecta*; 6 — *Cicindela transbaicalica*; 7 — *C. nordmanni*; 8 — *Cylindera (Eugrapha) elisae*. Scale bars 1 mm.

являются тонкие и длинные средние отростки горба со слегка смещённой верхней щетинкой и большие, с длинным центральным шипом, внутренние отростки. В меньшей мере для личинки *Cosmodela* оригинальными могут быть размеры тергитов горба и их хетотаксия (рис. 8, 3). Вместе с тем самостоятельность *Cosmodela* как рода, основанная на морфологии имаго (Rivalier, 1961), может быть вполне правомерной.

Для крупнейшего рода *Cylindera* известно относительно мало личинок, и равнозначный анализ подродов сейчас представить затруднительно. Известные палеарктические личинки номинативного подрода характеризуются хорошим набором оригинальных признаков (рис. 3, 3—4; 6, 6, 8; 11, 1, 2, 5):

- поперечной (с немногочисленными щетинками) переднеспинкой, без блеска;
- укороченными средними и удлинёнными внутренними отростками горба;
- асимметричным расположением на них щетинок.

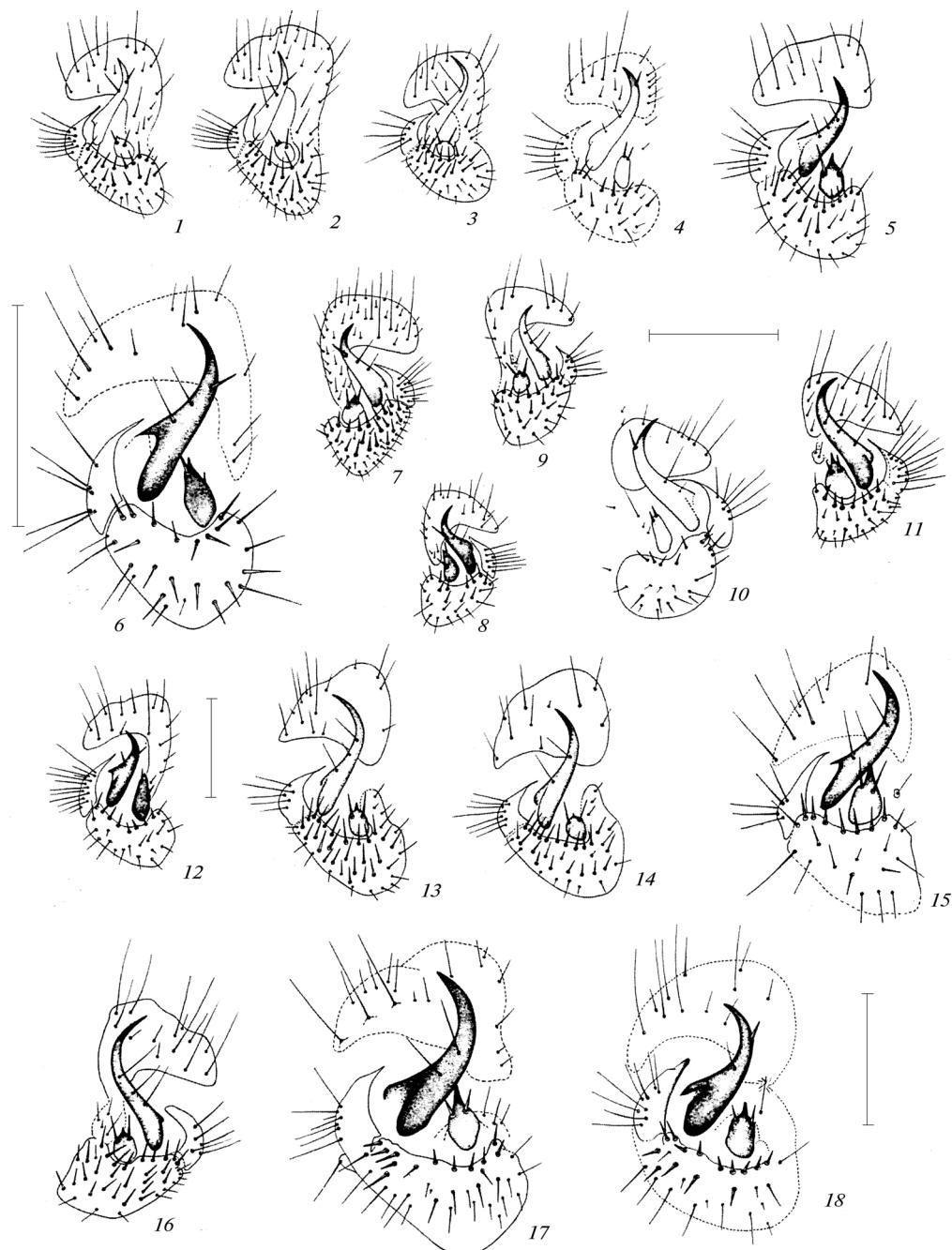


Рис. 6. Тергити пятого сегмента брюшка с придатками, III возраст (дорсально): 1 — *Cephalota deserticola*; 2 — *C. elegans*; 3 — *Cylindera (Eugrapha) litterifera*; 4 — *Myriochile orientalis*; 5 — *Cicindela campestris*; 6 — *Cylindera (s. str.) obliquefasciata*; 7 — *Cephalota chiloleuca*; 8 — *Cylindera (s. str.) germanica*; 9 — *C. (Eugrapha) sublacerata*; 10 — *Myriochile melancholica*; 11 — *Cicindela asiatica*; 12 — *Cephalota atrata*; 13 — *Calomera fischeri*; 14 — *C. littoralis*; 15 — *Cicindela turkestanica*; 16 — *Calomera sturmii*; 17 — *Cicindela granulata*; 18 — *C. clypeata*; 1—6, 12—15, 17—18 — левая половина; 7—11, 16 — правая половина. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 6. Tergites of 5th segment of abdomen with appendices, III instar (dorsally): 1 — *Cephalota deserticola*; 2 — *C. elegans*; 3 — *Cylindera (Eugrapha) litterifera*; 4 — *Myriochile orientalis*; 5 — *Cicindela campestris*; 6 — *Cylindera (s. str.) obliquefasciata*; 7 — *Cephalota chiloleuca*; 8 — *Cylindera (s. str.) germanica*; 9 — *C. (Eugrapha) sublacerata*; 10 — *Myriochile melancholica*; 11 — *Cicindela asiatica*; 12 — *Cephalota atrata*; 13 — *Calomera fischeri*; 14 — *C. littoralis*; 15 — *Cicindela turkestanica*; 16 — *Calomera sturmii*; 17 — *Cicindela granulata*; 18 — *C. clypeata*; 1—6, 12—15, 17—18 — left half; 7—11, 16 — right half. Scale bars 1 mm.

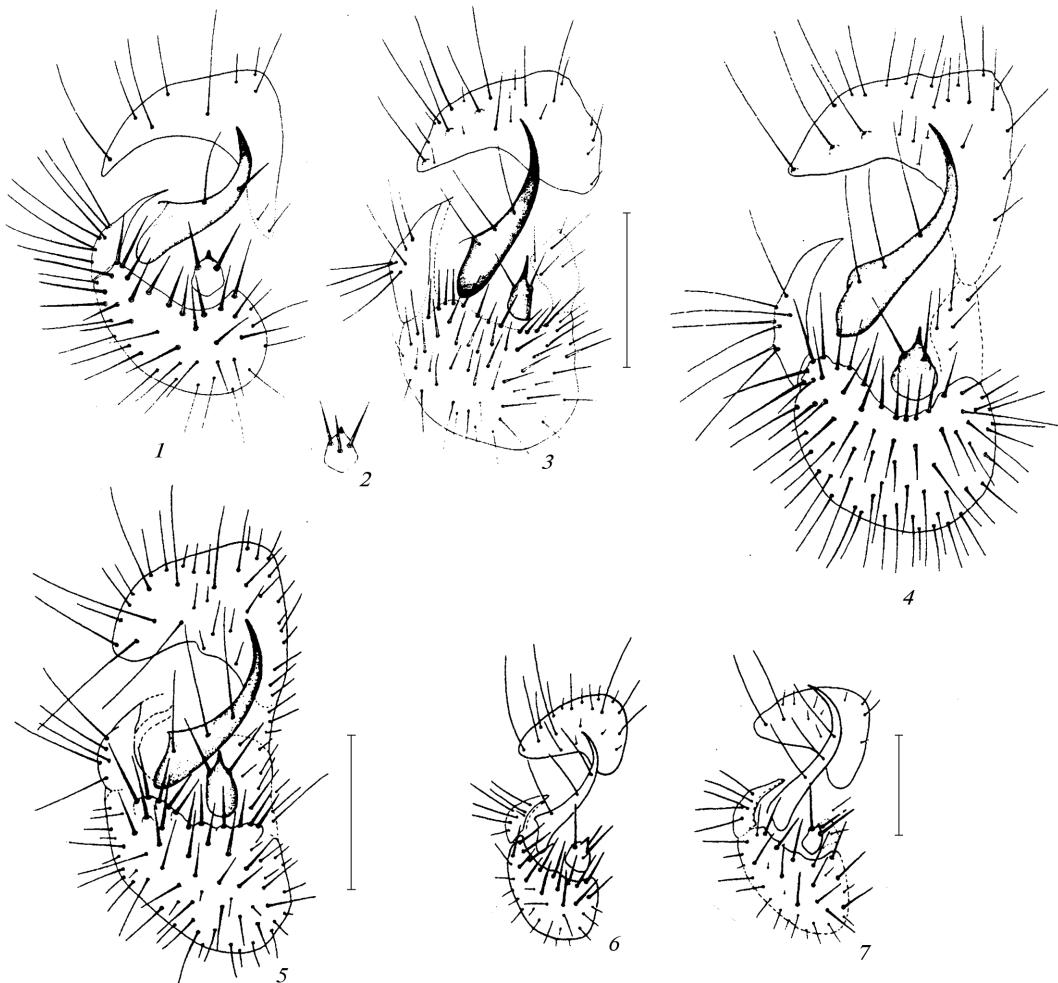


Рис. 7. Тергиты пятого сегмента брюшка с придатками, III возраст (дорсально): 1, 2 — *Cicindela lacteola* (2 — внутренний отросток с тремя боковыми щетинками); 3 — *C. altaica*; 4 — *C. coerulea*; 5 — *C. gemmata*; 6 — *Lophyra flexuosa*; 7 — *Habrodera nilotica*. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 7. Tergites of 5th segment of abdomen with appendages, III instar (dorsally): 1, 2 — *Cicindela lacteola* (2 — inner hook with 3 lateral setae); 3 — *C. altaica*; 4 — *C. coerulea*; 5 — *C. gemmata*; 6 — *Lophyra flexuosa*; 7 — *Habrodera nilotica*. Scale bars 1 mm.

Интересно, что по большинству этих особенностей личинки палеарктических *Cylindera* s. str. очень сходны с некоторыми видами рода *Cephalota* (особенно с *C. atrata*). Вместе с тем большинство личинок неарктических видов (Leffler, 1979) номинативного подрода (*Cylindera viridistricta*, *C. lemniscata*, *C. unipunctata*) морфологически близки ко многим видам *Cicindela* s. str. Это подтверждает слабую разработанность таксономии рода *Cylindera* в целом.

Не менее своеобразными по комплексу структур тела являются и личинки подрода *Eugrapha*. Для них характерны (рис. 6, 3, 9; 11, 3, 4):

- маленькие передние углы переднеспинки и внутренние отростки горба;
- отсутствие или редукция на внутренних отростках центрального зубца (хотя у I возраста он явственный);
- тонкие средние отростки горба.

На основании этих признаков личинки подрода *Eugrapha* относительно более сходны с некоторыми представителями родов *Calomera*, *Lophyra* и даже *Habrodera*, чем *Cylindera*. Более того, личинка южноамериканского подрода *Plectographa* этого

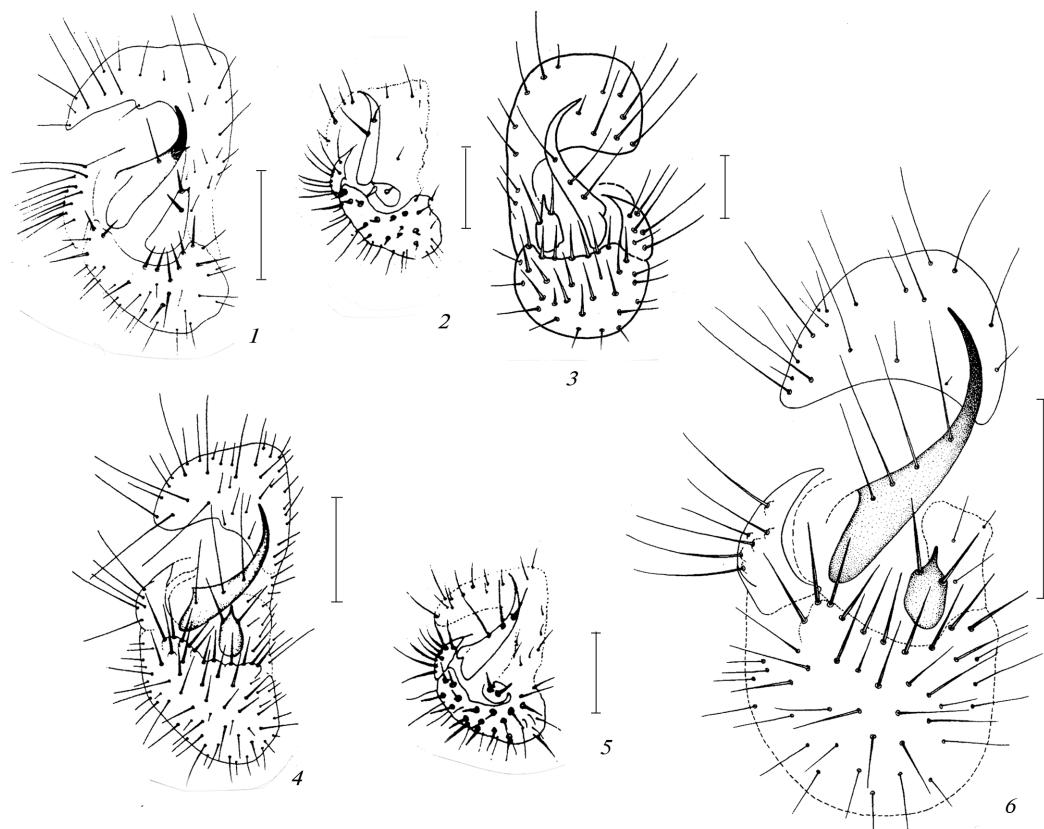


Рис. 8. Тергиты сегмента пятого брюшка с придатками, III возраст (дорсально): 1 — *Cepalota besseri*; 2 — *C. hispanica* (по: Serrano, 1985); 3 — *Cosmodela batesi*; 4 — *Cicindela restricta*; 5 — *Cephalota littorea goudoti* (по: Serrano, 1985); 6 — *Cicindela transbaicalica*. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 8. Tergites of 5th segment of abdomen with appendages, III instar (dorsally): 1 — *Cepalota besseri*; 2 — *C. hispanica* (after: Serrano, 1985); 3 — *Cosmodela batesi*; 4 — *Cicindela restricta*; 5 — *Cephalota littorea goudoti* (after: Serrano, 1985); 6 — *Cicindela transbaicalica*. Scale bars 1 mm.

