

УДК 595.768.12

ПОДВИДЫ *CHRYSOLINA LIMBATA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2011 г. А. О. Беньковский, М. Я. Орлова-Беньковская

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail bienkowski@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2010 г.

Изучение 1492 экз. *Ch. limbata* (Fabricius 1775) со всего ареала показало, что вид делится на шесть подвидов. Номинативный подвид широко распространен в Западной Европе, за исключением Апеннинского п-ва, на севере и юге европейской части России, в Крыму, на Большом Кавказе, на севере Казахстана и юге Западной Сибири; подвид *discipennis* (Ménétriés 1848) – на юго-востоке европейской части России и в западном Казахстане; *hochhuthii* (Suffrian 1851) – на юге Восточной Сибири, в восточном Казахстане, в Монголии и северном Китае; *luigionii* (Depoli 1936) – в Апеннинах, Альпах, в Герцеговине и на средиземноморском побережье Франции; *russiella* ssp. n. – в зоне широколиственных лесов, лесостепной и степной зонах европейской части России и Украины; *volodi* ssp. n. – в высокогорных районах Малого Кавказа и восточной Турции. Установлена новая синонимия: подвид *Ch. limbata findelii* (Suffrian 1851) является младшим синонимом *Ch. limbata limbata*.

Ключевые слова: жуки-листоеды, Chrysomelidae, *Chrysolina limbata*, подвиды.

Мы продолжаем ревизию подрода *Zeugotaenia* Motschulsky 1860 рода *Chrysolina* Motschulsky 1860, начатую в предыдущем сообщении (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2011). Типовой вид подрода, *Chrysolina limbata*, обладает ярко выраженной, но недостаточно изученной географической изменчивостью (Warchałowski, 1993; Kirpenberg, Döberl, 1994), что нашло отражение в целом ряде описанных внутривидовых форм. Изучение литературы показало, что мнения о таксономическом статусе этих форм различаются у разных авторов.

В предыдущем сообщении дан диагноз подрода и проведен анализ номенклатурных типов номинальных таксонов. Настоящая статья посвящена изучению внутривидовой структуры *Ch. limbata*.

МАТЕРИАЛ

Изучено 1687 экз. из подрода *Zeugotaenia* рода *Chrysolina*: 748 самцов и 744 самки *Ch. limbata* (табл. 1), 107 самцов и 88 самок *Ch. jensiseiensis*. Материалы предоставлены коллегами, собраны авторами, а также получены из следующих учреждений: ЗГГ – заповедник “Галичья гора”, Липецкая обл., ЗИН – Зоологический институт РАН, С.-Петербург; ЗМД – Зоологический музей, Дрезден; ЗММУ – Зоологический музей МГУ, Москва; ЗМУХ – Зоологический музей университета, Хельсинки; ИЗУГ – Институт зоологии университета им. Мартина-Лютера, Галле; МГУ – Биологический факультет МГУ, Москва;

МЕИВ – Музей естественной истории, Вена; МЕИУГ – Музей естественной истории университета им. Гумбольта, Берлин; МПГУ – Московский педагогический государственный университет, Москва; МПЗФ – Музей природы им. Зенкенберга, Франкфурт-на-Майне; МУ – Мордовский государственный университет, Саранск; МФТ – Музей Фердинанда провинции Тироль, Инсбрук; НМП – Национальный музей, Прага; НЭИ – Немецкий энтомологический институт, Мюнхенберг; ПГУ – Пензенский государственный университет, Пенза; УЗМК – Университетский зоологический музей, Копенгаген.

Голотипы описываемых в статье новых подвидов передаются в ЗИН, паратипы в ЗИН, ЗММУ, МГУ, НЭИ, МФТ, ЗМД, ПГУ, ЗГГ, МПГУ, МУ, а также в коллекции Л.Н. Медведева (КМ) и первого автора (КБ).

МЕТОДЫ

Определение видовой принадлежности

Наилучший признак, отличающий *Ch. limbata* от вида-двойника *Ch. jensiseiensis* (Breit 1920), – это строение эдеагуса самца (Медведев, Охрименко, 1991). Поэтому все имеющиеся у нас самцы были препарированы.

Обнаружено, что в сериях *Ch. limbata* экземпляры могут различаться длиной задних крыльев. У полнокрылых особей крылья широкие, в расправленном состоянии длиннее надкрылий, у короткокрылых – редуцированные, узкие, доходят только до вершины брюшка. Промежуточных ва-

Таблица 1. *Ch. limbata*. Изученный материал

Подвид	Число экземпляров			Число местонахождений		
	в сериях	единичных	всего	серий	единичных экз.	всего
<i>russiella</i>	78	20	98	8	17	25
<i>limbata</i>	445	144	589	37	92	129
<i>volodi</i>	33	2	35	4	2	6
<i>luigionii</i>	37	2	39	3	1	4
<i>hochhuthii</i>	359	29	388	22	20	42
<i>discipennis</i>	138	14	152	7	6	13
Смешанные серии						
<i>limbata</i> и <i>russiella</i>	23	0	23	4	0	4
<i>russiella</i> и <i>discipennis</i>	24	0	24	3	0	3
<i>limbata</i> и <i>discipennis</i>	7	0	7	1	0	1
Не удалось определить	19	118	137	2	64	65
Всего	1163	329	1492	91	202	292

Примечание. Экземпляры считаются единичными, если в серии менее четырех особей или все особи одного пола.

риантов не найдено. У *Ch. jennisseiensis* все экземпляры имеют редуцированные крылья. Этот признак был использован для определения единичных самок.

Ch. jennisseiensis отмечен в Восточной Сибири, Монголии, на Кавказе и в европейской части России (Медведев, Охрименко, 1991). Указание из европейской части основано на единственном самце с этикеткой "Тамбов 12 VII 23". Мы изучили этот экземпляр. Этикетка представляется нам недостоверной. По оформлению она совпадает с этикетками экземпляров, собранных в разные десятилетия в разных регионах. Вероятно, она была изготовлена при массовом этикетировании старых сборов. Среди 648 изученных нами экземпляров подрода *Zeugotaenia* из Европы, в том числе из европейской части России, не обнаружено ни одного самца *Ch. jennisseiensis*.

Итак, мы относили к *Ch. limbata* следующие группы экземпляров: самцов (по строению эдегуса) и собранных одновременно с ними самок, всех самок с нормально развитыми крыльями или происходящих из регионов, где *Ch. jennisseiensis* не встречается.

Отличительные признаки географических форм *Ch. limbata*

Мы изучили все признаки, по которым ранее были описаны внутривидовые формы *Ch. limbata*. Не обнаружено географических различий по размеру тела, степени выпуклости надкрылий (отношение высоты надкрылья к его длине), выраженности точечных рядов надкрылий, глубине бокового вдавления переднеспинки. В то же время мы

выявили девять признаков с яркой географической изменчивостью (табл. 2): два метрических, три качественных со спектром состояний и четыре качественных с альтернативной изменчивостью.

1) Метрические признаки: отношение ширины красной каймы у основания надкрылья к длине надкрылья и отношение ширины каймы у основания надкрылья к ширине боковой каймы надкрылья. Измерения выполнены под биноклярным микроскопом при помощи окуляр-микрометра. Схема промеров дана на рис. 1. Длину надкрылья мы измеряли от переднего угла щитка до вершины надкрылья, ширину каймы на основании надкрылья — по третьему от шва ряду точек (не считая укороченного прищиткового ряда), ширину боковой каймы надкрылья вместе с эпиплеврами — напротив заднего тазика.

2) Качественные признаки со спектром состояний: оттенок металлического блеска надкрылий, форма вершины эдегуса, размер пунктировки переднеспинки. Оценка каждого из этих трех признаков у всех особей проводилась путем сравнения с набором контрольных экземпляров, представляющим спектр изменчивости.

Распределение особей одной серии по цветам приблизительно соответствует нормальному. Каждому оттенку был присвоен численный показатель: бронзовый — 1, зеленый — 2, синий — 3, фиолетовый — 4. Среднее арифметическое этих показателей в пределах серии или подвида — численная характеристика металлической окраски.

Форма вершины эдегуса самца значительно варьирует в пределах серий (рис. 2). Мы выделяем пять состояний, каждому из которых приписыва-

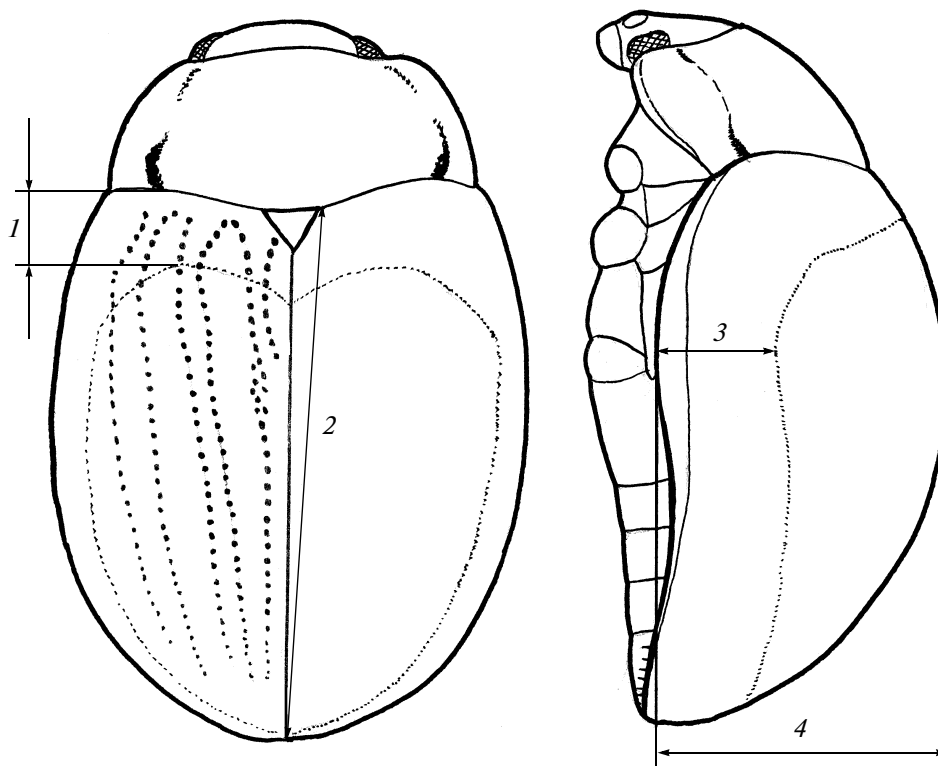


Рис. 1. Схема промеров: 1 – ширина красной каймы у основания надкрылья, 2 – длина надкрылья, 3 – ширина боковой каймы надкрылья, 4 – высота надкрылья.

