

На правах рукописи

НАДЕИН
Константин Сергеевич

ЖУКИ-ЛИСТОЕДЫ РОДА *PSYLLIODES* LATREILLE, 1825
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: GALERUCINAE)
РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2007

Работа выполнена в лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Медведев Глеб Сергеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Сугоняев Евгений Семенович
кандидат биологических наук
Фасулати Сергей Радиевич

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 22 мая 2007 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета № Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

Факс: (812) 328-29-41

E-mail: blaps@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан апреля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Овчинникова О. Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. *Psylliodes* Latreille, 1825 – довольно крупный род жуков-листоедов блошек (Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini), включающий 197 видов, распространенных всесветно. 150 видов известно из Палеарктики, 23 – из Индо-Малайской области, изNearктической области описано 9 видов, из Афротропической – 7, из Австралийской – 6 видов, 2 вида известны из Неотропической области.

Таксономическая структура рода до сих пор оставалась недостаточно разработанной. Изучение рода в систематическом отношении ограничивалось преимущественно описаниями новых таксонов и обзорами отдельных групп видов. Существующая классификация охватывает небольшое число видов Западной Палеарктики и основана на использовании очень небольшого числа признаков.

Слабо изученным является морфологическое строение имаго. Это создает серьезные трудности в разработке классификации рода, а также определении его таксономического положения в трибе Alticini и подсемействе Galerucinae.

Специальных исследований рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, а также Палеарктики не проводилось. Существующие в настоящее время региональные фаунистические списки видов недостаточны полны и некоторые из них устарели. Определительные ключи видов рода, составленные для стран Европы и СНГ, слабо иллюстрированы и основаны на небольшом числе второстепенных признаков.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы состояла в изучении жуков-листоедов рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, а также Палеарктики, поиске и использовании новых признаков для построения и усовершенствования классификации рода и выяснения его систематического положения. В связи с этим были поставлены следующие задачи: 1) изучить морфологию имаго видов рода *Psylliodes* мировой фауны; 2) разработать классификацию рода *Psylliodes*; 3) определить систематическое положение рода *Psylliodes* в трибе Alticini и подсемействе Galerucinae; 4) выявить видовой состав рода *Psylliodes* фауны России и сопредельных стран, а также Палеарктики; 5) провести зоогеографический анализ рода *Psylliodes* фауны Палеарктики, а также выявить особенности фауны России и сопредельных стран; 6) подготовить определительные таблицы и аннотированный список видов рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, а также Палеарктики.

Научная новизна. Впервые составлен список видов рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, являющийся частью аннотированного списка видов Палеарктики, последний значительно переработан в

соответствии с новейшими данными, включает 150 видов; помимо данных по синонимии, распространению и основной литературы, он включает также дифференциальные диагнозы для каждого вида и данные по биологии. Описаны как новые для науки 15 видов и 1 подрод из Палеарктической и Афротропической областей (7 видов с территории России и сопредельных стран), 9 названий видовой группы сведены в синонимы, статус 3 подвидов повышен до видового. Впервые проведены таксономические ревизии 1 подрода и 4 групп видов. Впервые составлены определительные таблицы подродов, групп видов и видов рода по фауне Палеарктики, включающие 118 видов. Впервые изучена морфология рода на основе видов мировой фауны и составлен соответствующий очерк. Впервые разработана классификация рода на основе изучения видов мировой фауны. Рассмотрено и обосновано положение рода в системе подсемейства Galerucinae и трибы Alticini. Проведен зоогеографический анализ видов рода фауны Палеарктики и охарактеризованы особенности видового состава для территории России и сопредельных стран.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные результаты являются основой для составления списков жуков-листоедов Палеарктики, для создания базы данных по биоразнообразию Европы в рамках проекта “Fauna Europea” и каталога жесткокрылых Палеарктики. Определительные таблицы охватывают всю территорию Палеарктики и могут быть использованы для изучения материала с этой территории. Сведения по морфологии имаго могут быть использованы при изучении филогенетических отношений и построения классификации Alticini и Galerucinae.