же рода (Cekalovic, Reyes, 1985) морфологически также близка к *Eugrapha*, чем к представителям номинативного подрода. Кроме того, имаго *Eugrapha* очень хорошо отличаются от других *Cylinderina*, особенно формой и рисунком надкрылий, явственной опущенностью боков переднеспинки и точечностью брюшка. Только относительное сходство в строении гениталий *Eugrapha* (особенно спикулы) и других палеарктических *Cylinderina* может косвенно подтверждать единство рода. Ряд отличий отмечен также в экологических особенностях имаго и личинок этих таксонов. Большинство видов подрода *Eugrapha* встречаются вблизи водоёмов, чаще на песчаной почве, тогда как виды подрода *Cylinderina* предпочитают луга или степи с глинистыми почвами, а представители подрода *Ifasina* зарегистрированы в увлажнённых, открытых лесных и кустарниковых биотопах. Согласно вышеприведённому, подрод *Eugrapha* вполне целесообразно было бы выделить в самостоятельный род. Однако недостаток материала по личинкам других представителей такого крупного рода, как *Cylinderina*, не позволяет сделать это в настоящее время.

Весьма специфичными оказались личинки рода *Habrodera* (рис. 5, 2; 7, 7). Наиболее уникальными признаками являются: многочисленные, очень короткие треугольноуплощённые хеты переднеспинки; маленький зубец внутренних отростков горба с 2–5 боковыми щетинками; слабо хитинизированные склериты брюшка. Все это в полной мере подтверждает родовой статус *Habrodera*. Личинки рода *Hypaetha*, встречающиеся в Палеарктике, неизвестны, однако специфич-

ность личинки *H. biromosa*, описанной Л. Гамильтоном (Hamilton, 1925), — двуячниковые щупики максилл, очень выпуклый передний край переднеспинки, многочисленные щетинки в апикальной части внутренних отростков и отсутствие срединного зубца — свидетельствует о высокой обособленности таксона как рода.

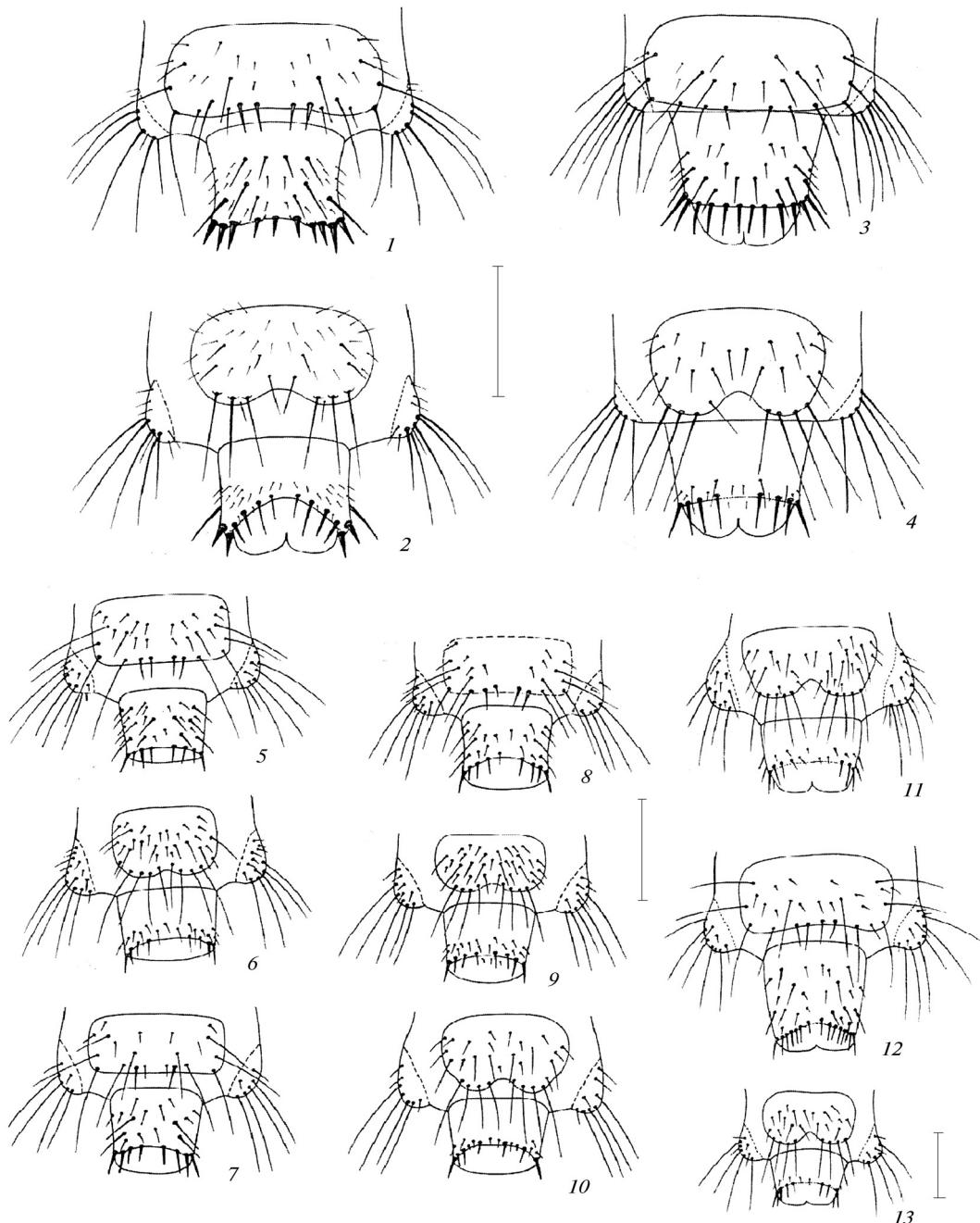


Рис. 9. Девятый сегмент брюшка и пигопод, III возраст: 1–2 — *Cephalota besseri*; 3–4 — *Cicindela lacteola*; 5–6 — *Cephalota deserticola*; 7, 10 — *C. atrata*; 8–9 — *C. chiloleuca*; 11–12 — *Cicindela asiatica*; 13 — *C. campestris*; 1, 3, 5, 7, 8, 12 — дорсально; 2, 4, 6, 9–11, 13 — вентрально. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 9. 9th segment of abdomen and pygopod, III instar: 1–2 — *Cephalota besseri*; 3–4 — *Cicindela lacteola*; 5–6 — *Cephalota deserticola*; 7, 10 — *C. atrata*; 8–9 — *C. chiloleuca*; 11–12 — *Cicindela asiatica*; 13 — *C. campestris*; 1, 3, 5, 7, 8, 12 — dorsally; 2, 4, 6, 9–11, 13 — ventrally. Scale bars 1 mm.

Характерными особенностями личинок *Lophyra* являются тонкие, стройные средние отростки горба с длинными щетинками; маленький срединный зубец с 3–5 боковыми хетами; переднеспинка с уплощёнными апикально щетинками (рис. 5, 4, 5; 7, 7). Вместе с тем комплекс других признаков личинок рода *Lophyra* сходен с таковыми родов *Neolophyra* и *Calomera*. Однако по признакам имаго и ком-

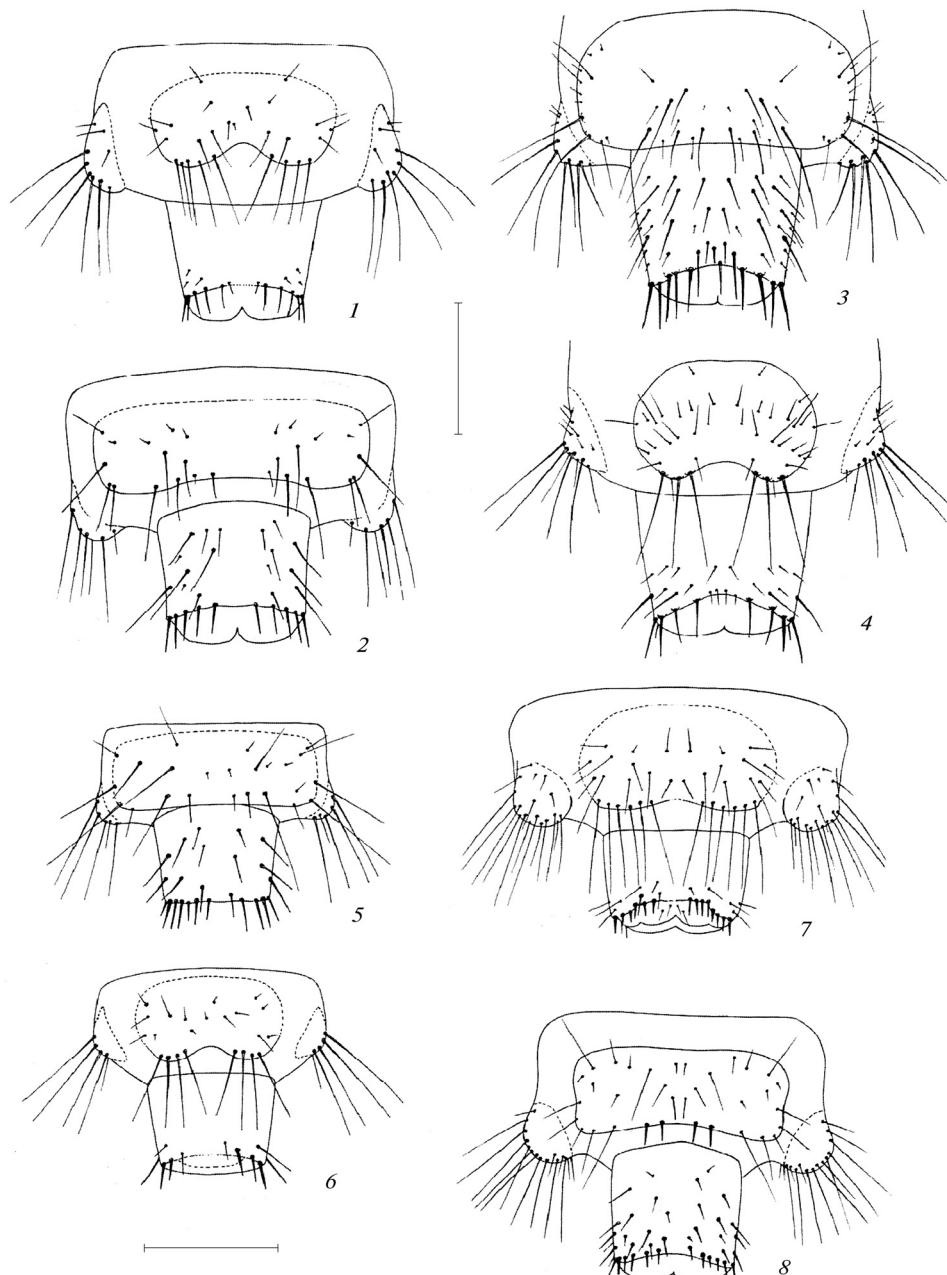


Рис. 10. Девятый сегмент брюшка и пигопод, III возраст: 1–2 — *Cicindela granulata*; 3–4 — *C. altaica*; 5–6 — *C. turkestanica*; 7–8 — *C. clypeata*; 1, 4, 6, 7 — вентрально; 2, 3, 5, 8 — дорсально. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 10. 9th segment of abdomen and pygopod, III instar: 1–2 — *Cicindela granulata*; 3–4 — *C. altaica*; 5–6 — *C. turkestanica*; 7–8 — *C. clypeata*; 1, 4, 6, 7 — ventrally; 2, 3, 5, 8 — dorsally. Scale bars 1 mm.