ем численный показатель: 1 – очень короткая, 2 – короткая, 3 – средней длины, 4 – длинная, 5 – очень длинная.

Мы выделяем также пять состояний для пунктировки диска переднеспинки: мелкая (около 20 мкм), средняя (30 мкм), умеренно крупная (40 мкм), крупная (50 мкм) и очень крупная (60 мкм).

3) Качественные признаки с альтернативной изменчивостью: доля особей с черными надкрыльями (лишенными металлического блеска), доля полнокрылых особей, доля особей с выпуклым (не вогнутым) у основания боковым краем переднеспинки, доля особей с наибольшей шириной переднеспинки на ее основании (не у середины).

Для уменьшения влияния субъективного фактора все экземпляры обработаны одним оператором по единой методике.

Метод комплексных признаков

Внутривидовая структура *Ch. limbata* настолько сложна, что ее оказалось невозможно изучить без применения количественных методов. При предварительном просмотре материала выявлены географические различия. Однако изменчивость всех признаков носит у этого вида трансгрессивный характер, т.е. по каждому отдельному при-

знаку пределы изменчивости в сериях из разных регионов перекрываются.

Чтобы очертить морфологические границы подвидов, мы применили метод комплексных признаков, который давно зарекомендовал себя при изучении разных групп животных и растений (Филипченко, 1978; Любищев, 1982). Наша работа включала два этапа: 1) выделение географических форм по методу попарного сравнения серий и 2) проверка подвидового ранга выделенных форм.

1) Метод попарного сравнения серий.

Мы сравнили каждую серию с каждой по совокупности девяти перечисленных выше признаков. Серии соответствует точка в многомерном координатном пространстве признаков, где по первой оси отложено среднее значение первого признака, по второй – второго и т.д. Показатель различия двух серий (D) – это квадрат расстояния между двумя точками (сериями) в таком пространстве:

$$D = \frac{(M_{a1} - M_{a2})^2}{\sigma_{a1}^2 + \sigma_{a2}^2} + \frac{(M_{b1} - M_{b2})^2}{\sigma_{b1}^2 + \sigma_{b2}^2} + \dots + \frac{(M_{i1} - M_{i2})^2}{\sigma_{i1}^2 + \sigma_{i2}^2},$$

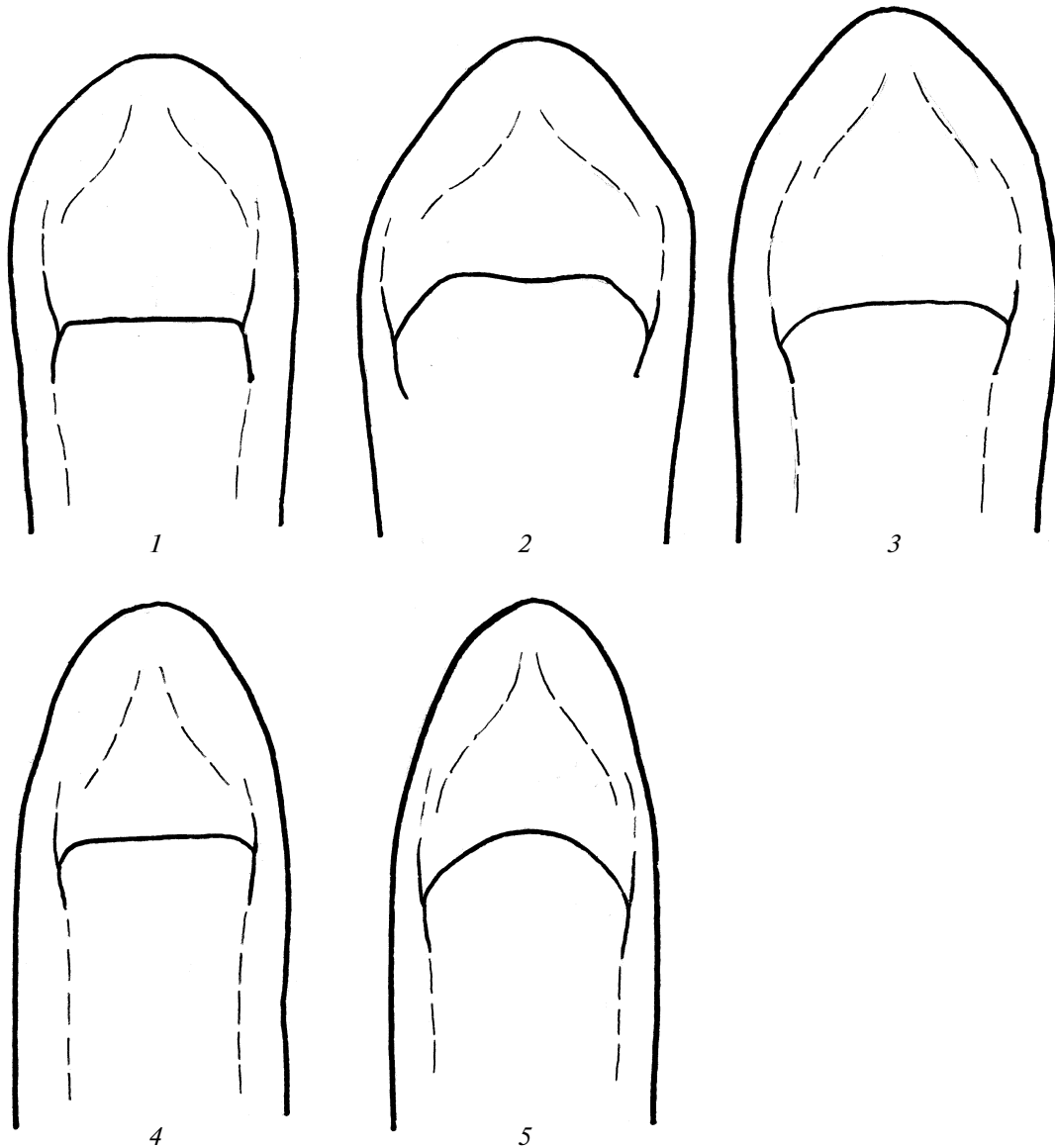


Рис. 2. Изменчивость вершины эдеагуса: 1 – очень короткая, 2 – короткая, 3 – средней длины, 4 – длинная, 5 – очень длинная.

где M_{a1} и M_{a2} – средние значения признака a в первой и второй сериях соответственно, а σ_{a1}^2 и σ_{a2}^2 – дисперсии этого признака в первой и второй сериях, M_{b1} , M_{b2} , σ_{b1}^2 и σ_{b2}^2 – средние значения и дисперсии признака b и т.д. Каждое слагаемое формулы показывает различие двух сравниваемых серий по одному признаку.

Дисперсия (σ^2) для метрических признаков и качественных признаков со спектром состояний равна сумме квадратов отклонений от среднего, деленной на число особей минус один:

$$\sigma^2 = \frac{(V_1 - M)^2 + (V_2 - M)^2 + \dots + (V_n - M)^2}{(n - 1)},$$

где V_1 – значение признака у первой особи, V_2 – у второй, и т.д., M – среднее значение признака в серии, n – число особей в серии.

Для качественных признаков с альтернативной изменчивостью дисперсия вычисляется иначе:

$$\sigma^2 = pq/(p + q)^2,$$

где p – число особей с одним состоянием признака (например, полнокрылых), q – число особей с альтернативным состоянием (например, короткокрылых) в данной серии.

Таблица 2. Отличительные признаки подвидов *Chrysolina limbata*

Диагностические признаки	Генеральная совокупность	<i>Ch. limbata russiella</i>	<i>Ch. limbata limbata</i>	<i>Ch. limbata volodi</i>	<i>Ch. limbata luigionii</i>	<i>Ch. limbata hochhuthii</i>	<i>Ch. limbata discipennis</i>
Метрические признаки							
Ширина каймы у осн. ндкр./дл. ндкр.	Все особи	0.101 ± 0.006 (0.028–0.167)	0.157 ± 0.004 (0.070–0.309)	0.198 ± 0.008 (0.147–0.240)	0.156 ± 0.007 (0.106–0.191)	0.272 ± 0.004 (0.164–0.384)	0.317 ± 0.005 (0.177–0.398)
Ширина каймы у осн. ндкр./шир. бок. каймы	Все особи	0.670 ± 0.038 (0.273–1.167)	0.818 ± 0.015 (0.375–1.250)	0.875 ± 0.035 (0.586–1.100)	0.741 ± 0.024 (0.588–0.875)	1.048 ± 0.012 (0.684–1.476)	1.043 ± 0.016 (0.649–1.310)
Качественные признаки со спектром состояний							
Отенок металлического блеска ндкр.	Цветные особи	1.00 ± 0.00	1.94 ± 0.08	2.89 ± 0.13	3.25 ± 0.80	3.00 ± 0.06	3.64 ± 0.09
бронзовый (1)		100	34	0	0	2	0
зеленый (2)		0	40	11	0	7	1
синий (3)		0	25	89	75	80	33
фиолетовый (4)		0	1	0	25	11	66
Форма вершины эдеагуса	Самцы	2.00 ± 0.34	2.60 ± 0.11	4.24 ± 0.27	3.85 ± 0.35	3.41 ± 0.12	2.16 ± 0.20
очень короткая (1)		22	13	0	0	1	21
короткая (2)		56	31	0	5	17	42
средняя (3)		22	42	10	20	26	37
длинная (4)		0	12	57	60	50	0
очень длинная (5)		0	2	33	15	6	0
Пунктировка прсп.	Все особи	2.08 ± 0.14	2.10 ± 0.08	1.64 ± 0.26	1.46 ± 0.20	2.35 ± 0.09	2.15 ± 0.14
мелкая (1)		13	25	52	60	14	22
средняя (2)		67	47	33	35	46	47
умеренно крупная (3)		19	23	15	5	31	25
крупная (4)		1	5	0	0	8	5
очень крупная (5)		0	0	0	0	1	1
Признаки с альтернативной изменчивостью							
Окраска ндкр. черная (нет металл. блеска)	Все особи	5 ± 5	18 ± 4	15 ± 13	89 ± 10	24 ± 5	14 ± 6
Крылья полные (не укорочены)	Самки	61 ± 25	20 ± 5	0 ± 0	0 ± 0	16 ± 6	91 ± 7
Крылья полные (не укорочены)	Самцы	37 ± 24	9 ± 4	0 ± 0	0 ± 0	2 ± 2	62 ± 13
Край прсп. у основания выпуклый (не вогнутый)	Все особи	75 ± 10	79 ± 4	94 ± 8	70 ± 15	59 ± 5	77 ± 7
Наиб. ширина прсп. на основании (не посередине)	Все особи	67 ± 11	55 ± 5	39 ± 17	78 ± 14	72 ± 14	49 ± 14