Публикация и апробация результатов. По теме диссертации опубликованы 4 статьи и тезисы 3 докладов, 6 статей находятся в печати. Основные положения диссертации докладывались и обсуждались на научной конференции “Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях” (Симферополь, 2002), энтомологической конференции “Общая и прикладная энтомология в Украине” (Львов, 2005), отчетной сессии Зоологического института РАН (С.-Петербург, 2006).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, состоящего из 276 названий, в том числе 210 работ на иностранных языках, и приложения, содержащего аннотированный список видов, определительные таблицы подродов, групп видов и видов рода, список изученных родов, а также иллюстрации. Работа изложена на 375 страницах машинописного текста (из них 147 страниц основного текста), содержит 3 таблицы и 670 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Состав и таксономическая структура рода *Psylliodes* Latr. России и сопредельных стран

В фауне России и сопредельных стран настоящими исследованиями выявлено 3 подрода, 21 группа видов, 65 видов и 1 подвид. Для территории исследуемого региона достоверно отмечено 56 видов. В список включены также 9 видов, указанных ранее, но не получивших подтверждения настоящими исследованиями, а также виды из соседних стран, обнаружение которых вероятно; они отмечены звездочкой (*); новые для науки виды подчеркнуты.

Подрод *Psyllobactra* Lop.

P. pubipennis Lop.

Подрод *Semicnema* Wse.

P. macellus Wse.

P. reitteri reitteri Wse.

P. reitteri parallelus Wse.

Подрод *Psylliodes* s. str.

Группа *glaber*

P. rubroaeneus Hktg.

P. longicollis Wse.

P. frivaldszkyi Wse.

**P. glaber* (Duft.)

Группа *cucullatus*

P. cucullatus (Ill.)

P. agropyri Palič

Группа *picinus*

P. picinus (Marsh.)

P. illyricus Leon.

Группа *luteolus*

P. luteolus (O.F. Mull.)

P. concolor Nadein

Группа *punctifrons*

P. laxus Nadein

P. subrugosus Jac.

P. punctifrons Baly

P. cyanescens Wse.

P. amurensis Nadein

**P. takizawai* Gruev

Группа *subaeneus*

P. subaeneus Kutsch.

Группа *validus*

P. validus Wse.

Группа *affinis*

P. affinis Payk.

Группа *cupreus*

P. thlaspis Foudr.

P. isatidis Hktg.

P. cupreus (Koch)

P. pallidicornis Hktg.

P. ozisiki Leon. et Arn.

P. wrasei Leon. et Arn.

**P. crambicola* Csiki

Группа *aereus*

P. aereus Foudr.

**P. picipes* Rdtb

Группа *attenuatus*

P. attenuatus (Koch)

Группа *pyritosus*

P. instabilis Foudr.

P. cupreatus (Duft.)

**P. pyritosus* Kutsch.

Группа *sauleyi*

P. sauleyi All.

P. grigorievi Jcbs.

P. dilutellus Hktg.

P. analogicus Nadein

P. astenicus Nadein

P. infandus Nadein

Группа *aeneolus*

P. aeneolus Hktg.

Группа *napi*

P. vindobonensis Hktg.

P. toelgi Hktg.

P. submontanus Nadein

P. napi (F.)

**P. laticollis* Kutsch.

**P. fusiformis* (Ill.)

**P. brisouti* Bedel

Группа *chrysocephalus*

P. tricolor Wse.

P. rhaicus Jebbs.

P. marcidus (Ill.)

P. chrysocephalus (L.)

Группа *testaceoconcolor*

P. testaceoconcolor Hktg.

Группа *persicus*

P. persicus All.

P. deplanatus L. Medv.

P. aristus Khnzor.

Группа *circumdatus*

P. circumdatus (W. Rdtb.)

Группа *hyoscyami*

P. dulcamare (Koch)

P. chalcomerus (L.)

P. hyoscyami (L.)

Группа *brettinghami*

P. angusticollis Baly

P. nitidus L. Medv.

**P. brettinghami* Baly

Incertae sedis

P. konstantinovi Lop.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящей работы послужили в первую очередь коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), 6 музеев и институтов России и Украины, а также 18 музеев Европы и США. Всего изучено около 4500 экземпляров. Был исследован типовой материал по 87 видам. Морфологическое исследование видов рода основано на детальном изучении имаго 34 видов из всех подродов и большинства групп видов. Кроме того, были использованы многие другие доступные для изучения виды рода (всего исследовано 145 видов). Для изучения таксономического положения рода была изучена морфология имаго 160 родов триб Alticini, Oedionychini и 36 родов трибы Galerucini мировой фауны, из которых детально изучены 45 и 16 родов соответственно. Часть исследованного материала составляют сборы автора, сделанные с 1999 по 2005 г. на Украине, в Азербайджане и на Дальнем Востоке России.

Глава II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА *PSYLLIODES* LATR.