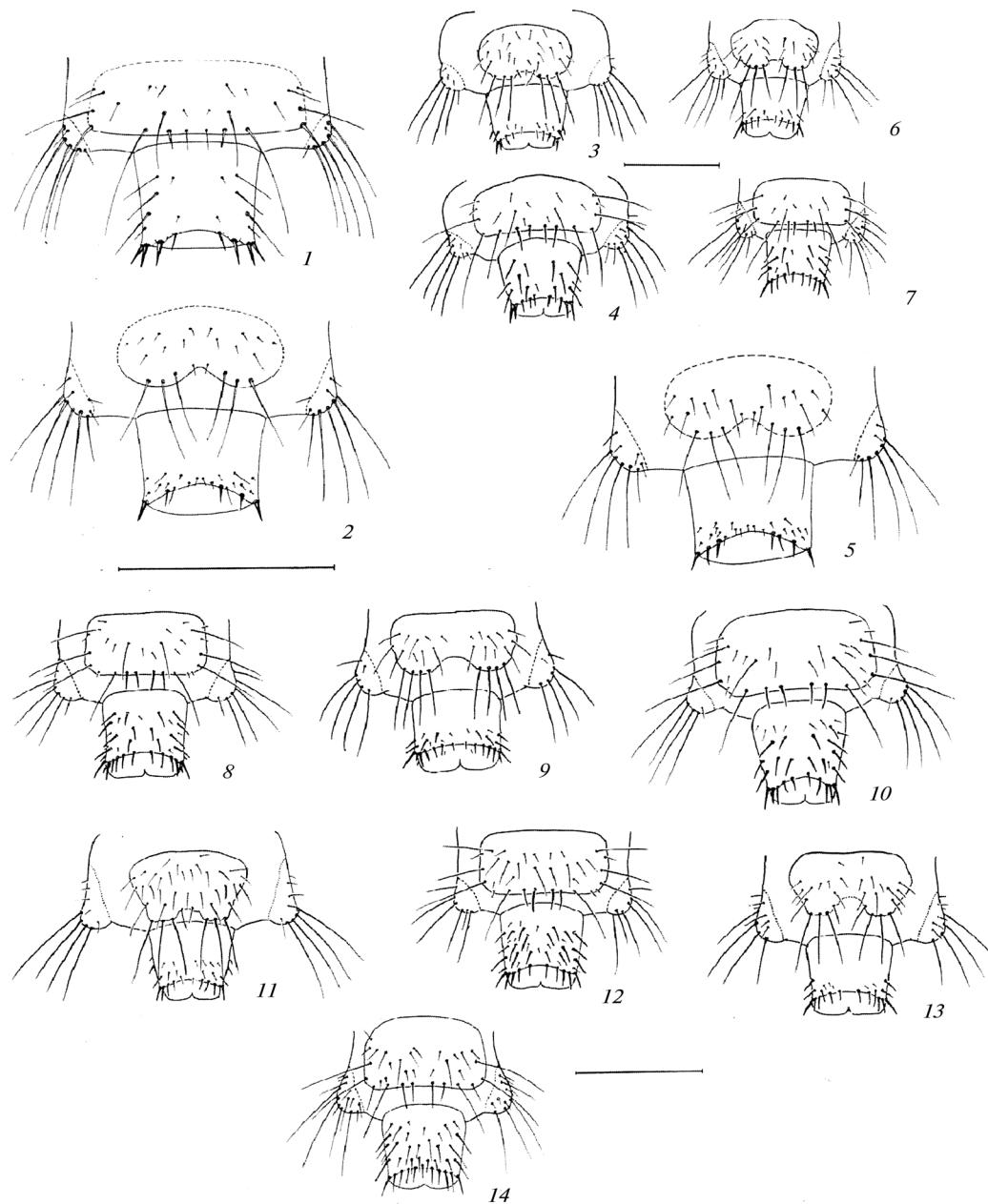


Рис. 11. Девятый сегмент брюшка и пигопод, III возраст: 1–2 — *Cylindera obliquefasciata*; 3–4 — *C. sublacerata*; 5 — *C. germanica*; 6–7 — *C. litterifera*; 8–9 — *Calomera littoralis*; 10–11 — *C. sturmi*; 12–13 — *C. fischeri*; 14 — *Cicindela campestris*; 1, 4, 7, 8, 10, 12, 14 — дорсально; 1, 3, 5, 6, 9, 11, 13 — вентрально. Масштабные линейки 1 мм.

Fig. 11. 9th segment of abdomen and pygopod, III instar: 1–2 — *Cylindera obliquefasciata*; 3–4 — *C. sublacerata*; 5 — *C. germanica*; 6–7 — *C. litterifera*; 8–9 — *Calomera littoralis*; 10–11 — *C. sturmi*; 12–13 — *C. fischeri*; 14 — *Cicindela campestris*; 1, 4, 7, 8, 10, 12, 14 — dorsally; 1, 3, 5, 6, 9, 11, 13 — ventrally. Scale bars 1 mm.

плексу характеристик личинок старших возрастов таксономическая самостоятельность *Lophyra* несомненна.

Ряд признаков (морфология переднеспинки, горба и пигопода) личинок рода *Calomera* в определенной степени перекрывается с таковыми характеристиками некоторых видов рода *Cicindela* (*C. altaica*, *C. hybrida*, *C. transbaicalica*). Однако ряд осо-

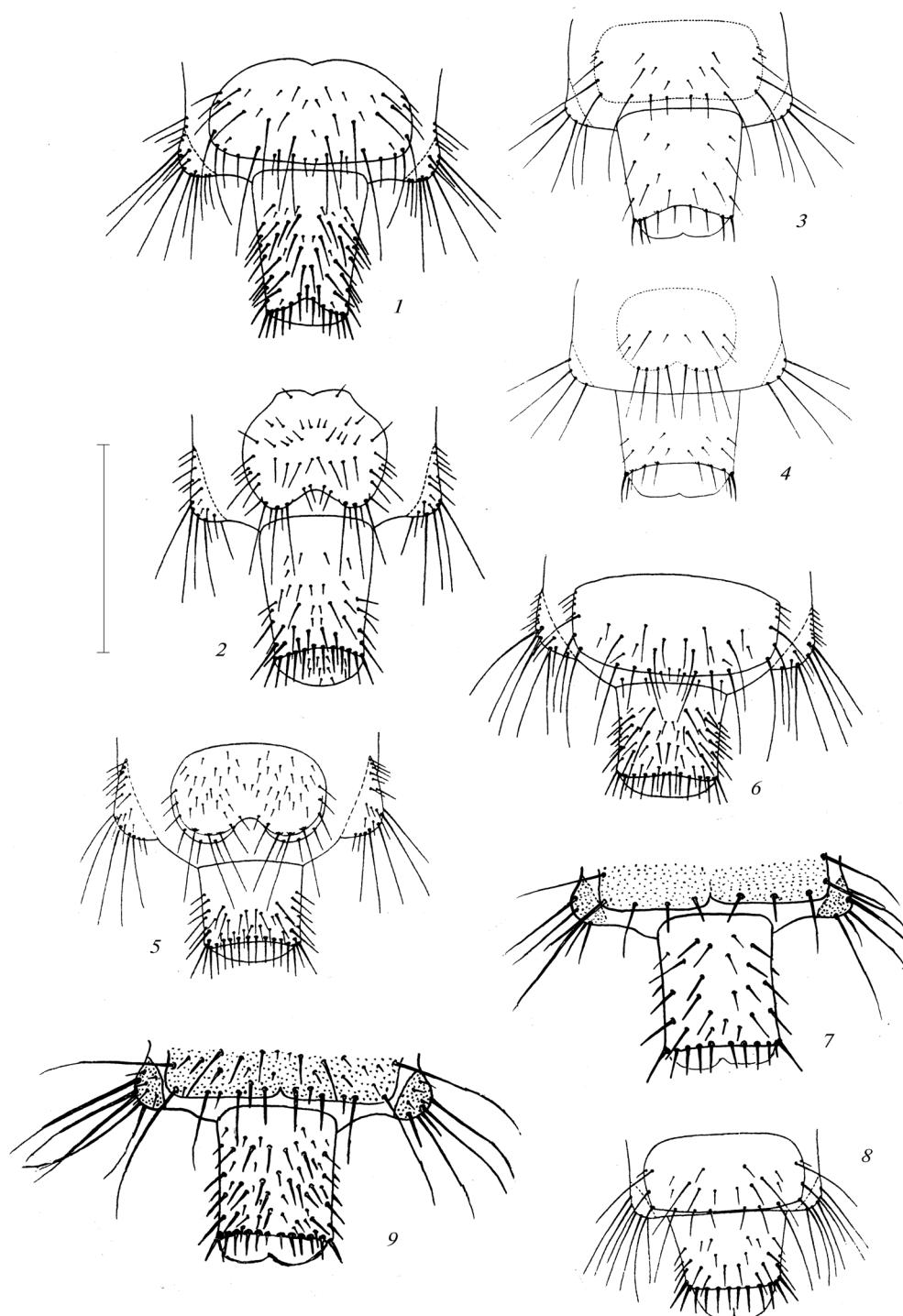


Рис. 12. Дев'ятий сегмент і пигопод, III возраст: 1–2 — *Cicindela gemmata*; 3–4 — *Myriochile orientalis*; 5–6 — *Cicindela coerulea*; 7 — *C. hybrida*; 8 — *C. lacteola*; 9 — *C. nordmanni*; 1, 3, 6–9 — дорсально; 2, 4, 5 — вентрально. Масштабні лінійки 1 мм.

Fig. 12. 9th segment of abdomen and pygopod, III instar: 1–2 — *Cicindela gemmata*; 3–4 — *Myriochile orientalis*; 5–6 — *Cicindela coerulea*; 7 — *C. hybrida*; 8 — *C. lacteola*; 9 — *C. nordmanni*; 1, 3, 6–9 — dorsally; 2, 4, 5 — ventrally. Scale bars 1 mm.

бенностей (но только у личинок старших возрастов) в большинстве случаев позволяет надежно отличать *Calomera* от других таксонов подтрибы (см. таблицу для определения), а значительная морфологическая обособленность взрослых жуков позволяет подтвердить родовой статус *Calomera* (рис. 3, 15, 16; 6, 13–14, 16; 11, 8–13).

Сходство с двумя последними родами наблюдается и у личинок рода *Neolaphyra* (форма и хетотаксия переднеспинки, тергитов и отростков горба, а также пигопода). Ряд отличий отнесен только в количестве хет на вершине пигопода, III–IV тергитов брюшка, хитинизации склеритов и наличием 4–5 длинных боковых щетинок на внутренних отростках горба. Экологически роды *Lophyra*, *Calomera* и *Neolaphyra* также относительно близки, а их личинки приурочены к лёгким (обычно песчаным) почвам, чаще дюнам, но вблизи водоёмов, часто умеренно засоленным.

Личинки рода *Myriochile* (рис. 3, 1–2; 6, 4, 10; 12, 3, 4) являются одними из наиболее специфичных представителей подтрибы *Cicindelini*. Для них характерна очень слабая хитинизация брюшных склеритов и наличие очень длинных и тонких щетинок, средние отростки изогнуты только в последней трети и несут шип (как у *Cephalota*), направленный косо вверх; внутренние отростки длинные с двумя сближенными шипиками апикально, а средний зубец отсутствует; переднебоковой наружный край каудального тергита бугорковидно вздут и несёт 2–3 шилообразных щетинки; щетинки каудального тергита изрежены. При этом личинки номинативного подрода и *Monelica* различаются незначительно. Все эти структурные особенности в полной мере подтверждают самостоятельность *Myriochile* как рода. Вместе с тем имеющиеся скудные данные (на японском языке) о личинке номинативного подрода — *M. speculifera* Chevrolat, 1845 (Kurosa, 1959) не в полной мере совпадают с вышеупомянутыми характеристиками рода. Для личинки *M. speculifera* специфичной является форма расширенных базально внутренних отростков горба с 2 длинными шилообразными щетинками, расположенными асимметрично и явственным центральным шипом. Средние отростки также расширены базально и сильнее изогнуты в верхней трети. Согласно этим характеристикам личинка *M. speculifera* в некоторой мере сходна с некоторыми представителями рода *Cephalota* (группа «*atrata*»). Форма переднеспинки незначительно отличается от таковой другой личинок рода *Myriochile*. Все это подтверждает необходимость дальнейшего, более полного, изучения преимагинальных стадий *Cicindelini* с охватом максимального количества видов.

Таким образом, таксономический статус родов подтрибы *Cicindelina* на основе изучения личинок во многом подтверждается, равно как и их положение в группах родов, разработанной по взрослым жукам, но с некоторыми дополнениями ряда групп видов в пределах рода *Cicindela* (табл. 3).

На основании морфологии личинок в пределах таксона *Cicindela* s. l. следует отметить существенную обособленность родов *Cephalota* + *Cassolaia*, *Habrodera*, *Myriochile*, *Cylindera*. Не менее специфичны, по-видимому и личинки рода *Hypaetha*, известные пока только по одному индомалайскому виду. Комплекс родов *Calochroa*, *Calomera*, *Cicindela*, *Cosmodela*, *Lophyra*, *Neolaphyra* габитуально довольно сходны и могут рассматриваться как относительно близкие таксоны. Определённое сходство с этим комплексом наблюдается (на основании строения личинок) и у представителей подрода *Eugrapha*. Однако весьма изолированное положение в роде *Cicindela* занимает личинка вида *C. clypeata* (и, по-видимому, очень близкого таксона — *C. rhodoterena*), статус которого может быть изменён. Но только дополнительное привлечение новых данных по неизвестным ещё личинкам подтрибы, изучение их экологии, в комплексе с вышеупомянутыми данными, позволят разработать, обосновать и предложить наиболее приемлемую систему подтрибы *Cicindelina* и обосновать её филогению.

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ И ВИДОВ ЛИЧИНОК СКАКУНОВ ПОДТРИБЫ CICINDELINA ПАЛЕАРКТИКИ (И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ)

При составлении таблицы для определения личинок родов и видов подтрибы Cicindelina Палеарктики, представленной ниже, использованы, главным образом, собственные данные (более 70% таксонов), но частично дополненные описаниями личинок других авторов (Шарова, Гиляров, 1954; Шарова, 1964; Serrano, 1985 а, б, 1987, 1990; Hurka, 1970). Для сравнения (и полноты морфологических данных), в таблицу включены и отдельные виды, отсутствующие в Палеарктике, но являющиеся представителями палеарктических родов (некоторые виды родов *Habrodera*, *Lophyra*). Однако в таблицу не включены личинки видов *Cicindela (Sophiodela) chinense* и *Myriochile speculifera*, описания которых (на японском языке) очень поверхностны и не позволяют достоверно их определять. Виды *Cicindela hybrida* и *C. sahlbergi* представлены в таблице вместе, т. к. их личинки морфологически очень сходны и идентификация их в настоящее время крайне затруднительна (и возможна только по данным их биотопической приуроченности и географического распространения).