Примечание. Доверительный уровень: 95%. Прсп. – переднеспинка; ндкр. – надкрылья.

Для метрических признаков приведены средние значения и пределы изменчивости (в скобках).

Если качественный признак имеет спектр состояний, то каждому из них приписан численный показатель (в скобках), приведены усредненные значения этих показателей с доверительными интервалами и доли особей (%) с разными состояниями признака.

Для признаков с альтернативной изменчивостью указаны средние доли (%) особей с одним состоянием признака и доверительные интервалы.

Во всех регионах полнокрылых самок оказалось больше, чем самцов. Поэтому долю полнокрылых особей определяли отдельно для каждого пола. При подсчете этого признака не была учтена серия, собранная в полосе приборя Волги (41 полнокрылая самка), так как, вероятно, попали в воду и были выброшены на берег только летающие жуки. Не найдено ни одной другой серии, в которой бы все экземпляры были полнокрылыми.

Метод комплексных признаков позволяет всего одним числом (D) охарактеризовать различие между двумя сериями по всем девяти признакам. Таким способом можно сравнивать даже небольшие серии. Филипченко (1978) отмечает: чем больше признаков использовано при сравнении серий, тем меньше экземпляров в сериях достаточно для достоверного результата, так как случайные отклонения “сглаживают” друг друга. Различия серий по каждому из признаков были нами нормированы, т.е. в формулу включено не абсолютное значение квадрата разности средних, а его отношение к сумме дисперсий у двух сравниваемых серий по данному признаку. Благодаря нормированию все признаки приобретают одинаковую значимость, т.е. различие по каждому из них вносит одинаковый вклад в итоговый показатель различия двух серий.

Мы вычислили показатель различия по всему комплексу признаков для каждой пары серий. При этом рассмотрены только внутренне однородные серии, в которых было не менее четырех экземпляров, причем обоих полов (83 серии, всего 1108 экз.). Мы не использовали единичные экземпляры, чтобы отличить географическую изменчивость от индивидуальной. Также не учитывали серии, в пределах которых был большой разброс по ширине каймы у основания надкрылий (8 серий, всего 54 экз.), так как неоднородные материалы могут происходить из зоны интерградации подвидов.

Вычисленные показатели различия были использованы для классификации серий на географические формы. Для этого применен графический метод. На диаграмме каждая серия обозначена значком (см. ниже). Затем этот значок соединен линиями с двумя значками, обозначающими две серии, при сравнении с которыми показатель различия (D) был наименьшим.

2) Проверка подвидового ранга выделенных форм.

Подвидовому рангу соответствует различие географических форм, при котором не более 25% особей, происходящих из ареала данного подвида, определяются как другой подвид (Симпсон, 2006). Чтобы проверить, отвечают ли этому критерию выделенные нами формы, мы протестировали каждый экземпляр, т.е. определили, к какой из форм он наиболее близок.

Тестирование проводилось аналогично сравнению серий методом комплексных признаков (Филипченко, 1978). Экземпляр считался ближе к той форме, от которой его отличие по комплексу признаков было наименьшим.

Показатель отличия особи от географической формы по комплексу признаков равен сумме показателей ее отличия по отдельным признакам:

$$d = \frac{(V_a - M_a)^2}{\sigma_a^2} + \frac{(V_b - M_b)^2}{\sigma_b^2} + \dots + \frac{(V_i - M_i)^2}{\sigma_i^2},$$

где V_a , V_b и т.д. — значения признаков a , b и т.д. у особи, M_a , M_b и т.д. — средние значения признаков a , b и т.д. в пределах формы, σ_a^2 , σ_b^2 и т.д. — дисперсии признаков в пределах формы.

Металлически окрашенные самцы были протестированы по всем девяти признакам. Для самок, естественно, не использовался признак строения эдеагуса, а для черных особей обоих полов — оттенок металлического блеска.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Географические формы, их подвидовой статус

В результате попарного сравнения серий мы выделили шесть географических форм (рис. 3, 4, 5). Серии в пределах каждой формы по комплексу признаков значительно ближе друг к другу, чем к сериям, относящимся к другим формам, т.е. показатель различия между сериями одной географической формы меньше, чем между любой серией из этой формы и любой серией, относящейся к другой форме (рис. 5). В табл. 3 указаны средние показатели различия серий в пределах каждой формы и между формами.

Две серии (15 экз. из “Томской губернии” и 4 экз. из Тувы) не удалось отнести ни к одной из форм, так как по комплексу признаков они сильно уклоняются от всех. В то же время, мы воздерживаемся от выделения еще двух форм ввиду отсутствия точного местонахождения первой серии и малочисленности второй.

В результате тестирования всех экземпляров было установлено, что большинство из них по комплексу признаков морфологически близки именно к той форме, из ареала которой происходят (табл. 4). Следовательно, все шесть географических форм — подвиды.

Зоны интерградации подвидов

В Московской обл., Молдавии и Харьковской обл., т.е. в районах, где соприкасаются ареалы *Ch. limbata russiella* и *Ch. limbata limbata*, обнаружены смешанные серии (рис. 3). В них есть как особи, по морфологии четко соответствующие обоим

Таблица 3. Средние показатели различия при попарном сравнении серий в пределах подвидов и между подвидами

Подвид	<i>russiella</i>	<i>limbata</i>	<i>volodi</i>	<i>luigioni</i>	<i>hochhuthii</i>	<i>discipennis</i>
<i>russiella</i>	2.9	12.7	31.6	21.8	46.6	62.3
<i>limbata</i>		6.7	10.1	9.6	19.3	30.4
<i>volodi</i>			1.2	7.7	23.1	18.9
<i>luigionii</i>				3.2	23.1	37.4
<i>hochhuthi</i>					4.5	9.0
<i>discipennis</i>						1.7

Таблица 4. Результаты тестирования особей

Особь из ареала подвида	Число особей	Доля (%) особей, по комплексу признаков соответствующих подвиду					
		<i>russiella</i>	<i>limbata</i>	<i>volodi</i>	<i>luigionii</i>	<i>hochhuthii</i>	<i>discipennis</i>
<i>russiella</i>	78	87.8	12.2	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>limbata</i>	445	4.6	73.1	3.9	6.9	10.6	0.9
<i>volodi</i>	33	0.0	21.2	63.6	3.1	12.1	0.0
<i>luigionii</i>	37	0.0	10.8	5.4	83.8	0.0	0.0
<i>hochhuthii</i>	359	0.0	2.0	2.5	0.3	81.9	13.3
<i>discipennis</i>	138	0.0	0.0	0.0	0.0	6.1	93.9

Примечание. Для подсчета использованы только особи из выборок, включающих не менее 4 экз.

подвидам, так и экземпляры с промежуточными признаками.

В западном Казахстане (Уральск, Актюбинск, Джаныбек) на границе подвидов *russiella* и *discipennis* и в Волгоградской обл. на границе подвидов *limbata* и *discipennis* в одних и тех же пунктах найдены особи, соответствующие по морфологии этим географически смежным подвидам, а экземпляры с промежуточными признаками нет. Повидимому, в пограничных районах подвид *discipennis* не скрещивается ни с *russiella*, ни с *limbata*, т.е. ведет себя как отдельный вид. Тем не менее мы выделяем *discipennis* в качестве самостоятельного вида, так как он морфологически довольно близок к подвиду *hochhuthii*, распространенному в Монголии и Восточной Сибири, а тот в свою очередь — к подвиду *limbata*. Кроме того, различие между *Ch. limbata discipennis* и другими подвидами меньше, чем между близкими видами рода *Chrysolina*.

Определение единичных экземпляров

Определение подвидовой принадлежности единичных экземпляров крайне затруднено ввиду широких пределов индивидуальной изменчивости. Мы относили единичные экземпляры к определенному подвиду при одновременном соблюдении двух условий: 1) по методу комплексных признаков экземпляр был отнесен к данному подвиду (определение проводилось так же, как

тестирование экземпляров из серий), и 2) он происходил из ареала этого подвида. Данные о местонахождениях таких экземпляров нанесены на карту (рис. 3 и 4).

Обзор подвидов

В дифференциальные диагнозы подвидов мы включили только наиболее важные статистически достоверные различия.

Chrysolina limbata limbata (Fabricius 1775)

Chrysolina limbata Fabricius 1775: 101.

Chrysolina limbifera Küster 1846: 91.

Chrysolina findelii Suffrian 1851: 70, syn. n.

Chrysolina limbata kavani Bechyné 1950: 170.