Таблица для определения основных родов и видов личинок скакунов подтрибы Cicindelina Палеарктики (и сопредельных регионов)

Key to the Palearctic larvae of main genera and species of Cicindelini subtribe

- 1 (4). Склериты брюшка бледные, слабо склеротизированные, с очень тонкими светло-жёлтыми щетинками. Наружные отростки горба с шипом в верхней четверти, направленным косо вверх, а в основной и средней частях с 2–3 тонкими щетинками. Внутренние отростки длинные, с двумя шилообразными щетинками апикально, срединный шип отсутствует. Бугорок в переднебоковой части каудального тергита горба с 3 щетинками (рис. 6, 4, 10). На вершине пигопода 12–14 шипиков, смещенных латерально (рис. 12, 3, 4).
[Sclerites of abdomen pale, indistinct, with very thin, long and pale-yellow setae. MH with spine in upper quarter, directed obliquely upward and with 2–3 thin setae lower. IH long, with two stout setae apically, central spine is absent. Bump in anterolateral part of CT5 with 3 setae (fig. 6, 4, 10). Tip of PY with 12–14 stout setae, displaced laterally. (fig. 12, 3, 4).] Genus *Myriochile* Motschulsky, 1858.
- 2 (3). Передний край переднеспинки слегка выпуклый, не короче боковых углов, которые направлены немного в стороны (рис. 3, 1). Средние отростки сильнее изогнуты в верхней трети, обычно с 2 тонкими щетинками. Бугорок в переднебоковой части каудального тергита горба с 2 щетинками (рис. 6, 4). Северная Африка, Южная Европа, Азия.
[Anterior margin of PN slightly prominent, not shorter than PNa, which directed slightly laterally (fig. 3, 1). MH more curved near apex and usually with 2 setae. Bump in anterolateral part of CT5 with 2 setae (fig. 6, 4). North Africa, Southern Europe, Asia.] *M. melancholica* Fabricius, 1798.
- 3 (2). Передний край переднеспинки сильнее выпуклый, слегка длиннее боковых углов, которые направлены вперёд (рис. 3, 2). Средние отростки горба слабее изогнуты в верхней трети, с 2–3 тонкими щетинками. Бугорок переднебоковой части каудального тергита горба с 3 щетинками (рис. 6, 10). Последние сегменты брюшка дорсально и вентрально (рис. 12, 3, 4). Закавказье, Средняя Азия.
[Anterior margin of PN more prominent, slightly longer than PNa, which directed almost forward (fig. 3, 2). MH less curved in upper third and with 2–3 setae. Bump in anterolateral part of CT5 with 3 setae (fig. 6, 10). Dorsal and ventral view of last abdominal segments (fig. 12, 3, 4). South Caucasus, Middle Asia.] *M. orientalis* Dejean, 1825.
- 4 (1). Склериты брюшка явственно склеротизированы (иногда слабо склеротизованы, но тогда внутренний отросток с явственным средним шипом), жёлтые или коричневые и с рыхими относительно укороченными щетинками. Наружные отростки горба обычно с тонкой щетинкой в верхней трети, но если с шипом, то внутренние отростки маленькие или центральный шип на них имеется. Бугорок в переднебоковой части каудального тергита горба отсутствует.
[Abdominal sclerites distinctly sclerotized (sometimes only slightly distinct, but in this case central spine of IH is present), yellow, red or brown with relatively shortened reddish setae. MH usually with thin seta near apex or with stout setae in upper third. IH with central spine (sometimes small) or if central spine lacking, IH short. Bumps in anterolateral part of the CT5 are absent.]
- 5 (8). На одной половине переднеспинки не менее 100 щетинок, из которых только отдельные — длинные и тонкие, а остальные короткие, утолщены и треугольно расширены на вершине (рис. 5,

гладкая. Большинство щетинок 1–2-го тергитов брюшка короче и не достигают середины 3-го тергита.

[PN1 have not more than 50 (III instar) or 40 (II instar) setae. Surface of pronotal disk without distinct granular microsculpture, almost smooth. Most setae of abdominal tergites 1–2nd shorter and does not reached the middle of the third tergite.]

16 (17). Тип гипоплейрита — II. 3-й брюшной тергит несёт не более 14 щетинок на каждой половине. На каудальном тергите горба — не менее 20 шипообразных щетинок. Южная Африка.

[Type II of HY. Third abdominal tergite with not more than 14 setae on each half. CT5 have at least 20 stout setae. South Africa.] *L. candida* Dejean, 1825.

17 (16). Тип гипоплейрита — I. 3-й брюшной тергит несёт более 15 щетинок на каждой половине. На каудальном тергите горба — более 20 шипообразных щетинок.

[Type I of HY. Third abdominal tergite with more than 15 setae on each half. CT5 with more than 20 stout setae.]

18 (19). Ширина переднеспинки не более 2,6 мм (III возраст). Усики жёлто-коричневые. Переднебоковые углы переднеспинки значительно светлее диска. 3-й брюшной тергит с 10–14 щетинками. Каудальный тергит горба несёт более 20 шипообразных щетинок. Африка.

[Width of PN is not more than 2.6 mm (III instar). Antennae yellowish brown. PNa lighter than pronotal disc. Third abdominal tergite with 10–14 setae. CT5 with not more than 20 stout setae. Africa.] *L. neglecta* Dejean, 1825.

19 (18). Ширина переднеспинки более 2,8 мм (III возраст). Усики коричневые или тёмно-коричневые. Переднебоковые углы и диск переднеспинки одноцветные. 3-й брюшной тергит с 16–22 щетинками; каудальный тергит горба несёт более 25 шипообразных щетинок (рис. 7, 6). Северная Африка и Южная Европа.

[Width of PN more than 2.8 mm (III instar). Antennae brown or dark brown. PNa and pronotal disc monochromatic. Third abdominal tergite with 16–22 setae. CT5 with more than 25 stout setae (fig. 7, 6). North Africa and Southern Europe.] *L. flexuosa* Fabricius, 1787.

20 (9). Все щетинки переднеспинки и головы тонкие и заострены апикально. Внутренние отростки горба только с двумя боковыми щетинками, крайне редко (отдельные особи *Cicindela lacteola*, *C. hybrida*) с тремя (рис. 7, 2).

[All setae of PN and head are thin and acuted apically. IH with two lateral setae, rarely (some specimens of *Cicindela lacteola*, *C. hybrida*) with 3 setae (fig. 7, 2).]

21 (34). Ширина головы (в области глаз) и переднеспинки не более 2,8 мм (III возраст) или 1,8 (II возраст).

[Width of the head and PN no more than 2.8 mm (III instar) or 1.8 (II instar).]

22 (25). Боковые щетинки внутренних отростков горба шипообразные, короткие и расположены асимметрично. Средний шип длинный. Наружные отростки горба несут 2–3 щетинки, из которых верхняя — шипообразная, короткая и направлена косо вверх, а остальные тонкие и направлены косо наружу (рис. 6, 6, 8). Вентральная часть пигопода обычно голая, его вершина с 16 шипообразными щетинками.

[Lateral setae of IH asymmetrical very stout. Central spine long. MH with 2–3 setae, but upper seta — stout, short and directed obliquely upwards. Other setae thin and directed obliquely outward (fig. 6, 6, 8). Ventral part of PY almost bare, its tip with 16 stout setae.] Subgenus *Cylindera* s. str. Westwood, 1831.

23 (24). Боковые углы переднеспинки слабоокруглены, длиннее и шире (рис. 3, 4). Переднеспинка шире на основании (рис. 3, 4). Каудальный тергит горба обычно несёт не более 12 шипообразных щетинок (рис. 6, 8). Вершина пигопода вентрально с 7–8 шипообразными щетинками (рис. 11, 5). Европа, Западная Сибирь, Казахстан.

[PNa slightly rounded, longer and wider (fig. 3, 4). PN broader basally (fig. 3, 4). CT5 with no more than 12 stout setae (fig. 6, 8). Tip of PY with 7–8 setae ventrally (fig. 11, 5). Europe, Western Siberia, Kazakhstan.] *C. germanica* Linnaeus, 1758.

24 (23). Боковые углы переднеспинки короче и уже (рис. 3, 3). Каудальный тергит горба обычно несет более 12 шипообразных щетинок (рис. 6, 6). Вершина пигопода вентрально с 6 (редко 7) шипообразными щетинками (рис. 11, 1). Центральная Азия.

[PNa shorter and narrower (fig. 3, 3). CT5 usually with more than 12 stout setae (fig. 6, 6). Tip of PY with 6 (rarely 7) stout setae ventrally (fig. 11, 1). Central Asia.] *C. obliquefasciata* M. F. Adams, 1817.

25 (22). Боковые щетинки горба тонкие и длинные, расположены в ряд. Центральный зубец внутренних отростков горба отсутствует или очень маленький. Средние отростки обычно тонкие и длинные с 2–3 щетинками, направленными наружу (рис. 6, 3, 9). Вершина пигопода с 18–20 щетинками.

[Lateral setae of hump thin and long, placed in liner. Central spine of IH is absent or very small. MH usually thin and long with 2–3 setae, directed outward (fig. 6, 3, 9). Tip of PY with 18–20 setae.] Subgenus *Eugrapha* Rivalier, 1950.

- 2). Второй губной щупик с 2 щетинками. Наружные отростки очень тонкие, длинные и сильно изогнуты в верхней трети. Внутренние отростки с 3–5 щетинками апикально, их средний зубец очень маленький (рис. 7, 7).
- [PN1 with no less than 100 bristles and most of them are short, thick and triangular expanded on the apexes. Only a few setae are long and thin (fig. 5, 2). Second labial palpus with 2 setae. MH very thin, long and more curved in upper third. IH with 3–5 setae apically, middle spine is very small (fig. 7, 7).] Genus *Habrodera* Motschulsky, 1862.
- 6 (7). Апикальный и каудальный тергиты широко разделены. На каждой половине переднеспинки около 100 щетинок, а большинство щетинок её переднего края уплощены и расширены на вершине. Внутренние отростки горба с 3 щетинками апикально (рис. 7, 7).
- [AT5 and CT5 widely separated. PN1 with about 100 setae. Most setae of anterior margin of PN are flattened and widened apically. IH with 3 setae apically (fig. 7, 7). North Africa.] *H. nilotica* Dejean, 1825.
- 7 (6). Апикальный и каудальный тергиты горба почти слиты по внутреннему краю. На каждой половине переднеспинки больше 120 щетинок и только отдельные щетинки её переднего края уплощены апикально. Внутренние отростки горба с 4–5 длинными щетинками апикально. Южная Африка.
- [AT5 and CT5 almost fused on inner margin. PN1 with more than 120 setae. Only a few setae of anterior margin of PN flattened apically. IH with 4–5 long setae apically. South Africa.] *H. capensis* Linnaeus, 1764.
- 8 (5). На одной половине переднеспинки обычно меньше 100 щетинок, но если больше, то они не треугольные апикально. Второй губной щупик с одной щетинкой. Наружные отростки горба обычно более массивные, сильнее расширены в нижней трети и умеренно изогнуты. Средний шип внутренних отростков горба обычно явственный, реже маленький или отсутствует.
- [PN1 with less than 100 setae, but if more, they are not triangular apically. Second labial palpus with one seta. MH more massive, widened basally and moderately curved. Central spine of IH usually distinct, but sometimes small or absent.]
- 9 (20). Отдельные щетинки переднеспинки, особенно её переднего края, уплощены и слегка раздвоены апикально. Внутренние отростки горба с 3–6 боковыми щетинками, если их только две, то внутренние отростки очень длинные, а на одной половине переднеспинки не более 10 щетинок.
- [Only a few setae of PN (mostly on anterior margin) are flattened and slightly bifurcated apically. IH with 3–6 lateral setae, if only two — IH are very long and PN1 have not more than 10 setae.]
- 10 (11). Апикальный и каудальный тергиты горба почти соприкасаются по внутреннему краю. На каждой половине переднеспинки не более 10 щетинок; внутренние отростки горба очень длинные, не более чем в 2,4 раза короче наружных отростков, а боковых щетинок — две. Южная Европа, Северная Африка.
- [AT5 and CT5 nearly in contact on inner margin. PN1 with not more than 10 setae. IH very long, no more than a in 2.4 times shorter than MH, and with 2 lateral setae. Southern Europe, North Africa.] Genus *Cassolaia* Wiesner, 1985 (*C. maura* Linnaeus, 1758).
- 11 (10). Апикальный и каудальный тергиты горба широко разделены. На каждой половине переднеспинки не менее 20 щетинок. Внутренние отростки горба более чем в 3,0 раза короче наружных, с 3–6 боковыми щетинками (рис. 7, 6).
- [Apical and caudal tergites of hump widely separated. PN1 with no less than 20 setae. IH with 3–6 lateral setae and in 3.0 times shorter than MH (fig. 7, 6).]
- 12 (13). Ширина головы и переднеспинки (III возраст) не менее 3,4 мм, она с зеленовато-голубым отливом. Боковые углы переднеспинки относительно узкие и слегка заострены на вершине (рис. 5, 1). Тергиты брюшка явственно склеротизированы, коричневые. Северная Африка.
- [The width of head and PN (III instar) not less than 3.4 mm, with greenish-blue luster. PNa narrower and slightly acuted at the tips (fig. 5, 1). Tergites of abdomen distinctly sclerotized, brown. North Africa.] Genus *Neolaphyra* Bedel, 1895 (*N. ? leucosticta* Fairmaire, 1859).
- 13 (12). Ширина головы и переднеспинки (III возраст) не превышает 3,2 мм, они с бронзовым или медным отливом. Переднебоковые углы переднеспинки широкие, явственно закруглены на вершине (рис. 5, 4, 5). Тергиты брюшка слабосклеротизированы, светло-коричневые.
- [The width of the head and PN (III instar) not more than 3,2 mm, with bronze or copper tint. PNa widened, distinctly rounded on the tips (fig. 5, 4, 5). Abdominal tergites slightly sclerotized, light brown.] Genus *Lophyra* Motschulsky, 1859.
- 14 (15). На каждой половине переднеспинки около 70 (III возраст) или более 40 щетинок (II возраст). Микроскульптура диска переднеспинки мелкогранулированная. Большинство щетинок 1–2-го тергитов брюшка очень длинные и достигают середины 3-го тергита. Южная Африка.
- [PN1 with about 70 (III instar) or 40 setae (II instar). Microsculpture of pronotal disc fine-grain. Most setae of abdominal tergites 1–2nd are very long and reached the middle of the third tergite. South Africa.] *L. brevicollis* Wiedemann, 1823.
- 15 (14). На одной половине переднеспинки не более 50 (III возраст) или — 40 (II возраст) щетинок. Поверхность диска переднеспинки без явственной гранулированной микроскульптуры, почти

- 26 (27). Тип гипоплейрита — I. Боковые углы переднеспинки направлены вперёд, длиннее её слабо-выпуклого переднего края (рис. 3, 6). 9-й сегмент брюшка и пигопод — рис. 11, 3, 4. Центральная Азия.
 [Type I of HY. PNa directed forward, and longer than anterior margin of PN, which is slightly prominent (fig. 3, 6). 9th abdominal segment and pygopod — fig. 11, 3, 4. Central Asia.] *C. (E.) sublacerata* Solsky, 1874.
- 27 (26). Тип гипоплейрита — II. Боковые углы переднеспинки оттянуты в стороны, вырезки перед ними более глубокие (рис. 3, 5; 4, 2; 5, 8).
 [Type II of HY. PNa directed slightly laterally. Anterior margin of PN distinctly prominent (fig. 3, 5; 4, 2; 5, 8).] *C. (E.) arenaria* Füssly, 1775.
- 28 (29). Ширина переднеспинки не более чем в 1,50 раза больше её длины. На валиках её боковых углов 1–2 щетинки (рис. 4, 2). Южная и Средняя Европа.
 [Linear ratio width/length of PN no more than 1.50. Ridge of PNa with 1–2 setae (fig. 4, 2). South and Central Europe.] *C. (E.) arenaria* Füssly, 1775.
- 29 (28). Ширина переднеспинки более чем в 1,60 раз больше её длины. На валиках её боковых углов обычно более двух щетинок.
 [Linear ratio width/length of PN more than 1.60. Ridge of PNa usually with more than 2 setae.] *C. (E.) trisignata* Dejean, 1822.
- 30 (31). Ширина переднеспинки не более чем в 1,65 раз больше её длины. Дорсальная часть пигопода с более чем 20 щетинками. Южная Европа.
 [Linear ratio width/length of PN no more than 1.65. Dorsal part of PY with more than 20 setae. Southern Europe.] *C. (E.) elisae* Motschulsky, 1859.
- 31 (30). Ширина переднеспинки более чем в 1,7 раз больше её длины. Дорсальная часть пигопода несёт не более 15 щетинок. Азия.
 [Linear ratio width/length of PN more than 1.7. Dorsal part of PY with not more than 15 setae. Asia.] *C. (E.) litterifera* Chaudoir, 1842.
- 32 (33). Каудальный тергит V сегмента брюшка обычно несёт не более 17 шилообразных щетинок. Валики боковых углов переднеспинки с 4–5 щетинками (рис. 5, 8). Дальний Восток.
 [CT5 with less than 17 stout setae. Ridge of PNa with 4–5 setae (fig. 5, 8). The Far East.] *C. (E.) elisae* Motschulsky, 1859.
- 33 (32). Каудальный тергит V сегмента брюшка несёт обычно 18–20 шилообразных щетинок (рис. 6, 3). Валики боковых углов переднеспинки с 2–4 щетинками. 9-й сегмент брюшка и пигопод — рис. 11, 6, 7. Кавказ, Средняя Азия.
 [CT5 usually with 18–20 stout setae (fig. 6, 3). Ridge of PNa with 2–4 setae. 9th abdominal segment and pygopod — fig. 11, 6, 7). Caucasus, Central Asia.] *C. (E.) litterifera* Chaudoir, 1842.
- 34 (21). Ширина головы и переднеспинки всегда больше 3,0 мм у III возраста и 2,1 мм у личинок II возраста.
 [Width of head and PN more than 3.0 mm (III instar) and 2,1 (II instar).] *Cicindela clypeata* Fischer von Waldheim, 1821.
- 35 (50). Щетинки наружных отростков горба расположены явственно асимметрично — верхняя укорочена, шилообразная и направлена косо вверх, а остальные тонкие и направлены наружу. Длина верхней шилообразной щетинки наружных отростков не менее чем в 2 раза короче нижних (рис. 6, 1, 2, 7, 18).
 [Setae of MH are distinctly asymmetrical — upper seta stout, shortened and directed obliquely upwards, others are thin and directed outwards. Length of the upper seta of MH at least in 2 times shorter than lower thin setae (fig. 6, 1, 2, 7, 18).] *C. (E.) litterifera* Chaudoir, 1842.
- 36 (37). Тергиты брюшка слабо склеротизированы, жёлтые. Боковые щетинки внутренних отростков горба расположены симметрично (рис. 6, 18). Задний край 9-го стернита с двумя группами по 6 щетинок (рис. 10, 7). Вершина пигопода несёт более 20 щетинок (рис. 10, 7, 8). Ширина переднеспинки более 4,0 мм (III возраст), её передние углы заострённые, явственно длинне переднего края и направлены вперёд (рис. 3, 13). Средняя Азия.
 [Abdominal tergites slightly sclerotized, yellow. Lateral setae of IH located symmetrically (fig. 6, 18). ST9 with two groups of 6 setae on caudal margin (fig. 10, 7). The tip of PY has more than 20 setae (fig. 10, 7, 8). Width of PN more than 4,0 mm (III instar), PNa acuted, directed forward and distinctly longer than anterior margin of PN (fig. 3, 13). Central Asia.] *Cicindela clypeata* Fischer von Waldheim, 1821.
- 37 (36). Тергиты брюшка явственно склеротизированы, рыжие. Боковые щетинки внутренних отростков горба смешены и расположены асимметрично (рис. 6, 1, 2, 7). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 3–4 щетинок каждая (рис. 9, 2, 6, 9, 10). Вершина пигопода несёт не более 18 щетинок. Ширина переднеспинки всегда меньше 4,0 мм (III возраст).
 [Abdominal tergites distinctly sclerotized, reddish. Lateral setae of IH, located asymmetrically (fig. 6, 1, 2, 7). ST9 with two groups of 3–4 setae on caudal margin (fig. 9, 2, 6, 9, 10). Tip of PY whis no more than 18 setae. Width of PN is always less than 4,0 mm (III instar).] Genus *Cephalota* Dokhtouroff, 1883.
- 38 (43). Внутренние отростки горба не менее чем в 2,5–3,0 раза короче наружных отростков. Боковые щетинки внутренних отростков горба расположены явственно асимметрично (рис. 6, 12; 8, 1). Боковые углы переднеспинки широкие, не длиннее её переднего края (рис. 3, 8; 4, 3).

- [IH at least in 2.5–3.0 times shorter than MH. Lateral setae of IH located distinctly asymmetrically (fig. 6, 12; 8, 1). PNa widened, no longer than anterior margin of PN (fig. 3, 8; 4, 3).]
- 39 (40). Вершина пигопода с 8–9 шилообразными щетинками дорсально (рис. 9, 7, 10). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами по 4 щетинки каждая (рис. 9, 7). Наружные отростки горба тёмно-коричневые с двумя короткими шилообразными щетинками (рис. 6, 12). Переднеспинка одноцветно коричневая, её боковые углы явственно длиннее переднего края (рис. 3, 8). Юг Восточной Европы, Западный Казахстан.
[Tip of PY with 8–9 setae dorsally (fig. 9, 7, 10). ST9 with two groups of 4 setae on caudal margin (fig. 9, 7). MH dark-brown with two short stout setae (fig. 6, 12). PN unicolor brown, PNa distinctly longer than anterior margin of PN (fig. 3, 8). South Eastern Europe, Western Kazakhstan.] *C. atrata* Pallas, 1776
- 40 (39). Вершина пигопода с 10 щетинками дорсально (рис. 9, 1–2). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 3 щетинок каждая (рис. 9, 2). Диск переднеспинки — коричневый, её боковые углы — светло-коричневые. Нижняя щетинка наружных отростков горба длиннее и тоньше верхней (рис. 8, 1). Вершины боковых углов слегка длиннее переднего края переднеспинки (рис. 4, 3).
[Tip of PY with 10 setae dorsally (fig. 9, 1–2). ST9 with two groups of 3 setae on caudal margin (fig. 9, 2). Pronotal disc — brown, but PNa — light brown. Lower seta of MH longer and thinner than upper seta (fig. 8, 1). PNa slightly longer than anterior margin of PN (fig. 4, 3).]
- 41 (42). Тип гипоплейрита — II. Средние отростки горба сильно расширены базально, а их вершины сильнее затемнены и достигают заднего края апикального тергита (рис. 8, 1). Пигопод вентрально с 10–12 маленькими щетинками в верхней трети (рис. 9, 2). Юг Восточной Европы, Казахстан.
[Type II of HY. MH is broadened basally, darkened apically and their tips reached posterior margin of AT5 (fig. 8, 1). PY with 10–12 small setae ventrally in upper third (fig. 9, 2). South Eastern Europe, Kazakhstan.] *C. besseri* Dejean, 1826.
- 42 (41). Тип гипоплейрита — I. Средние отростки горба слабо расширены базально, их вершины чуть темнее нижней части и почти достигают переднего края апикального тергита (рис. 8, 2). Пигопод вентрально с рядом маленьких щетинок почти посередине. Южная Европа.
[Type I of HY. MH slightly widened basally and darkened apically. Their tips reached posterior margin of AT5 (fig. 8, 2). PY with small setae near the middle ventrally. Southern Europe.] *C. hispanica* Gory, 1833.
- 43 (38). Внутренние отростки горба в 3,5–4,0 раза короче наружных, их боковые щетинки длиннее и только слегка смещены относительно друг друга. Наружные отростки более длинные и слабо расширены базально (рис. 6, 1, 2, 7; 8, 5). Вершины боковых углов не длиннее переднего края переднеспинки (рис. 3, 9–11).
[IH in 3.5–4.0 times shorter than MH, their lateral setae long and only slightly displaced each from other. MH are longer and slightly widened basally (fig. 6, 1, 2, 7; 8, 5). PNa no longer than anterior margin of PN (fig. 3, 9–11).]
- 44 (47). Длина наружных отростков горба в 3,0–3,5 раза больше ширины у основания, они сильнее изогнуты в верхней трети. Тергиты 3-го сегмента брюшка несут не менее 17 щетинок каждый. Каудальный тергит горба с 16–19 шилообразными щетинками (рис. 6, 1, 2, 7; 8, 5).
[MH in 3.0–3.5 times more than width at the base, they are more curved in upper third. Tergites of third abdominal segment with no less than 17 setae each. CT5 with 16–19 stout setae (fig. 6, 1, 2, 7; 8, 5).]
- 45 (46). Переднеспинка коричневая, только её боковые углы светлее. Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 3 щетинок (рис. 9, 9). Боковые щетинки внутренних отростков горба расположены слегка асимметрично (рис. 6, 7). Последние сегменты брюшка дорсально — рис. 9, 8. Южная Европа, Казахстан.
[PN brown, but PNa lighter. ST9 with two groups of 3 setae on caudal margin (fig. 9, 9). Lateral setae of IH located slightly asymmetrically (fig. 6, 7). Last abdominal segments dorsally — fig. 9, 8. Southern Europe, Kazakhstan.] *C. chiloleuca* Fischer von Waldheim, 1820.
- 46 (45). Переднеспинка двуцветная — передняя половина красно-коричневая, задняя почти чёрная. Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 4 щетинок каждая. Боковые щетинки внутренних отростков горба расположены почти симметрично, а средний шип очень маленький (рис. 8, 5). Южная Европа. Ближний Восток.
[Anterior half of PN red-brown, posterior — almost black. ST9 with two groups of 4 setae on caudal margin. Lateral setae of IH located almost symmetrically (fig. 8, 5). Southern Europe. Middle East.] *C. littorea goudotii* Dejean, 1829.
- 47 (44). Длина наружных отростков горба в 4–5 раз больше ширины у основания. Они слабо изогнуты в верхней трети (рис. 6, 1–2). Тергиты 3-го сегмента брюшка с 12–16 щетинками каждый.
[Length of MH in 4–5 times more than its width at the base. MH slightly curved in upper third (fig. 6, 1–2). Tergites of third abdominal segment with 12–16 setae each.]
- 48 (49). Передний край переднеспинки почти ровный (рис. 3, 10). Ширина переднеспинки в 1,5–1,6 раз больше длины. Её максимальная ширина чуть ниже боковых углов. Боковые углы широкие,

на вершине слегка округлены (рис. 3, 10). Апикальный и каудальный тергиты горба почти слиты по внутреннему краю. Каудальный тергит несёт 12–16 шипообразных щетинок (рис. 6, 2). Юг Восточной Европы, Центральная Азия.

[Anterior margin of PN almost even (fig. 3, 10). Linear ratio width/length of PN is 1.5–1.6. PNa are broad, slightly rounded at the tips (fig. 3, 10). Maximum width of PN slightly lower PNa. AT5 and CT5 almost fused on inner margin. CT5 with 12–16 stout setae (fig. 6, 2), South Eastern Europe, Central Asia.] *C. elegans* Fischer von Waldheim, 1823.

49 (48). Передний край переднеспинки слегка выпуклый и изогнутый (рис. 3, 11). Ширина переднеспинки в 1,65–1,70 раз больше длины. Её максимальная ширина посередине (рис. 3, 11).

Апикальный и каудальный тергиты горба только соприкасаются по внутреннему краю. Каудальный тергит несёт 15–18 шипообразных щетинок (рис. 6, 1). Последние сегменты брюшка дорсально — рис. 9, 5, 6. Юг Восточной Европы, Кавказ, Центральная Азия.

[Anterior margin of PN slightly convexed (fig. 3, 11). Linear ratio width/length of PN is 1.65–1.70 (fig. 3, 11). Maximum width of PN near middle. AT5 and CT5 only connected on inner margin CT5 with 15–18 stout setae (fig. 6, 1). Last abdominal segments dorsally — fig. 9, 5, 6. South Eastern Europe, the Caucasus, Central Asia.] *C. deserticola* Faldermann, 1836.