М а т е р и а л. *Chrysolina limbata* Fabricius: неотип 1 ♂ — Англия, УЗМК. *Chrysolina limbifera* Küster: неотип 1 ♂ — Кавказ, МФТ. *Chrysolina findelii* Suffrian: лектотип 1 ♀ — Хорватия, Fiume, ЗМД. *Chrysolina limbata kavani* Bechyné: синтип 1 ♂ — Словакия, Rarbock, НМП. Кроме того, изучены: 302 ♀♀ и 283 ♂♂ — Франция, Германия, Австрия, Польша, Литва, Беларусь, Балканские государства, Болгария, Молдавия, Румыния, Словакия, Украина (в том числе Крым), Азербайджан, Грузия, Турция, Казахстан, Россия: север средней полосы европейской части, юг европейской части, Северный Кавказ, Западная Сибирь.

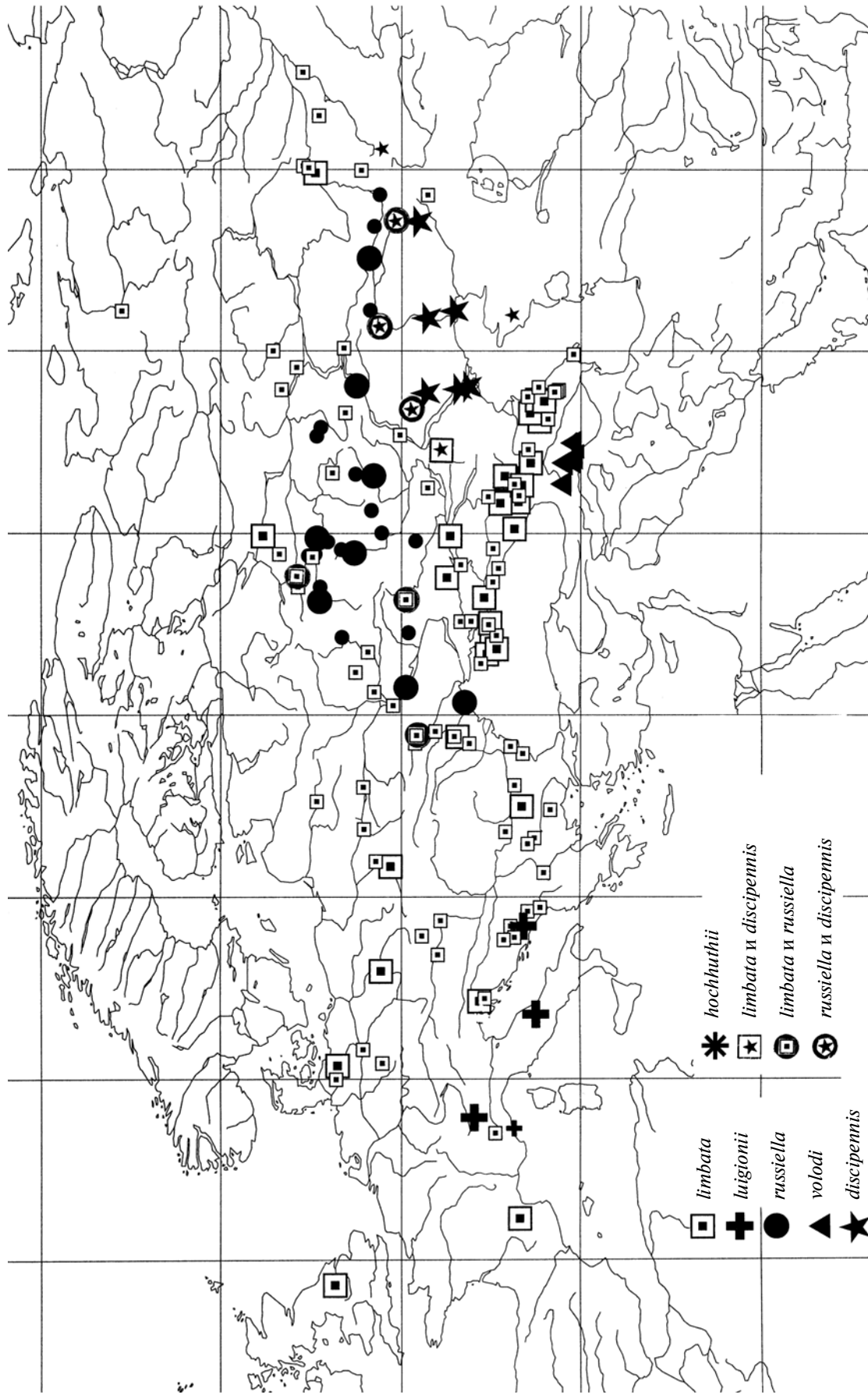


Рис. 3. Распространение подвидов *Ch. limbata* в Европе. Крупными значками обозначены местонахождения серий, мелкими — единичных особей.

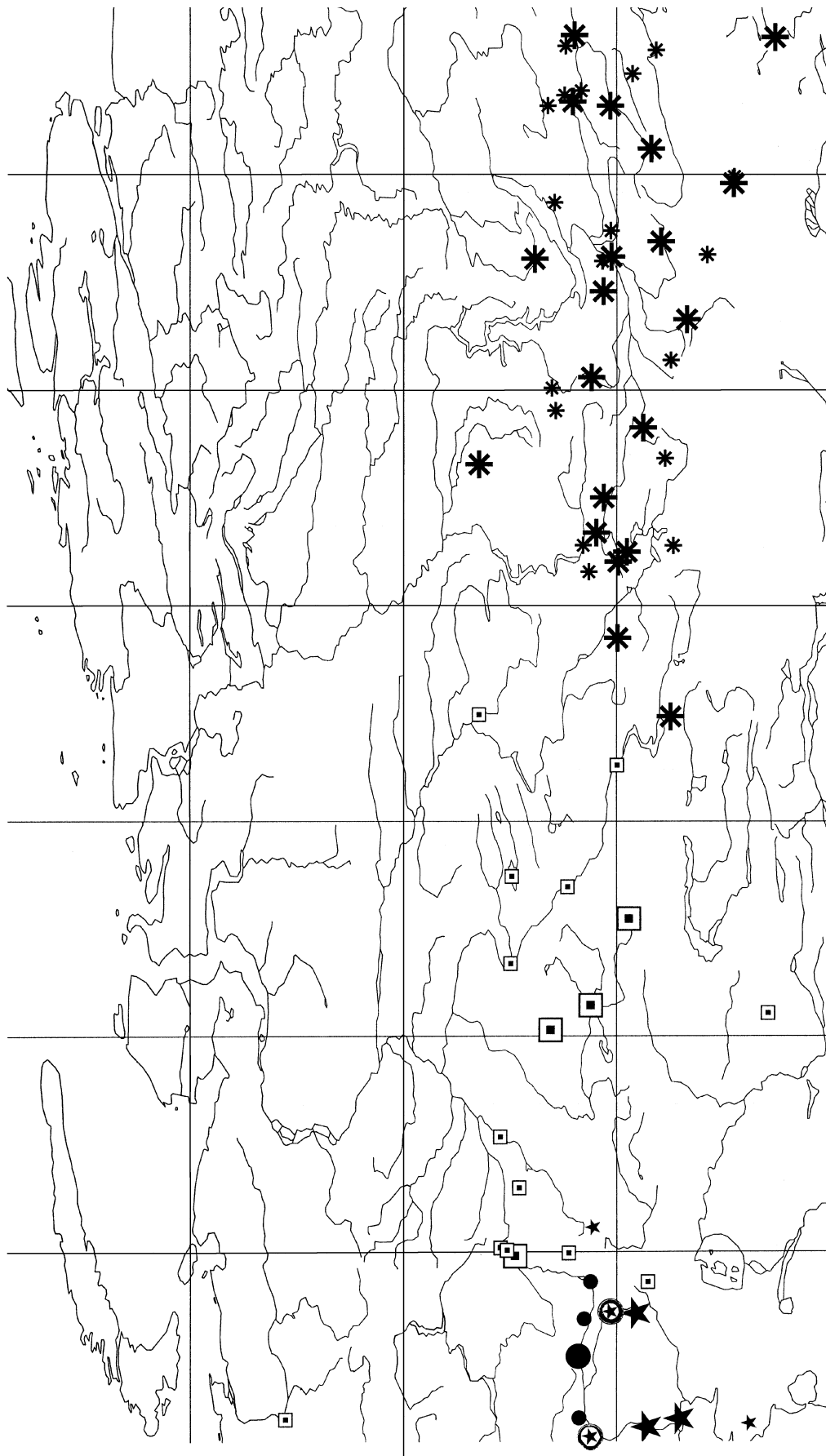


Рис. 4. Распространение подвидов *Ch. limbata* в Азии. Условные обозначения как на рис. 3.