50 (35). Все щетинки наружных отростков горба тонкие и длинные, расположены в ряд и направлены косо наружу, редко верхняя щетинка слегка укорочена (не более чем в 1,5 раза длины других щетинок) и чуть смещена вверх. Центральный шип внутренних отростков горба хорошо развит, а его боковые щетинки длинные и расположены симметрично.

[All setae of MH thin, long, arranged in a row and directed obliquely outwards. Rarely upper seta shortened (not more than 1.5 times length of other setae) and slightly directed upward. Central spine of IH is well developed. Lateral setae of IH long and located symmetrically.]

51 (52). Ширина переднеспинки не менее чем в 2,0 раза больше длины, а на каждой её половине не более 8–9 рыжих щетинок. Голова и переднеспинка почти чёрные, без металлического блеска. Средние отростки горба в 2,5 раз длиннее внутренних, а каудальный тергит с 45–50 шипообразными щетинками. Средний шип внутренних отростков горба массивный и широкий у основания.

[Linear ratio width/length of PN is no less than 2. PN1 with 8–9 red setae. Head and PN black, without metallic luster. MH in 2.5 times longer IH. CT5 with 45–50 stout setae. Central spine of IH massive and widened basally.] Genus *Calochroa* Hope, 1838.

52 (51). Ширина переднеспинки менее чем в 2,0 раза больше длины, а на каждой её половине обычно больше 10 щетинок. Голова и переднеспинка коричневые или тёмно-коричневые, редко голова почти чёрная и часто хотя бы со слабым металлическим блеском. Средние отростки горба более чем в 2,5 раз длиннее внутренних. Средний шип внутренних отростков горба обычно слабо расширен у основания.

[Linear ratio width/length of PN less than 2.0. PN1 with more than 10 setae usually. Head and PN brown or dark-brown (head rarely almost black and with light metallic luster). MH more than in 2.5 times longer IH. Central spine of IH usually slightly widened basally.]

53 (68). Голова и переднеспинка тёмно-коричневые, с медно-красным, ярко-металлическим (иногда зеленоватым) отливом. На одной половине переднеспинки не менее 20 щетинок, если меньше, то переднебоковые углы переднеспинки всегда светлее её диска.

[Head and PN dark-brown with copper-red, bright metallic (sometimes greenish) luster. PN1 at least with 20 setae or PNa always lighter than disk of PN.] Genus *Cicindela* Linnaeus, 1958.

54 (59). Ширина головы и переднеспинки не менее 3,6 мм (III возраст) или 2,2 мм (II возраст). На каудальном тергите горба обычно больше 45 шипообразных щетинок, если меньше, то боковые углы переднеспинки светлее её диска, а тип гипоплейрита — I. На вершине пигопода не менее 20 щетинок (рис. 12, 5–7, 9).

[Width of head and PN no less than 3.6 mm (III instar) or 2.2 mm (II instar). CT5 usually with more than 45 stout setae, if less — PNa lighter than pronotal disk Type I of HY. Tip of PY with no less than 20 setae (fig. 12, 5–7, 9).]

55 (56). Задний край 9-го стернита с двумя группами из 3 длинных щетинок каждая (не считая 5–6 очень коротких) (рис. 12, 5). Боковые углы переднеспинки жёлтые, а диск коричневый или светло-коричневый. На каждой половине переднеспинки не более 15 щетинок (рис. 4, 1). Тип гипоплейрита — II (рис. 2, 4). Тергиты горба соприкасаются по внутреннему краю (рис. 7, 4). Последние сегменты брюшка дорсально — рис. 12, 6. Юг Сибири, север Центральной Азии. [ST9 with two groups of 3 long setae on caudal margin (fig. 12, 5). PNa yellow, disk of PN brown or light-brown. PN1 with no more 15 setae (fig. 4, 1). Type II of HY (fig. 2, 4). Tergites of hump in contact on inner margin (fig. 7, 4). Last abdominal segments dorsally — fig. 12, 6. South Siberia, north of Central Asia.] *C. coerulea* Pallas, 1773.

56 (55). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 4 длинных (одна внутренняя слегка укорочена) щетинок каждая. Боковые углы переднеспинки не светлее или чуть светлее её диска. На каждой половине переднеспинки более 20 щетинок. Тип гипоплейрита — IA.

[ST9 with two groups of 4 long setae on caudal margin. PNa not lighter (or slightly lighter) than pronotal disk. PN1 with more than 20 setae. Type IA of HY.]

- 57 (58). На одной половине переднеспинки не менее 35 щетинок, из них на валиках боковых углов — 4–8 (редко 3) щетинок, а вдоль срединной линии — 8–12 (рис. 5, 7). Пигопод дорсально с многочисленными щетинками (рис. 12, 9). Пески Южной Украины (юг Херсонской обл.).
[PN1 at least with 35 setae, ridges of PN with 4–8 (rarely 3), PNm with — 8–12 setae (fig. 5, 7). PY with numerous setae dorsally (fig. 12, 9). The sanda of South Ukraine (Kherson. region.)] *C. nordmanni* Chaudoir, 1848.
- 58 (57). На одной половине переднеспинки не более 30 щетинок, из них на валиках боковых углов 1–3 (редко 4), а вдоль срединной линии 6–10 щетинок. Средняя и Восточная Европа.
[PN1 with no more than 30 setae, ridges of PN with 1–3 (rarely 4), PNm with 6–10 setae. Central and Eastern Europe.] *C. soluta* Dejean, 1822.
- 59 (54). Ширина головы и переднеспинки не более 3,5 мм (III возраст) или 2,2 (II возраст). На каудальном тергите горба не более 45 шилообразных щетинок, а на вершине пигопода не более 20.
[Width of head and PN not more than 3.5 mm (III instar) or 2.2 (II instar). CT5 with no more than 45 stout setae. Tip of PY with no more than 20 stout setae.]
- 60 (61). На каждой половине переднеспинки не более 12–13 щетинок (рис. 5, 6). Каудальный тергит горба несёт более 25 шилообразных щетинок (рис. 8, 6). Боковые углы переднеспинки всегда светлее её диска. Юг Восточной Сибири, Дальний Восток.
[PN1 with no more than 12–13 setae (fig. 5, 6). CT5 with more than 25 stout setae (fig. 8, 6). PN always lighter than pronotal disk. South of Eastern Siberia and Far East.] *C. transbaicalica* Motschulsky, 1844.
- 61 (60). На каждой половине переднеспинки всегда более 40 щетинок. Каудальный тергит горба несёт более 30 шилообразных щетинок. Боковые углы переднеспинки обычно не светлее (иногда чуть светлее) её диска.
[PN1 always with more than 40 setae. CT5 have more than 30 stout setae. PN usually lighter (sometimes slightly) than pronotal disk.]
- 62 (65). На каждой половине переднеспинки не более 50 щетинок, из них — на валиках боковых углов не более 4–8 щетинок
[PN1 with no more than 50 setae. Ridges of PN have no more than 4–8 setae each.]
- 63 (64). Тип гипоплейрита — I. На валиках боковых углов переднеспинки 5–8, а вдоль срединной линии не менее 10 щетинок (рис. 4, 5). Тергиты горба слиты по внутреннему краю. Внутренние отростки с тонким и длинным центральным шипом (рис. 7, 3). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 3 длинных щетинок каждая (рис. 10, 4). Последние сегменты брюшка дорсально и вентрально — рис. 10, 3, 4). Средняя Азия, юг Сибири.
[Type I of HY. Ridges of PN have 5–8 setae each, PNm with no less than 10 setae (fig. 4, 5). Tergites of hump fused on inner margin. IH with long and thin central spine (fig. 7, 3). ST9 with two groups of 3 long setae on caudal margin (fig. 10, 4). Last abdominal segments dorsally and ventrally — fig. 10, 3, 4). Central Asia, South Siberia.] *C. altaica* Eschscholtz, 1829.
- 64 (63). Тип гипоплейрита — II. На валиках боковых углов переднеспинки 4–5 (редко 6) щетинок. Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 4 длинных щетинок каждая (из них внутренняя более короткая). Последние сегменты брюшка дорсально — рис. 12, 7. Европа.
[Type II of HY. Ridges of PN with 4–5 (rarely 6) setae each. ST9 with two groups of 4 long setae each on caudal margin. Last abdominal segments dorsally — fig. 12, 7. Europe.] *C. hybrida* Linnaeus, 1758, *C. sahlbergi* Fischer von Waldheim, 1824.
- 65 (62). На каждой половине переднеспинки не менее 80 щетинок (III возраст), большинство которых укорочены (рис. 4, 7). Тип гипоплейрита — I.
[PN1 have at least 80 setae (III instar), most of them are short (fig. 4, 7). Type I of HY.]
- 66 (67). На каждой половине переднеспинки более 130 щетинок, преобладающее большинство которых короткие и утолщённые. Длина переднеспинки не больше 2,0 мм (III возраст), она почти полукруглая у основания. Европа. У воды.
[PN1 have more than 130 setae, most of them are short and thick. PN is almost semicircular basally, its length no more than 2.0 mm (III instar). Europe. Near water.] *C. maritima* Dejean, 1822.
- 67 (66). На каждой половине переднеспинки не более 120 щетинок (рис. 4, 7), большинство которых короткие, но не утолщенные. Длина переднеспинки более 2,0 мм (III возраст), она относительно сильнее сужена у основания. Тергиты горба с придатками — рис. 8, 4. Северная Европа, Сибирь, Дальний Восток.
[PN1 with no more than 120 setae (fig. 4, 7). Most of them are short, but not thickened. Length of PN more than 2.0 mm (III instar), its base relatively constricted. Tergites of hump with appandages — fig. 8, 4. Northern Europe, Siberia, and the Far East.] *C. restricta* Fischer von Waldheim, 1828.
- 68 (53). Цвет головы и переднеспинки от светло-коричневого до почти чёрного, без блеска или иногда с зелёным, медно-фиолетовым, красноватым или медно-синим, но слабым металлическим оттенком. На каждой половине переднеспинки не более 20 щетинок.
[Head and PN light-brown or almost black, without luster or sometimes with green, copper-purple, reddish or copper-blue, but with light metallic tint. PN1 have no more than 20 setae.]

- 69 (78). Апикальный и каудальный тергиты горба по крайней мере соприкасаются или слиты по внутреннему краю (рис. 7, 5; 8, 3). Ширина головы и переднеспинки всегда больше 3,5 мм (III возраст) или 2,3 (II возраст). Количество шипообразных щетинок на каудальном тергите горба более 20, они тонкие и длинные.
 [CT5 and AT5 at least in contact or almost fused at the inner margin (fig. 7, 5; 8, 3). Width of the head and PN always more 3.5 mm (III instar) or 2.3 (II instar). CT5 have no less than 20 long stout setae.]
- 70 (71). Средние отростки горба тонкие и стройные, их длина не менее чем в 5 раз больше ширины у основания. Верхняя щетинка средних отростков слегка смещена вверх, нижние щетинки направлены наружу (рис. 8, 3). Внутренние отростки большие, с длинным центральным шипом, менее чем в 2,5 раза меньше средних отростков. Переднеспинка — рис. 5, 3. Юго-Восточная Азия.
 [MH thin, their length is not less than in 5 times more width of MH basally. Upper setae of MH slightly directed upward, other setae directed outside (fig. 8, 3). Length of IH no more than in 2.5 times less than length of MH. Central spine of IH large and long. Pronotum — fig. 5, 3. South-East Asia.] Genus *Cosmodela* Rivalier, 1961 (*C. batesi* Fleutiaux, 1894).
- 71 (70). Средние отростки горба более массивные, их длина не более чем в 4 раза больше ширины у основания. Все щетинки средних отростков направлены наружу. Внутренние отростки не менее чем в 3 раза меньше средних отростков (рис. 1, 4; 5, 8; 6, 17; 7, 5).
 [MH massive, its length is more than in 4 times more width of MH basally. All setae of MH directed outside. Length of IH at least in 3 times less MH length (fig. 1, 4; 5, 8; 6, 17; 7, 5).] Genus *Cicindela* Linnaeus, 1758.
- 72 (73). На каждой половине переднеспинки 14–20 щетинок, из которых 3 — на валиках боковых углов, а 5–6 щетинок — вдоль срединной линии (рис. 4, 8). Тип гипоплейрита — I (рис. 2, 5). Апикальный и каудальный тергиты горба почти слиты по внутреннему, но явственно разделены по наружному краю (рис. 7, 5). Последние сегменты брюшка — рис. 12, 1–2. Юг Восточной Сибири, Дальний Восток.
 [PN1 with 14–20 setae: ridge of PNa with 3 setae, PNm with 5–6 setae (fig. 4, 8). Type I of HY (fig. 2, 5). AT5 and CT5 almost fused on inner margin, but clearly divided on the outer edge (fig. 7, 5). Last abdominal segments — fig. 12, 1, 2. South of Eastern Siberia and Far East.] *C. gemmata* Faldermann, 1835.
- 73 (72). На каждой половине переднеспинке не более 10–12 щетинок, из которых 1–2 — на валиках боковых углов, а 3–4 щетинки — вдоль срединной линии (рис. 1, 4; 4, 4). Апикальный и каудальный тергиты горба всегда явственно слиты хотя бы по внутреннему краю (рис. 2, 3).
 [PN1 with 10–12 setae, ridge of PNa with 1–2 setae, PNm with 3–4 setae (fig. 1, 4; 4, 4). AT5 and CT5 always clearly fused on inner margin (fig. 2, 3).] *C. sylvatica* Linnaeus, 1758.
- 74 (75). Тергиты горба слиты по внутреннему и соприкасаются по внешнему краю (рис. 2, 3). На III–IV тергитах брюшка всегда более 18 щетинок. Тип гипоплейрита — II, а его второй склерит с 5–7 щетинками (рис. 2, 4). Голова зелёная, переднеспинка тёмно-зелёная, редко со слабым медно-фиолетовым блеском. Последние сегменты брюшка — рис. 2, 1, 2. Европа, Сибирь, Дальний Восток.
 [Tergites of hump fused on inside and almost in contact outside margins (fig. 2, 3). Abdominal tergites III–IV always have more than 18 setae. Type II of HY (fig. 2, 4). Head green, PN — dark-green, rarely with light copper-fiolet shine. Last abdominal segments — fig. 2, 1, 2. Europe, Siberia, and Far East.] *C. sachalinensis* A. Morawitz, 1862
- 75 (74). Тергиты горба слиты по внутреннему краю, а по наружному разделены или сближены. На III–IV тергитах брюшка меньше 17 щетинок.
 [Tergites of hump fused on the inner margin only. Abdominal tergites III–IV with less than 17 setae.]
- 76 (77). Тип гипоплейрита — II, а его второй склерит с 3–4 щетинками. Переднеспинка с 8, редко — 10 щетинками на каждой половине, в том числе с 1 (редко с 2) четой на валиках передних углов (рис. 4, 4). Переднеспинка светло-коричневая с более или менее явственным медно-красным оттенком, её передние углы не светлее (иногда чуть светлее) диска. Дальний Восток.
 [Type II of HY, its second sclerite with 3–4 setae. PN1 with 8–10 setae, ridges of PNa with 1 (rarely 2) seta (fig. 4, 4). PN light-brown with copper-red shine. The Far East.] *C. sylvicola* Dejean, 1822
- 77 (76). Тип гипоплейрита — I, а на его мелких склеритах по 1–2 щетинке. Переднеспинка коричневая со слабым медно-фиолетовым оттенком, её передние углы светлее диска. Вершине пигопода с 18–20 шипообразными щетинками. Европа.
 [Type I of HY, its small sclerites with no more than 1–2 setae each. PN brown with light copper-purple shine. PNa lighter than disk of PN. Tip of PY with 18–20 stout setae. Europe.] *C. sachalinensis* A. Morawitz, 1862
- 78 (69). Апикальный и каудальный тергиты горба всегда широко разделены и даже не соприкасаются краями. На каудальном тергите горба всегда меньше 20 шипообразных щетинок. Голова и переднеспинка без блеска (редко с лёгким металлическим оттенком). На каждой половине переднеспинки не более 12 щетинок.

- [AT5 and CT5 always widely separated. CT5 with less than 20 stout setae. Head and PN without metallic luster (rarely with a light metallic shine). PN1 have no more than 12 setae.]
- 79 (88). Средний шип внутренних отростков горба длинный, не более чем в два раза короче боковых щетинок. Каждая доля переднеспинки с 7–12 щетинками (рис. 3, 12, 14). Голова и переднеспинка одноцветные.
 [Central spine of IH long, in 2 times shorter than lateral setae. PN1 with 7–12 setae (fig. 3, 12, 14). Head and PN monochromatic.]
- 80 (81). Ширина переднеспинки больше 3,6 мм (III возраст). Голова и переднеспинка тёмно-коричневые или почти чёрные Средний зубец внутренних отростков горба длиннее боковых щетинок (рис. 6, 17). Боковые углы переднеспинки явственно сужены к вершинам, (рис. 3, 14) Задний край 9-го стернита брюшка с группой из 4 щетинок каждая. Вершина пигопода с 18–20 шилообразными щетинками (рис. 10, 1, 2). Горы Средней Азии.
 [Width of PN more 3.6 mm (III instar). Head and PN dark-brown or almost black. Central spine of IH longer than lateral setae (fig. 6, 17). PNa distinctly narrowed to the tips (fig. 3, 14). Posterior margin of ST9 with group of 4 setae each on caudal margin. The tip of PY with 18–20 stout setae (fig. 10, 1, 2). Mountains of Central Asia.] *C. granulata* Gebler, 1843.
- 81 (80). Ширина переднеспинки меньше 3,5 мм (III возраст). Голова и переднеспинка коричневые. Средний шип внутренних отростков горба не длиннее боковых щетинок. Боковые углы переднеспинки слабо сужены к вершинам и длиннее её переднего края.
 [Width of the PN less than 3.5 mm (III instar). Head and PN brown. Central spine of IH is not longer than lateral setae. PNa slightly narrowed to the apexes and longer than anterior margin of PN.]
- 82 (83). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 5 щетинок каждая (рис. 9, 11). Длина внутренних отростков горба в 1,5 раза больше их ширины у основания, его боковые щетинки слегка длиннее среднего зубца (рис. 6, 11). Вершина пигопода с 12–14 щетинками (рис. 9, 11, 12). Кавказ, Восточная Турция, Иран, Копет-Даг.
 [Posterior margin of ST9 with two groups of 5 setae on caudal margin (fig. 9, 11). The length of IH in 1.5 times more its width basally. Lateral setae of IH slightly longer than central spine (fig. 6, 11). The tip of PY with 12–14 stout setae (fig. 9, 11, 12). Caucasus, Eastern Turkey, Iran and Kopet Dag Mnts.] *C. asiatica* Audouin et Brullé, 1839
- 83 (82). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 4 щетинок каждая. Длина внутренних отростков горба только в 1,2–1,3 раза длиннее их ширины у основания, а их боковые щетинки почти в два раза длиннее среднего зубца. Вершина пигопода с 10 (редко 11) шилообразными щетинками (рис. 9, 13).
 [ST9 with 2 groups of 4 setae on caudal margin. The length of IH in 1.2–1.3 times longer than its width basally. Lateral setae of IH almost in 2 times longer than central spine. The tip of PY with 10 (rarely 11) stout setae (fig. 9, 13).]
- 84 (85). Длина средних отростков горба почти в 4,0–4,5 раза больше их ширины у основания, а их вершины всегда заходят за середину апикального тергита (рис. 6, 15). Диск переднеспинки коричневый, а боковые углы — светло-коричневые. Последние сегменты брюшка — рис. 10, 5, 6).
 [Length of MH almost in 4.0–4.5 times more than its width basally. Its tips reached the middle of AT5 (fig. 6, 15). Disk of PN brown, PNa — light brown. Last abdominal segments — fig. 10, 5, 6.] *C. turkestanica* Ballion, 1871.
- 85 (84). Длина средних отростков горба в 3,0–3,5 раза больше их ширины у основания, их вершины редко достигают середины апикального тергита. Вся переднеспинка одноцветная (иногда боковые углы чуть светлее диска).
 [Length of MH in 3.0–3.5 times more than its width basally. Its tips rarely reached middle of AT5. PN unicolor brown (sometimes PNa slightly lighter as pronotal disc).]
- 86 (87). Наружные отростки горба в верхней трети тоньше и сильнее изогнуты. На каудальном тергите горба число шилообразных щетинок редко достигает 20 (обычно 12–18) (рис. 6, 5). Две пары внутренних щетинок заднего края 9-го тергита брюшка редко доходят до основания пигопода. Общее число щетинок 9-го тергита в среднем всегда меньше (рис. 11, 14). Европа, Азия.
 [MH thinner and more curved in the upper third. CT5 with no more than 20 (usually 12–18) stout setae (fig. 6, 5). Two pairs of inner setae of ST9 on caudal margin rarely reached the base of PY. The total number of setae of ST9 is less always (fig. 11, 14). Europe, Asia.]. *C. campestris* Linnaeus, 1758.
- 87 (86). Наружные отростки в верхней трети слабее изогнуты. Число шилообразных щетинок каудального тергита горба обычно больше 20. Внутренние щетинки заднего края 9-го тергита заходят за основание пигопода. Общее количество щетинок 9-го тергита в среднем больше. Горные луга Кавказа.
 [MH less curved in upper third. CT5 with more than 20 stout setae usually. Inner setae of ST9 on caudal margin almost reached middle of PY. The total number of setae of ST9 is more always. Alpine meadows of Caucasus.] *C. desertorum* Dejean, 1825.
- 88 (79). Средний зубец внутренних отростков горба короткий, почти в 3–4 раза меньше боковых щетинок. Переднеспинка коричневая с лёгким медно-фиолетовым блеском, голова обычно темнее. Боковые углы переднеспинки светлее, желтовато-коричневые.

- [Central spine of IH short, its length almost in 3–4 times less than lateral setae. PN brown with a light copper-violet luster. The head usually darkened. PNa yellowish-brown.]
- 89 (90). Средние отростки горба с 2–3 слегка смешёнными щетинками, причём верхняя щетинка короче и толще (рис. 7, 1). Длина средних отростков почти в 3,5 раза больше их ширины у основания. Ширина переднеспинки в 1,8–1,9 раза больше длины, а её боковые углы очень широкие (рис. 4, 6). Вершина пигопода с 11–12 щетинками дорсально (рис. 12, 8). Центральная Азия.
 [MH with 2–3 slightly displaced setae and upper setae shorter and thicker (fig. 7, 1). CT5 almost in 3.5 times more width dasally. Width of PN in 1.8–1.9 times more the length. PNa are very wide (fig. 4, 6). The tip of PYwith 11–12 stout setae dorsally (fig. 12, 8). Kazakhstan, Central Asia.] *C. lacteola* Pallas, 1776.
- 90 (89). Средние отростки горба с 3–4 тонкими щетинками, расположеными в ряд и направленными наружу (рис. 6, 13, 14, 16). Длина средних отростков в 3,8–4,0 раза больше их ширины у основания (рис. 3, 7, 15, 16). Ширина переднеспинки в 1,6–1,7 раза больше длины, а её боковые углы уже. Вершина пигопода с 10 щетинками дорсально (рис. 11, 8–13).
 [MH with 3–4 thin setae, which arranged in a row and directed outward (fig. 6, 13, 14, 16). The length of MH in 3.8–4.0 times more as its width basally (fig. 3, 7, 15, 16). Width of PN in 1.6–1.7 times more than length and PNA narrower. The tip of PYwith 10 stout setae (fig. 11, 8–13).] Genus *Calomera* Motschulsky, 1862.
- 91 (92). Ширина переднеспинки меньше 3,2 мм (III возраст). Вершины средних отростков горба почти достигают переднего края апикального тергита горба (рис. 6, 13). На каждой половине переднеспинки 12–20 щетинок (рис. 3, 7). Последние сегменты брюшка — рис. 11, 12, 13. Кавказ, Центральная Азия.
 [Width of PN less than 3.2 mm (III instar). The tips of MH almost reached anterior margin of AT5 (fig. 6, 13). PN1 with 12–20 setae (fig. 3, 7). The last abdominal segments — fig. 11, 12, 13.] *C. fischeri* M. F. Adams, 1817.
- 92 (91). Ширина переднеспинки больше 3,2 мм. Вершины средних отростков горба достигают середины апикального тергита.
 [Width of PN more 3.2 mm (III instar). The tips of MH reached the middle of AT5.]
- 93 (94). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 3 (редко 4) щетинок каждая (рис. 11, 10, 11). Тип гипоплейрита — I. Апикальный и каудальный тергиты горба почти соприкасаются по внутреннему краю (рис. 6, 16). На каждой половине переднеспинки более 20 щетинок (рис. 3, 15). Кавказ, Центральная Азия.
 [ST9 with 2 groups of 3 (rarely 4) setae on caudal margin (fig. 11, 10, 11). Type I of HY. AT5 and CT5 almost in contact on inner margin (fig. 6, 16). PN1 with more than 20 setae (fig. 3, 15).] *C. sturmi* Ménétrier, 1832.
- 94 (93). Задний край 9-го стернита брюшка с двумя группами из 4 щетинок каждая (рис. 11, 9). Тип гипоплейрита — II. На каждой половине переднеспинки 8–12 щетинок (рис. 3, 16). Апикальный и каудальный тергиты горба широко разделены (рис. 6, 14).
 [ST9 with 2 groups of 4 setae on caudal margin (fig. 11, 9). Type II of HY. PN1 with 8–12 setae (fig. 3, 16). AT5 and CT5 widely separated (fig. 6, 14).] *C. littoralis* Fabricius, 1787.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность Э. Арнлту (Высшая школа, г. Бернбург, ФРГ), Ф. Кассоля (Италия) и В. Г. Шиленкову (Иркутский государственный университет, г. Иркутск) за совместные исследования на паритетных началах и предоставление обширного материала. Глубокую благодарность автор приносит М. А. Нестерову (г. Киев, Украина) за переданные многочисленные сборы из Казахстана и Дальнего Востока. Хочу выразить искреннюю признательность за ценные советы и разнообразную помошь в подготовке данной работы К. В. Макарову, А. В. Маталину (Московский педагогический университет, г. Москва, Россия), И. А. Белоусову (ВИЗР, г. С.-Петербург, Россия) и Б. М. Катаеву (ЗИН РАН, г. С.-Петербург, Россия). Особая благодарность коллегам — И. И. Кабаку (ВИЗР, г. С.-Петербург, Россия), Ю. Ю. Третьякову (Никопольский городской эколого-натуралистический центр, г. Никополь, Украина) и В. К. Односуму (Институт зоологии НАН Украины, г. Киев, Украина) за совместные экспедиции, где был собран значительный материал по личинкам жуков-скакунов. Значительную признательность автор приносит Й. Пробсту (г. Вена, Австрия) за материал из Центральной Европы, а также К. Шонманну (Природоведческий музей, г. Вена, Австрия) и Г. Церхе (Германский Энтомологический Институт, г. Эберсвальд, ФРГ) за возможность обработки ряда коллекций жуков-скакунов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М. С., Шарова И. Х.* Личинки жуков-скакунов Cicindelidae // Зоол. журн. — 1954. — 33, № 3. — С. 598–615.
- Гиляров М. С., Шарова И. Х.* Семейство Cicindelidae — скакуны // Определитель обитающих в почве личинок насекомых / Под ред. М. С. Гилярова. — М. : Наука, 1964. — С. 105–111.
- Долин В. Г.* Значение личиночных признаков и жилкования крыльев в систематике Elateroidea (Coleoptera) // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Докл. 52-го ежегод. чтения (1 апреля 1999 г.). — СПб. : Изд-во ЗИН РАН, 2000. — 50 с.
- Макаров К. В.* Концепция хетома личинок в эволюционной систематике жужелиц (Coleoptera, Carabidae) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : Б. и., 1997. — 48 с.
- Макаров К. В.* Признаки хетотаксии в эволюционной морфологии личинок жужелиц // Рус. энтомол. журн. — 2002. — 11, № 1. — С. 23–34.
- Маталин А. В.* Таксономический статус и подвидовая структура Cicindela altaica (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. — 1999. — 78, № 4. — С. 549–560.
- Пучков А. В.* Личинки жуков-скакунов подродов Lophyridia, Eugrapha, Cylindera (Coleoptera, Carabidae) юго-запада европейской части СССР // Вестн. зоологии. — 1990. — № 4. — С. 12–18.
- Пучков А. В.* Личинки жуков скакунов (Coleoptera, Carabidae) группы Cicindela sylvatica европейской части СССР // Зоол. журн. — 1991 а. — 70, № 5. — С. 149–151.
- Пучков А. В.* Значимость и вариабельность некоторых таксономических признаков личинок скакунов (Coleoptera, Carabidae: Cicindela) // Сб. докл. XII Междунар. симпоз. энтомофауны Средней Европы. — Киев : Наук. думка, 1991 б. — С. 303–306.
- Пучков А. В.* Личинки жуков скакунов (Coleoptera, Carabidae) Русской равнины и Кавказа // Зоол. журн. — 1993. — 72, № 7. — С. 52–62.
- Пучков А. В.* Личинка жука скакуна Cylindera (Eugrapha) elisae Motsch., 1859 (Coleoptera, Cicindelidae) и характеристика личиночных признаков подрода // Рус. энтомол. журн. — 2001. — 10, № 3. — С. 323–326.
- Пучков А. В.* Использование признаков личинок в систематике жуков скакунов (Coleoptera, Cicindelidae) // Тез. докл. XII съезда Рус. энтомол. об-ва. СПб. (19–24 августа 2002 г.). — СПб. : Изд-во ЗИН РАН, 2002. — С. 298.
- Пучков О. В.* Личинки жуків-стрибуунів (Coleoptera, Cicindelidae) світової фауни і загальний огляд підтриби Cicindelina Палеарктики. — Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Київ, 2003. — 42 с.
- Пучков А. В.* Таксономическая структура и географическое распространение жуков-скакунов подтрибы Cicindelina (Coleoptera, Cicindelidae) Палеарктики // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. — 2004/2005. — 11, вып. 3–4. — С. 37–44.
- Пучков А. В.* Сравнительная систематическая ценность морфологических признаков личинок жуков-скакунов (Coleoptera, Cicindelidae) // Тези доп. наук. ентом. конф. (15–19 серпня 2005 р., м. Львів). — Львів, 2005. — С. 175–176.
- Пучков А. В.* Особенности классификации подтрибы Cicindelina (Coleoptera, Cicindelidae) Палеарктики на основе морфологии их личинок // Тез. Междунар. науч. конф. «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (С.-Петербург, 16–20 мая 2011 г.). — СПб., 2011. — С. 134.
- Пучков А. В., Шиленков В. Г.* Личинка жука скакуна Cicindela asiatica Aud. et Brulle (Coleoptera, Carabidae) // Вестн. зоологии. — 1992. — № 2. — С. 71–73.
- Шарова И. Х.* Семейство Cicindelidae — скакуны // Определитель обитающих в почве личинок насекомых / Под ред. М. С. Гилярова. — М. : Наука, 1964. — С. 105–111.
- Arndt E.* Laufkäferlarven als Gegenstand phylogenetischer Untersuchungen // Entomol. Nachrichten und Berichte. — 1989. — 33, N 6. — S. 255–260.
- Arndt E.* Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // Stuttgarter Beitr. Natur. Ser. A. — 1993. — 488. — S. 1–56.
- Arndt E.* Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval characters // Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga) / Eds G. E. Ball, A. Casale, A. Vigna Taglianti. — Torino : Atti Museo Regional. Sci. Natur., 1998. — P. 171–190.
- Arndt E., Putchkov A.* Description of larvae of the tiger beetle genera Lophyra, Haprodera and Neolaphyra (Coleoptera: Cicindelidae) from Africa // Europ. J. Entomol. — 1994. — 91. — P. 407–418.
- Arndt E., Putchkov A.* Phylogenetic Investigation of Cicindelidae (Insecta: Coleoptera) using larval morphological characters // Zool. Anz. — 1996/1997. — 235. — P. 231–241.
- Beutel R. G.* Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on characters of the larval head // Systematic Entomol. — 1993. — 18, N 2. — P. 127–147.
- Beutel R. G., Haas A.* Phylogenetic analysis of larval and adult characters of Adephaga (Coleoptera) using cladistic computer programs // Entomol. Scandinavica. — 1996. — 27. — P. 197–205.
- Bousquet Y., Goulet H.* Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adephaga) // Canad. J. Zool. — 1984. — 62. — P. 573–588.
- Bousquet Y., Smetana A.* The tribe Opisthiini (Coleoptera, Carabidae): description of the larvae, note on habitat and brief discussion on its relationships // J. N. Y. Entomol. Soc. — 1991. — 99, N 1. —