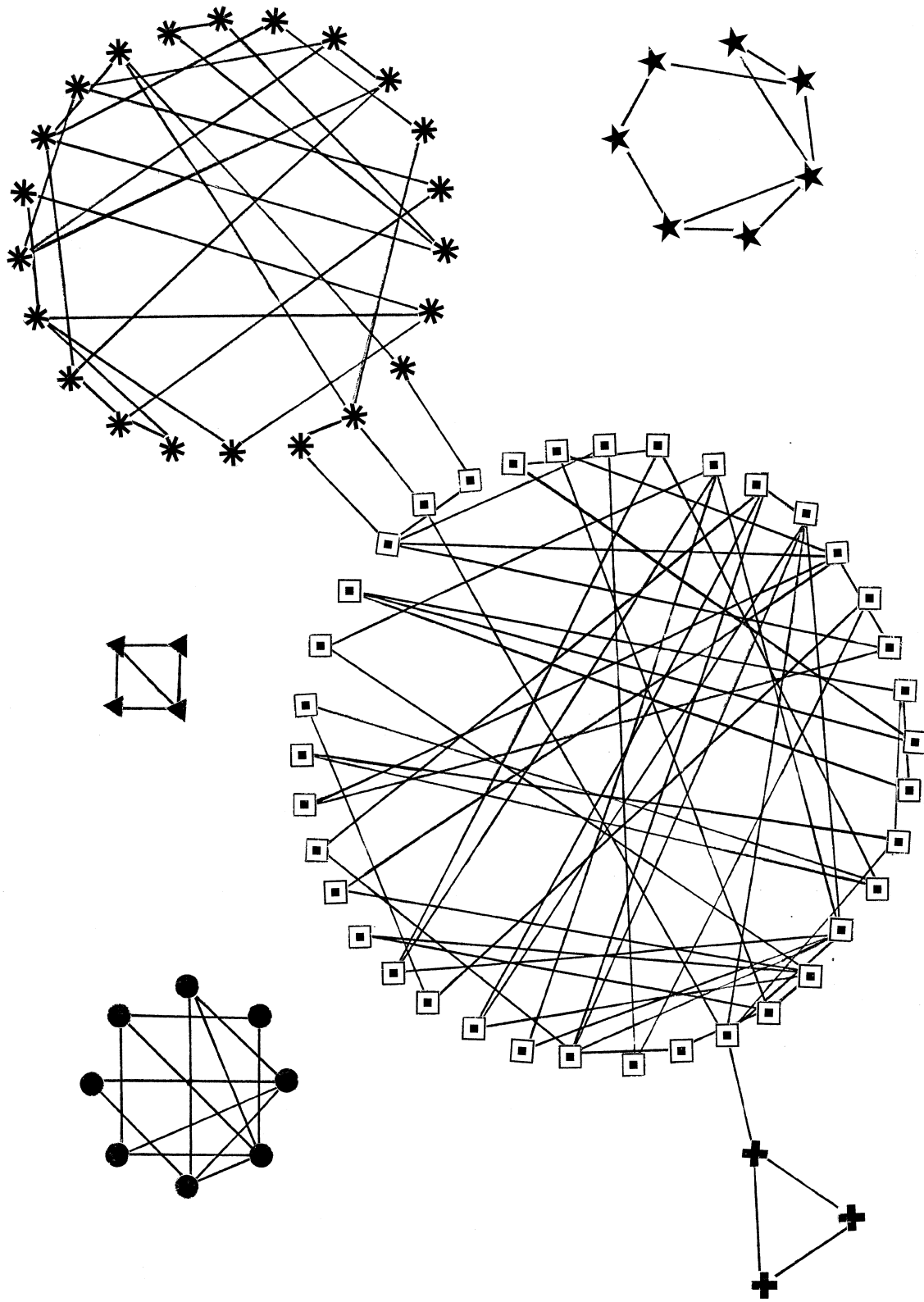


Рис. 5. Графический анализ результатов попарного сравнения серий. Каждая серия обозначена тем же значком, что и ее местонахождение на карте (рис. 3, 4). От каждой серии проведены линии к тем двум сериям, от которых она менее всего отличается по комплексу признаков.

Таблица 5. Географическая изменчивость металлической окраски надкрылий у *Ch. limbata limbata*

Регион	Доля (%) особей с металлическим блеском	Доли (%) особей с разными оттенками среди металлически блестящих			
		бронзовые	зеленые	синие	фиолетовые
Северная Европа	89.7	80.8	7.7	9.6	1.9
Большой Кавказ	87.1	59.3	15.7	25.0	0.0
Южная Европа	90.9	26.7	36.7	36.6	0.0
Крым	82.6	3.3	78.0	18.7	0.0
Казахстан	62.9	8.7	8.7	43.5	39.1

Примечание. Преобладающие оттенки металлического блеска подчеркнуты.

Дифференциальный диагноз (табл. 2). Ширина каймы у основания надкрылий составляет около 0.16 от длины надкрылья, т.е. значительно больше, чем у *Ch. limbata russiella* (0.10) и значительно меньше, чем у *Ch. limbata volodi* (0.20), *Ch. limbata hochhuthii* (0.27) и *Ch. limbata discipennis* (0.32). Среднее отношение ширины каймы у основания надкрылий к ширине боковой каймы составляет около 0.8, т.е. достоверно больше, чем у *Ch. limbata russiella* (0.7), и достоверно меньше, чем у *Ch. limbata hochhuthii* (1.0) и *Ch. limbata discipennis* (1.0). Вершина эдеагуса в большинстве случаев средняя или короткая, в то время как у *Ch. limbata volodi*, *Ch. limbata luigionii* и *Ch. limbata hochhuthii* большинство экземпляров имеют длинную или очень длинную вершину. Доля особей с черными надкрыльями без металлического блеска составляет менее четверти, т.е. значительно меньше, чем у подвида *luigionii*. Около 20% самок и 10% самцов имеют полностью развитые крылья. По этому признаку номинативный подвид надежно отличается с одной стороны от *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii*, у которых полнокрылые особи вообще не встречаются, с другой – от *Ch. limbata discipennis* и *Ch. limbata russiella*, у которых полнокрылые особи составляют большинство.

Распространение (рис. 3 и 4). Подвид широко распространен в западной, центральной и южной Европе, за исключением Апеннинского п-ва. Далее на восток ареал резко делится на две части: южную и северную. Южная часть ареала включает Крым, Ростовскую обл. и российский Кавказ, а северная – север средней полосы европейской части России (зона смешанных лесов и южная граница тайги), далее на восток тянется узкой полосой по северу Казахстана и югу Западной Сибири до Оби.

В северной и восточной частях ареала *Ch. limbata limbata* обитает преимущественно в долинах больших рек: Эльба, Висла, верхнее течение Дуная, Днепр, Волга, Клязьма, Кама, Тобол, Ишим, Иртыш, Обь. В южной части ареала характер ландшафтного распространения противоположный. *Ch. limbata limbata* водится преимущественно

но в горах (Пиренеи, Альпы, Апеннины, Балканы, Карпаты, Крым, Кавказ) и практически не встречается в речных долинах и низменностях.

Цветовые формы. *Ch. limbata limbata* – широко распространенный и довольно неоднородный подвид. Из табл. 3 видно, что средний показатель различия между сериями в его пределах выше, чем у других подвидов. Можно ли считать его единым подвидом? Чтобы ответить на этот вопрос, мы сравнили друг с другом совокупности всех особей этого подвида из пяти регионов: северной Европы (включая европейскую часть России), южной Европы, Крыма, Кавказа и Казахстана. Оказалось, что достоверные различия есть только по оттенку металлического блеска (табл. 5). На севере Европы и на Кавказе преобладает бронзовый оттенок, на юге Европы – зеленый и синий, в Крыму – зеленый, в Казахстане – синий и фиолетовый. Таким образом, по цвету жуки из северной Европы четко отличаются от жуков из Казахстана: в Европе 88.5% экземпляров бронзовые и зеленые, а в Казахстане 82% – синие и фиолетовые. Однако, по нашему мнению, одного этого признака недостаточно для выделения подвида. Кроме того, популяции из других регионов занимают по цвету промежуточное положение.

З а м е ч а н и я. *Ch. limbifera* описан с “Кавказа и из южной России”. По первоописанию (Küster, 1846), отличается от *limbata* черно-синей окраской с зеленым оттенком, более удлинненным телом, более узкой переднеспинкой (вдвое шире своей длины), более мелкой пунктировкой переднеспинки и более узкой красной каймой надкрылий. Неотип по своей морфологии соответствует изученным нами другим материалам с Большого Кавказа. Мы не обнаружили достоверных различий экземпляров с Большого Кавказа и из северной Европы ни по одному признаку. Поэтому мы подтверждаем правильность синонимии *limbifera* и номинативного подвида (Warchałowski, 1993).

Ch. findelii описан из южной Австрии и п-ва Истрия. По первоописанию (Suffrian, 1851), *findelii* отличается от *limbata* большей длиной тела, черной окраской, формой переднеспинки, ее более мелкой пунктировкой и более слабым боковым

вдавлением у основания, а также более грубой пунктировкой надкрылий. Мы изучили лектотип, а также 3 самца и 2 самки из типового нахождения (Истрия). Эта серия экземпляров по комплексу признаков принадлежит к номинативному подвиду. Таким образом, *Ch. findelii* – новый младший синоним *Ch. limbata limbata*.

Ch. limbata kavani был описан из Словакии. По первоописанию (Vechyné, 1950), отличается от номинативного подвида черно-синей окраской тела, матовой переднеспинкой, более широкой красной каймой на основании надкрылий. Изученный нами типовой экземпляр действительно имеет синий оттенок металлической окраски. По нашим данным, синий оттенок надкрылий встречается примерно у 10% особей из северной и 37% особей из южной Европы. По остальным признакам, включая ширину каймы надкрылий, синтип также укладывается в пределы изменчивости *Ch. limbata limbata*. Тем самым мы подтверждаем синонимию *kavani* и номинативного подвида (Barabás, 1977).

Chrysolina limbata discipennis (Ménétriés 1848)

Chrysolina discipennis Ménétriés 1848: 268.

М а т е р и а л. Лектотип 1 ♀ с этикетками: “Lehmann in itinere ad Bokhoram” [Леман в путешествии в Бухару], “Menetr.”, “Coll Mannerh.”, “Discipennis Falderm.”, ЗМУХ; паралектотипы с этикетками: “type”, “Turcm.”, “*Zeugotaenia discipennis* Turcm. D. Kirg. Fald.”, 1 ♀, ЗММУ; “*Chr. discipennis* Fald. – Lehmann”, 1 ♀, ЗИН. Дополнительный материал: 61 ♂♂, 91 ♀♀ из западного Казахстана и с юго-востока европейской части России (Астраханская и Оренбургская обл.).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з (табл. 2). Красная кайма у основания надкрылий гораздо шире, чем у всех остальных подвигов: в среднем 0.32 от длины надкрылья. Кайма вдоль бокового края надкрылий имеет такую же ширину, как у основания; этот признак надежно отличает данный подвид от подвигов *russiella*, *limbata*, *luigionii* и *volodi*, у которых кайма сбоку шире, чем у основания. Среди особей, имеющих металлический блеск, две трети фиолетовые. У всех остальных подвигов фиолетовые особи встречаются значительно реже или вообще отсутствуют. Вершина эдеагуса у большинства самцов короткая или очень короткая. Экземпляров с длинной или очень длинной вершиной не найдено. Форма эдеагуса надежно отличает данный подвид от подвигов *hochhuthii*, *volodi* и *luigionii*, у которых преобладает длинная и очень длинная вершина. Пунктировка переднеспинки обычно средней величины или умеренно крупная. Особей с мелкой пунктировкой 22%, в то время как у подвигов *volodi* и *luigionii* их более половины. Черных особей без ме-

таллического блеска 10–20%, т.е. значительно меньше, чем у *Ch. limbata luigionii*. Большинство экземпляров полнокрылые; по этому признаку данный подвид легко отличить от *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata hochhuthii* (у которых полнокрылых особей мало) и от *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii* (полнокрылых особей у них не бывает).

Р а с п р о с т р а н е н и е (рис. 3). Подвид приурочен к полупустынной и пустынной зонам юго-востока европейской части России и западного Казахстана. В пустынной зоне найден только в долинах больших рек: Волги и Урала.

Chrysolina limbata hochhuthii (Suffrian 1851)

Chrysolina hochhuthii Suffrian 1851: 72.

М а т е р и а л. Лектотип: 1 ♂: Байкал, ИЗУГ. Дополнительный материал: 151 ♀♀, 236 ♂♂ из Восточной Сибири, восточного Казахстана, Монголии, северного Китая.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з (табл. 2). Ширина красной каймы у основания надкрылья составляет в среднем около 0.27 от длины надкрылья, т.е. больше, чем у подвигов *russiella* (0.10), *limbata* (0.16), *luigionii* (0.16) и *volodi* (0.20), но меньше, чем у *discipennis* (0.32). Ширина каймы у основания надкрылья равна ширине боковой каймы; это отличает данный подвид от *Ch. limbata russiella*, *Ch. limbata limbata*, *Ch. limbata luigionii* и *Ch. limbata volodi*, у которых кайма у основания надкрылий уже, чем сбоку. Металлическая окраска у большинства экземпляров синяя, в то время как у *Ch. limbata discipennis* преобладают фиолетовые особи, у *Ch. limbata limbata* – бронзовые и зеленые, а у *Ch. limbata russiella* все особи бронзовые. Доля самцов с длинной или очень длинной вершиной эдеагуса составляет 56%, т.е. существенно меньше, чем у *Ch. limbata volodi* (90%) и существенно больше, чем у *Ch. limbata limbata* (14%). А у подвигов *russiella* и *discipennis* вершина эдеагуса вообще не бывает ни длинной, ни очень длинной. Пунктировка переднеспинки обычно средней величины или умеренно крупная. Особей с мелкой пунктировкой всего 14%, в то время как у *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii* их более 50%. Черных особей без металлического блеска 24%, т.е. значительно меньше, чем у *Ch. limbata luigionii* (около 90%) и больше, чем у *Ch. limbata russiella* (менее 10%). В отличие от *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii* у *Ch. limbata hochhuthii* встречаются полнокрылые особи. Однако их немного: не более 4% самцов и не более 20% самок, т.е. существенно меньше, чем у подвигов *russiella* и *discipennis*, у которых полнокрылые особи составляют большинство.

Р а с п р о с т р а н е н и е (рис. 4). Горные районы юга Восточной Сибири, восточного Казахстана, Монголии и северного Китая, в том числе до-

лины горных рек. В Монголии жуков собирали на *Artemisia* sp. и *Thymus* sp. (Медведев, Воронова, 1979), а личинок первого возраста — на *Artemisia frigida* (Зайцев, 1982).

З а м е ч а н и я. Изученный типовой экзemplяр *Ch. hochhuthii*, — крылатый самец с очень широкой каймой у основания надкрылий. Особи с таким сочетанием признаков редки в Восточной Сибири и Монголии. Значительно чаще они встречаются в Прикаспийском регионе. Поэтому по методу комплексных признаков типовой экзemplяр *hochhuthii* формально ближе к подвиду *discipennis*, чем к подвиду, обитающему в Монголии и Вост. Сибири. Однако типовой экзemplяр не обязательно должен обладать “типичными” для данного подвида признаками. Важно то, что в Моголии и Восточной Сибири подобные ему экзemplяры встречаются. Значит у типowego экзemplяра редкое, но возможное для данного подвида сочетание признаков.

Chrysolina limbata luigionii (Depoli 1936)

Chrysolina limbata luigionii Depoli 1936: 139.

М а т е р и а л. Топотипы: 7 ♀♀, 12 ♂♂ — Италия, Abruzzo, Gran Sasso. Дополнительный материал: 2 ♀♀, 2 ♂♂ — перевал Монте-Роза на границе Швейцарии и Италии; 8 ♀♀, 6 ♂♂ — Герцеговина, хр. Беласица; 2 ♂♂ — Франция, Ницца.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з (табл. 2). Ширина красной каймы у основания надкрылья составляет в среднем около 0.16 от длины надкрылья, т.е. больше, чем у подвида *russiella* (0.10) и меньше, чем у *volodi* (0.20), *hochhuthii* (0.27) и *discipennis* (0.32). Среднее отношение ширины каймы у основания надкрылий к ширине боковой каймы — около 0.7, т.е. меньше, чем у подвидов *limbata* (0.8), *volodi* (0.9), *hochhuthii* (1.0) и *discipennis* (1.0). 75% самцов имеют длинную или очень длинную вершину эдеагуса, в то время как у *Ch. limbata russiella* и *Ch. limbata discipennis* таких самцов не обнаружено, а у *Ch. limbata limbata* они составляют всего 13%. Большинство особей подвида *luigionii* имеет мелкую пунктировку переднеспинки, а у подвидов *russiella*, *limbata*, *hochhuthii* и *discipennis* преобладает пунктировка средней величины. Подавляющее большинство экзemplяров черные без металлического блеска, а у остальных подвидов доля черных особей не превышает 30%. Все особи *Ch. limbata luigionii* короткокрылые. В сериях *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata hochhuthii* всегда присутствуют в небольшом количестве полнокрылые экзemplяры, а у *Ch. limbata discipennis* и *Ch. limbata russiella* доля полнокрылых особей более половины.

Р а с п р о с т р а н е н и е (рис. 3). Преимущественно горный подвид. Встречается в Апенни-

нах, Альпах, в Герцеговине и на средиземноморском побережье Франции (Ницца).

З а м е ч а н и я. Мы используем для этой формы название “*luigionii*” на основании изучения серии из типового нахождения на Апеннинском п-ве. В юж. Франции и на Балканском п-ве ареал его распространения частично пересекается с ареалом номинативного подвида при сохранении четких морфологических отличий. Переходных форм не найдено.

Интересно, что оба горных подвида — *Ch. limbata luigionii* и *Ch. limbata volodi* — отличаются от всех остальных отсутствием полнокрылых особей. Подобная закономерность прослеживается и в других группах листоедов. Например, особи *Entomoscelis adonidis* (Pallas 1771) обычно имеют развитые крылья, а популяции, обитающие в горах Средней Азии, бескрылы (Lopatin, 1996).

Chrysolina limbata russiella Bieńkowski et Orlova-Bienkowskaja ssp. n.

М а т е р и а л. Голотип 1 ♂: Саратовская обл., западная окраина г. Хвалынский, луговая степь, под *Plantago lanceolata*, 10.VII 2009, А.О. Беньковский, М.Я. Орлова-Беньковская, ЗИН. Паратипы: 41 ♀♀ — Саратовская обл., г. Хвалынский, 12. VII 2009, А.О. Беньковский, М.Я. Орлова-Беньковская, ЗИН, ЗММУ, МГУ, КБ, КМ; 1 ♂ — Саратовская обл., г. Балашов, ЗИН; 2 ♀♀, 3 ♂♂ — там же, А. Селантьев, 9–17.VI 1890, КМ; 2 ♀♀ — “Балашовский уезд”, А. Якобсон, VI 1902, ЗИН; 1 ♀ — Пензенская обл., Тамалинский р-н, с. Никольское, С. Шibaев, 21.VI 2008, ПГУ; 1 ♀, 2 ♂♂ — Липецкая обл., 30 км восточнее г. Елец, Морозова гора, М.Н. Цуриков, 14.VII 2001, Кузнецова, 6.VI 1978, А.О. Беньковский, М.Я. Орлова-Беньковская, 8.VIII 2007, ЗГГ, КБ; 1 ♀ — там же, Галичья гора, Е. Антонова, 13.VII 1964, ЗММУ; 1 ♀ — Липецкая обл., г. Данков, А. Семенов, 10.VII 1912, ЗИН; 1 ♂ — Воронежская обл., “Бобровский уезд, Каменная степь”, Силантьев, 19.V 1898, ЗИН; 1 ♀ — Воронежская обл., “Козловский уезд, с. Горницы”, Надежин, 1867, ЗИН; 1 ♂ — Рязанская обл., “Пронский уезд”, 1883, ЗММУ; 2 ♀♀, 2 ♂♂ — Рязанская обл., ЗИН; 1 ♀ — Московская обл., Ступинский р-н., с. Большое Хорошово, А. Греве, 11.VII 1894, ЗММУ; 1 ♂ — Московская обл., Зарайский р-н, Рыбаков, ЗММУ; 1 ♂ — г. Калуга, 20.VI 1927, МГУ; 1 ♂ — там же, Чернышев, ЗИН; 1 ♀, 3 ♂♂ — там же, Чернышев, 12.V 1913, 20.VI 1913, 5.VI 1911, ЗИН; 1 ♀, 1 ♂ — Брянская обл., с. Бежица, Г. Костылев, 5.VII 1915, 20.VII 1916, ЗММУ; 1 ♂ — Тульская обл., г. Алексин, 19.VI 1913, ЗММУ; 1 ♀ — Мордовия, Чамзинский р-н,