- P. 104–114.
- Carroll S. S., Pearson D. L.* The effects of scale and sample size of on the accuracy of spatial predictions of tiger beetle (Cicindelidae) species richness // *Ecography*. — 1998. — **21**. — P. 401–414.
- Cassola F., Pearson D. L.* Global patterns of tiger beetle species richness (Coleoptera: Cicindelidae): their use in conservation planning // *Biol. Conservation*. — 2000. — **95**. — P. 197–208.
- Cekalovic K., Reyes S. M.* Description de la larva de Cicindela (Plectographa) gormari (Reed, 1871) (Coleoptera, Cicindelidae) // Bol. Soc. Biol. Concepcion, Chile. — 1985. — **56**. — P. 225–229.
- Cole B. J.* Growth ratios in holometabolous and hemimetabolous insects // *Ann. entomol. Soc. America*. — 1980. — N 73. — P. 489–491.
- Emden van F. J.* Die larven der Cicindelinae, I. Einleitendes und Alocosternale Phyle // *Tijdschr. Entomol.* — 1935. — **78**, N 1–2. — S. 174–183.
- Emden van F. J.* The taxonomic significance of the characters of immature insects // *Ann. Rev. Entomol.* — 1957. — **2**. — P. 91–106.
- Ghilarov M. S.* Die Bedeutung von larvenmerkmalen für die phylogenetische Systematik der Insekten // Ber. 10. Wandervers. Dt. Entomologen in Dresden, Dt. Akad. Landwirtschaftswiss. — Berlin, 1969. — S. 37–54.
- Goulet H.* Contributions of characters of larvae to systematics of Carabidae // Carabid beetles: their evolution, natural history and classification / Eds T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead. — Hague. — 1979 a. — P. 205–208.
- Goulet H.* Contributions of characters of larvae to systematics of Carabidae // Carabid beetles: their evolution, natural history and classification / Eds T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead. — Hague. — 1979 b. — P. 485–505.
- Hamilton C. C.* Studies on the morphology, taxonomy and ecology og the larvae of Holarctic tiger beetles (family Cicindelidae) // Proc. U. S. Natur. Mus. — 1925. — **65**, N 17. — P. 1–87.
- Horn W.* Carabidae, Cicindelinae // Coleopterorum Catalogus / Ed. W. Junk, S. Schenkling. — 1926. — 345 p.
- Hori M.* The biology and population dynamics of the tiger beetle Cicindela japonica (Thunberg) // *Physiol. Ecol. Japan*. — 1982. — N 19. — P. 77–212.
- Hurka K.* Über larven von Cicindelidae und Carabidae aus Nepal // Khumbu Himal. — 1970. — **3**, N 3. — S. 462–466.
- Klausnitzer B.* Larvalsystematik Kontra Imaginalsystematik // Tagungsber. Symp. über Frinstar n zur Systematik und Evolution der Insekten. Univ. Passau. — 1988. — S. 6–18.
- Knisley C. B., Pearson D. L.* Biosystematics of larval tiger beetles of the sulphur springs valley, Arizona. Descriptions of species and a review of larval characters for Cicindela (Coleoptera, Cicindelidae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. — 1984. — **110**, N 4. — P. 465–551.
- Kurosa J.* Carabidae // Illustrated insects larvae of Japan. — Tokyo : The Hokuryukan Co LTD, 1959. — P. 396–415. — Japan.
- Leffler S. R.* Tiger beetle of the Pacific Northwest (Coleoptera, Cicindelidae): Ph. D. Dissertation Univ. of Wash. — Sietl, 1979 — 731 p.
- Matalin A. V.* The tiger-beetles of “hybrida” — species group (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae). III. A taxonomic review of the Iberian Cicindela lagunensis Gautier, 1872 complex // Graellsia. — 1998. — N 54. — P. 75–96.
- Matalin A. V.* The tiger-beetles of the ‘hybrida’ species-group. II. A taxonomic review of subspecies in Cicindela sahlbergii Fischer von Waldheim, 1824 (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) // Advanced in Carabidology: Papers dedicated to the memory of professor Oleg L. Kryzhanovskij. — Krasnodar : MUISO Publ., 1999. — P. 13–55.
- Putchkov A. V.* Significance and variability of certain taxonomic feutures of tiger beetle larvae (Coleoptera, Carabidae, Cicindela) // XII Intern. symp. über Entomofaunistik Mitteleuropa. (Kyiv, 25–30 Sept. 1988. Kurz. der vortrinstar). — Kyiv, 1988. — S. 135.
- Putchkov A. V.* State-of-art and world perspectives of studies on tiger beetle larvae (Coleoptera, Carabidae, Cicindela) / Carabid beetles: Ecology and Evolution. ser. Entomologica. Vol. 51 / Eds K. Desender et al. — Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publishers, 1994. — P. 51–54.
- Putchkov A. V.* Description of larva of the Cicindela (s. str.) gemmata (Coleoptera: Cicindelidae) from Russian Far East // Acta Soc. Zool. Bohem. — 1996. — N 60. — P. 447–449.
- Putchkov A. V.* Description of the larva of Thopeutica clara (Schaum, 1860) (Coleoptera, Cicindelidae) // Z. Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomol. — 1997. — N 49. — S. 45–47.
- Putchkov A. V., Arndt E.* Preliminary list and key of known tiger beetle larvae (Coleoptera, Cicindelidae) of the world // Bul. Soc. Entomol. Suisse. — 1994. — **67**. — P. 411–420.
- Putchkov A. V., Cassola F.* The larvae of tiger beetles from Central Asia (Coleoptera, Cicindelidae) // Bull. Mus. civ. St. nat. Verona. — 1994. — **18**. — P. 11–45.
- Putchkov A. V., Cassola F.* Tiger Beetles deserve separate family status in suborder Adephaga (Coleoptera, Cicindelidae) // Bull. De la Soc. Entomol. De France. — 2005. — **110**, № 3. — P. 281–293.
- Putchkov A. V., I-Shin Wu, Chi-Feng Lee.* Larval description of the tiger betle Cosmodela batesi (Fleutiaux, 1893) (Carabidae: Cicindelinae) // The Coleopterologists Bulletin. — 2008. — **2**, N 2. — P. 197–201.
- Putchkov A. V., Matalin A. V.* Subfamily Cicindelinae / Catalogue of Palearctic Coleoptera. Vol. 1.

- Archostemata — Myxophaga — Adephaga / Eds I. Lobl, A. Smetana. — Stenstrup : Apollo Books, 2003. — P. 99–118.
- Putchkov A. V., Schilenkov V. G.* Description of larva of *Cicindela* (s. str.) *coerulea mitida* (Coleoptera: Cicindelidae) // Acta Soc. Zool. Bohem. — 1996. — N 60. — P. 451–453.
- Rivalier É.* Démembrement du genre *Cicindela* Linné. (Travail préliminaire limité à la faune paléarctique) // Rev. Franz. Entomol. — 1950. — 17. — P. 217–244.
- Rivalier É.* Démembrement du genre *Cicindela* L. (suite) (1). IV. Faune Indomalaise // Rev. Franz. Entomol. — 1961. — 28. — P. 121–149.
- Rivalier É.* Rémarques sur la Tribu des Cicindelini (Col. Cicindelidae) et sa subdivision en sous-tribus // Nouvelle Rev. Entomol. — 1971. — 1. — P. 135–143.
- Rodríguez I. P., Pearson D. L., Barrera R. R.* A test for the Adequacy of bioindicator taxa: are tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forests in Venezuela? // Biological Conservation. — 1998. — 83, N 1. — P. 69–76.
- Serrano A. R. M.* Description of the larvae of two tiger beetles species: *Cephalota* (s. str.) *hispanica* (Gory, 1833) and *Cephalota* (*Taenidia*) *litorea goudotii* (Dejean, 1829), (Coleoptera, Cicindelidae) // Bol. Soc. Portuguesa Entomol. — 1985. — Suppl. 1. — P. 201–216.
- Serrano A. R. M.* Description of the larvae of *Myriochile melancholica* (Fabricius, 1798) (Coleoptera, Cicindelidae) // Bol. Soc. Portuguesa Entomol. — 1987. — 3, N 87. — P. 1–13.
- Serrano A. R. M.* Os Cicindelídeos (Coleoptera, Cicindelidae) da região de Castro Marim-Vila Real de Santo António: biossistêmica, cinogenética e ecologia. — Lisboa : Univ. Lisboa, Faculdade de Ciências, 1990. — 620 p.
- Serrano A. R. M.* Description and natural history of tiger beetles larvae (Coleoptera: Cicindelidae) from Castro Marim-Vila de Santo António region (Algarve, Portugal) // Arquivos do MusSTBocade. — 1995. — 2, N 33. — P. 555–606.
- Viedma M. G., Nelson M. L.* Significance of the morphological characters used in higher level of natural classification of Coleoptera larvae // Entomol. News. — 1976. — 87. — P. 249–255.
- Wiesner J.* Verzeichnis der Sandlaufkäfer der Welt. — Keltern : Verlag Erna Baner, 1992. — 364 S.

ДЛЯ ЗАМЕТОК