пос. Комсомольский, М.К. Рыжов, VI 2008, МУ; 1 ♀ – Мордовия, Ичалковский р-н, Нац. парк “Смольный”, А.Б. Ручин, 14.VII 2007, МУ; 1 ♂ – г. Оренбург, ЗИН; 1 ♀ – там же, Ганзен, 1892, ЗИН; 3 ♀♀ – там же, Скорняков, ЗММУ; 1 ♂ – Оренбургская обл., Орский р-н, Гончаров, 7.VII 1984, МПГУ; 1 ♀ – Оренбургская обл., р. Ембулатовка, Рудольф, 9.VII 1949, ЗИН; 1 ♀ – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, с. Чалпан, В. Беляева, 2.VI 1952, ЗИН; 1 ♀ – г. Одесса, 24.VI 1960, ЗИН; 1 ♀, 1 ♂ – там же, Д. Знойко, 27.VI 1920, ЗИН; 1 ♂ – там же, Кириченко, 23.VI 1925, ЗИН; 3 ♀♀, 3 ♂♂ Черкасская обл., окрестности г. Канев, Дубровин, IV 1966, МГУ; 1 ♀ – г. Полтава, Боровка, VI 1894, ЗИН; 1 ♀ – там же, В.Н. Родзянко, 10.VII 1893, ЗИН; 1 ♂ – Полтавская обл., г. Лубны, О. Бутович, 31.V 1923, ЗИН; 1 ♂ – Луганская обл., г. Беловодск, К. Арнольди, 3.VII 1953, ЗММУ; 1 ♂ – Черниговская обл., окрестности г. Новгород-Северский, с. Домотканово, 1886, ЗИН.

Дифференциальный диагноз (табл. 2, рис. 6, 1; 6, 2). *Ch. limbata russiella* четко отличается от всех других подвидов благодаря очень малой ширине красной каймы на основании надкрылий (в среднем около 0.1 длины надкрылья). Эта кайма в среднем в полтора раза уже, чем у *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata luigionii* и в 2–3 раза уже, чем у остальных подвидов. Кайма на основании надкрылий значительно уже каймы на боковом крае. Среднее отношение ширины каймы у основания к ширине боковой каймы составляет около 0.7, т.е. достоверно меньше, чем у *Ch. limbata limbata* (0.8), *Ch. limbata volodi* (0.9), *Ch. limbata hochhuthii* (1.0) и *Ch. limbata discipennis* (1.0). Важный признак, резко отличающий *Ch. limbata russiella* от всех подвидов, кроме *Ch. limbata discipennis*, – это большая доля полнокрылых особей: более половины самок и более трети самцов. Для сравнения, у *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata hochhuthii* лишь пятая часть самок и менее десятой части самцов имеют развитые крылья, а у *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii* полнокрылые особи вообще не встречаются. Металлический оттенок окраски всегда бронзовый, в то время как у *Ch. limbata limbata* из северной Европы каждый пятый из металлических окрашенных экземпляров имеет иную окраску, а в других регионах и у других подвидов бронзовая окраска вообще встречается редко. Черные особи без металлического блеска у подвидов *russiella* встречаются крайне редко. По этому признаку подвид *Ch. limbata russiella* достоверно отличается от *Ch. limbata hochhuthii* (около четверти особей черные) и от *Ch. limbata luigionii* (подавляющее большинство особей черные). Вершина эдеагуса у подавляющего большинства самцов короткая или очень короткая, в то время как у

Ch. limbata volodi, *Ch. limbata luigionii* и *Ch. limbata hochhuthii*, наоборот, преобладают длинные и очень длинные варианты, а у *Ch. limbata limbata* вершина эдеагуса чаще всего средней длины. Пунктировка переднеспинки обычно средней величины, мелкая пунктировка встречается лишь в 13% случаев, в то время как у *Ch. limbata volodi* и *Ch. limbata luigionii* более половины особей имеют мелкую пунктировку переднеспинки.

Распространение (рис. 3). Южная половина средней полосы европейской части России: Саратовская, Пензенская, Липецкая, Воронежская, Рязанская, Московская, Калужская, Брянская, Тульская, Оренбургская обл., Мордовия; Украина: Одесская, Черкасская, Черниговская, Полтавская и Луганская обл. Ареал подвида располагается в степной и лесостепной зонах и в зоне широколиственных лесов. Почти все экземпляры собраны в долинах больших рек: Днепр, Дон, Хопёр, Сура, Ока, Волга и Урал. В типовом местонахождении имаго *Ch. limbata russiella* питаются на подорожнике ланцетном (*Plantago lanceolata*) и большом (*P. major*); подтверждено экспериментально в садках.

Chrysolina limbata volodi Bieńkowski
et Orlova-Bienkowskaja ssp. n.

Материал. Голотип ♂ – Армения, хребет Каракатар 2450–2550 м над ур. м., В. Савицкий, М. Савицкий 1.VIII 2000, ЗИН. Паратипы: Армения: 4 ♀♀, 10 ♂♂ – собраны вместе с голотипом, ЗИН, ЗММУ, МГУ, КБ, КМ; 1 ♂ – гора Арагац, 2000 м над ур. м., В. Мурзин, 12.VI 1970, КБ; 6 ♀♀, 1 ♂ – Гукасян, Джавахетский хр., субальпийский пояс выше 2000 м над ур. м., М. Савицкий, 2–5.VII 1997, ЗИН, МГУ, КБ; 1 ♀, 1 ♂ – оз. Севан, 20.VI 1961, КБ; 3 ♂♂ – южный склон Памбакского хребта, окрестности с. Такярлу, М. Савицкий, 21.VI 1997, ЗИН, ЗММУ, МГУ; 1 ♂ – 60 км сев.-вост. Еревана, с. Цахкадзор, 1800–2050 м над ур. м., Н. Муче, 8.VIII 1970, ЗМД; 1 ♂ – “Закавказье, дорога Джала – Зурзун”, под камнем, Троицкий, 1923, ЗММУ; Северо-восточная Турция: 1 ♀, 2 ♂♂ – окрестности г. Карс, “Merdenik, 2300–2600 m, Achtelig, Naumann”, 6.IX, 24.VIII и 3.IX 1965”, НЭИ; 1 ♂ – окрестности г. Карс, “Aygir-göllu: 2200 m, Heinz”, 24.VII 1983, МФТ; 1 ♂ – “Uludağ, 2300–2500 m, H. Kippenberg”, 25.VIII 1960, МФТ.

Дифференциальный диагноз (табл. 2, рис. 6, 3; 6, 4). Ширина красной каймы у основания надкрылья составляет около 0.20 от его длины, т.е. в среднем больше, чем у *Ch. limbata russiella* (0.10), *Ch. limbata limbata* (0.16) и *Ch. limbata luigionii* (0.16), и меньше, чем у *Ch. limbata hochhuthii* (0.27) и *Ch. limbata discipennis* (0.32). Среднее отно-

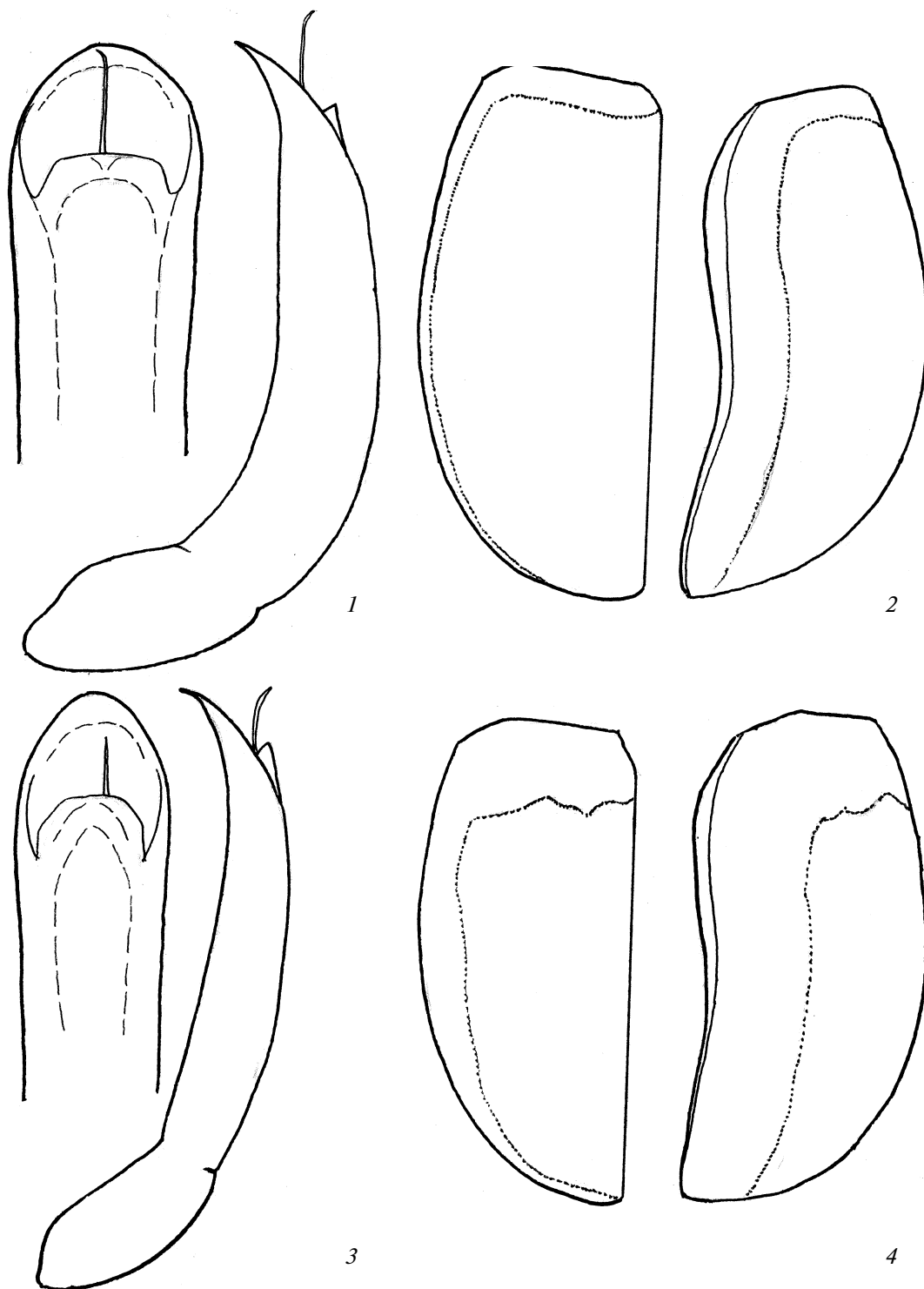


Рис. 6. Детали строения *Chrysolina*: 1–2 – *Ch. limbata russiella*, голотип, самец (1 – эдеагус сверху и сбоку, 2 – левое надкрылье сверху и сбоку); 3–4 – *Ch. limbata volodi*, голотип, самец (3 – эдеагус сверху и сбоку, 4 – надкрылье сверху и сбоку).

шение ширины каймы у основания надкрылий к ширине боковой каймы составляет около 0.9, т.е. больше, чем у *Ch. limbata russiella* (0.7) и *Ch. limbata luigionii* (0.7), и меньше, чем у *Ch. limbata hochhuthii*

(1.0) и *Ch. limbata discipennis* (1.0). Металлическая окраска в большинстве случаев синяя; бронзовых и фиолетовых жуков вообще не обнаружено. Этот признак позволяет надежно отличать подвид от

Ch. limbata limbata из Европы и с Кавказа (большая часть особей бронзовые или зеленые), *Ch. limbata russiella* (все особи бронзовые), и от *Ch. limbata discipennis* (большая часть особей фиолетовые). Девять десятых самцов имеют длинную или очень длинную вершину эдеагуса. По форме эдеагуса подвид резко отличается от *Ch. limbata russiella* и *Ch. limbata discipennis*, у которых эдеагусов с длинной и очень длинной вершиной не обнаружено, а также от *Ch. limbata limbata*, у которого самцы с длинной и очень длинной вершиной эдеагуса составляют всего 14%. Пунктировка переднеспинки в большинстве случаев мелкая, в то время как у подвидов *russiella*, *limbata*, *hochhuthii* и *discipennis* преобладает пунктировка среднего размера. Доля черных особей без металлического блеска составляет менее четверти. По этому признаку данный подвид резко отличается от *Ch. limbata luigionii*. Важное отличие подвида *volodi* от большинства других состоит в том, что все особи короткокрылые. В сериях *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata hochhuthii* всегда присутствует небольшое количество полнокрылых экземпляров, а у *Ch. limbata discipennis* и *Ch. limbata russiella* полнокрылые особи составляют большинство.

Распространение (рис. 3). Высокогорные районы Малого Кавказа и восточной Турции. Субальпийские луга на высотах 1800–2600 м над ур. м.

Замечания. Для подтверждения подвидового статуса этой формы было проведено дополнительное сравнение экземпляров с Малого Кавказа и с Большого Кавказа по комплексу трех признаков: цвет металлической окраски надкрылий, отношение ширины каймы у основания надкрылий к длине надкрылий и форма вершины эдеагуса. Были вычислены средние значения и дисперсии этих признаков отдельно для Большого и Малого Кавказа. Затем каждая особь была протестирована – вычислен ее показатель отличия (см. методы) от этих двух совокупностей особей. Оказалось, что на Большом Кавказе 89.5% особей по комплексу трех признаков определяются как *Ch. limbata limbata*, а на Малом Кавказе 79% особей – как *Ch. limbata volodi*. Таким образом, различия между этими формами превышают 75%, что подтверждает, по критерию Амадона (Симпсон, 2006), подвидовой ранг формы *volodi*. Долина р. Куры, где вид вообще не отмечен, служит четкой географической границей между подвидами *Ch. limbata limbata* и *Ch. limbata volodi*.

Подвид назван в честь В.Ю. Савицкого, собравшего часть типовых экземпляров.

ОБСУЖДЕНИЕ

Подвид – это совокупность популяций, обитающих на обширной территории и морфологически более сходных между собой, чем с популяциями из других регионов. Отличительной чертой

подвида может быть как среднее значение метрического показателя, так и процентное соотношение особей с различными состояниями качественного признака. Например, у *Ch. limbata discipennis* полнокрылых самок около 90%, а у *Ch. limbata limbata* таких около 20%. По развитости крыла мы не можем достоверно судить о подвидовой принадлежности отдельно взятой особи, но статистически достоверная разница в проценте полнокрылых особей, несомненно, различает эти подвиды.

Изучение подвидов *Ch. limbata* наглядно показывает, что географическая изменчивость у листоедов может иметь весьма сложный характер и не выявляется при рассмотрении единичных особей. Достоверные выводы о морфологических отличиях и ареалах подвидов можно получить только путем изучения большого числа серий со всего ареала вида с применением статистических методов обработки результатов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны И. Гаеку (J. Hajek) (НМП), Р.Д. Жантиеву и В.Ю. Савицкому (МГУ), Х. Киппенбергу (H. Kippenberg) (МФТ), Р. Краузе (R. Krause) (ЗМД), К.В. Макарову (МПУ), Г.С. Медведеву, А.К. Чистяковой и С.В. Андреевой (ЗИН), Н.Б. Никитскому и А.А. Гусакову (ЗММУ), И.Г. Прониной (ПГУ), Х. Сильвербергу (H. Silfverberg) (ЗМУХ), А.Ю. Солодовникову (УЗМК), З.А. Тимралееву и А.Б. Ручину (МУ), И. Фришу (J. Frisch) (МЕИУГ), Л. Церхе (L. Zerche) (НЭИ), М.Н. Цурикову (ЗГГ), Х. Шёнману (H. Schönmann) (МЕИВ), К. Шнайдер (K. Schneider) (ИЗУГ), Р. цу Штрассену (R. zu Strassen) и Д. Ковачу (D. Kovac) (МПЗФ) за предоставленную возможность изучить материалы из соответствующих музеев и коллекций, Л.Н. Медведеву, В.Ю. Савицкому, М.Ю. Савицкому и многим другим коллегам, передавшим материал для изучения, С.В. Пушкареву за помощь в составлении карты, сотрудникам Национального парка “Хвалынский” и заповедника “Галичья гора” за возможность проведения исследований и помощь в работе, А.А. Беньковскому за предложенный способ сортировки результатов попарного сравнения серий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я., 2011. Состав подрода *Zeugotaenia* рода *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae, Chrysomelinae) и анализ номенклатурных типов // Зоол. журн. Т. 90. № 2.
- Зайцев Ю.М., 1982. Личинки листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из Монголии // Насекомые Монголии. Вып. 8. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 97–134.

- Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сборник статей. М.: Наука. 279 с.
- Медведев Л.Н., Воронова Н.В., 1979. К фауне листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Монголии, 3 // Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.:Наука, Ленинградское отделение. С. 296–307.
- Медведев Л.Н., Охрименко Н.В., 1991. К познанию жуков-листоедов рода *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) Кавказа // Энтомол. обозр. Т. 70. № 4. С. 866–874.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., 1987. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы – *Rutilus rutilus* (Сурпинidae) из водоемов СССР // Зоол. журн. Т. 66. № 3. С. 393–401.
- Симпсон Дж.Г., 2006. Принципы таксономии животных. Пер. с англ. М.: Товарищество научных изданий КМК. XX + 293 с.
- Филипченко Ю.А., 1978. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М.:Наука. 240 с.
- Barabás L., 1977. Poznámky o niektorých slovenských liskavkách (Col., Chrysomelidae) // Entomol. Problémy (Biol. Pracé). V. 14. P. 9–12.
- Bechyné J., 1950. 7e contribution à la connaissance du genre *Chrysolina* Motsch. (Col. Phytophaga Chrysomelidae) // Ent. Arbeit. Mus. G. Frey. Bd. 1. S. 47–185.
- Kippenberg H., Döberl M., 1994. Familie: Chrysomelidae // Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 3. Supplementband. Krefeld. S. 17–144.
- Küster H.S., 1846. Die Käfer Europa's. Nach der Natur beschrieben von Dr. H.C. Küster. 4 Heft. Nürnberg. 100 × 2 S.
- Lopatin I.K., 1996. High altitude fauna of the Chrysomelidae of Central Asia: biology and biogeography // Chrysomelidae Biology. V. 3. General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publ. P. 3–12.
- Suffrian E., 1851. Zur Kenntniss der Europäischen Chrysomelen // Linn. Ent. V. 5. P. 1–280.
- Warchałowski A., 1993. Chrysomelidae. Stonkowate. III // Fauna Polski. V. 15. Warszawa: Dział wydawnictw MiIZ PAN. 279 p.

SUBSPECIES OF *CHRYSOLINA LIMBATA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

A. O. Bieńkowski, M. Ja. Orlova-Bienkowskaya

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071 Russia

e-mail: bienkowski@yandex.ru

The examination of 1492 specimens of *Ch. limbata* (Fabricius 1775) from the whole area resulted in the identification of six subspecies: *limbata* (West Europe excluding Apennine Peninsula, the Crimea, northern and southern European Russia, the Great Caucasus, northern Kazakhstan, and southern part of Western Siberia), *discipennis* (Ménétriés 1848) (southeastern European Russia, western Kazakhstan), *hochhuthii* (Suffrian 1851) (southern Eastern Siberia, eastern Kazakhstan, Mongolia, northern China), *luigionii* (Depoli 1936) (the Apennines, the Alps, Herzegovina, Mediterranean coast of France); *russiella* ssp. n. (deciduous forests, forest-steppe and steppe of European Russia and Ukraine); *volodi* ssp. n. (high-mountain regions of the Lesser Caucasus and eastern Turkey). *Ch. limbata findelii* (Suffrian 1851) is a new junior synonym of *Ch. limbata limbata*.