Жуки-листоеды рода *Psylliodes* имеют длительную историю изучения. Первые виды *Psylliodes chrysocephalus* и *P. hyoscyami* были описаны К. Линнеем (Linnaeus, 1758). Итоги изучения Alticini Европы за предыдущие 100 лет подвели Е. Аллард и А. Фудра (Allard, 1860, 1866; Foudras, 1860), опубликовав монографии, куда вошли все описанные к тому времени виды

рода *Psylliodes*, описания новых видов и определительные таблицы. Дальнейшие исследования в XIX веке заключались преимущественно в описании новых видов, причем уже не только из Европы, но и из других частей света – Северной и Южной Америки, Юго-Восточной Азии, Океании, Австралии (Motschulsky, 1860; Baly, 1862; Jacoby, 1896, 1885, 1891; Maulik, 1926). В результате было установлено его всеветное распространение.

Ф. Гайкертингер впервые обобщил накопленные к тому времени данные по альтицинам Палеарктики (Heikertinger, Csiki, 1939, 1940). Он же впервые опубликовал в двух статьях определительные таблицы видов рода *Psylliodes* палеарктической фауны (Heikertinger, 1921, 1926), которые включали только светлоокрашенные и бескрылые виды. Он также впервые попытался выявить родственные отношения между видами (Heikertinger, 1926). До середины XIX века род *Psylliodes* не включал таксонов ранга подрода или группы видов; при этом не предпринималась попытка каким-то образом классифицировать описанные виды. В 1854 году Т. Волластон (Wollaston, 1854) установил подрод *Eupus*. Затем, значительно позднее, были установлены подроды *Semicnema* Weise, 1888 и *Psyllobactra* Lopatin, 1970. Единственная работа по классификации и филогении рода была опубликована К. Леонарди (Leonardi, 1970). В ней он объединяет 47 преимущественно западнопалеарктических видов в 10 групп.

Исследование листоедов России и в бывшем СССР, в том числе и блошек непосредственно связано с именами Г. Якобсона и Д. Оглоблина. В частности, Якобсон описал несколько видов рода *Psylliodes* (Jacobson, 1922). Личинки некоторых видов рода описаны в определителе Д. Оглоблина и Л. Медведева (Оглоблин, Медведев, 1971). Заметный вклад в изучение рода *Psylliodes* России и сопредельных стран внесла Д. Шапиро, опубликовавшая обзор видов рода для территории Европейской части СССР. Ею также были исследованы представители рода *Psylliodes* фаун Украины, Крыма и Северного Кавказа (Шапиро, 1959, 1962, 1963, 1970). Среди отечественных исследователей необходимо упомянуть В. Паляя, описавшего один вид, а так же издавшего монографию по распространению, экологии и биологии блошек фауны СССР, где содержатся сведения и о роде *Psylliodes* (Палий, 1962). Работы по фауне листоедов различных регионов России и сопредельных стран были проведены такими исследователями, как Х. Хаберман (Haberman, 1962), В. Баертуева (1973), В. Гайдар (1973), Л. Дубешко (1974), Н. Воронова (1977), С. Гусельников (1984), Ю. Зайцев (1985), В. Ярошенко (1986), Н. Мирзоева (1988) и рядом других. Составленные ими фаунистические списки в значительной мере способствовали уточнению ареалов многих видов рода *Psylliodes*, особенно на территории Сибири и Дальнего Востока. Огромный

вклад в изучение листоедов фауны СССР и сопредельных территорий внесли И.К. Лопатин и Л.Н. Медведев. Эти исследователи составили ключи для определения видов рода *Psylliodes* для всей территории бывшего СССР (Медведев, Шапиро, 1965; Лопатин, 1970; Медведев, 1982; Лопатин, Куленова, 1986; Медведев, 1992а, б).

Первое описание морфологии имаго и личинок было выполнено Гайкертингером и Ф. Тоэльгом на примере двух видов (Tölg, 1913, 1915; Heikertinger, 1915). В дальнейшем отдельные вопросы, касающиеся морфологии рода *Psylliodes*, затрагиваются в нескольких работах. Трофические связи блошек, в том числе и рода *Psylliodes* обобщены в ряде сводок (Медведев, Рогинская, 1988; Медведев, Дубешко, 1989; Jolivet, Hawkeswood, 1995). Результаты исследований по изучению хромосомных чисел для видов данного рода представлены в работах Петитьера и Сегарры (Segarra, Petitpierre, 1982, 1985, 1989а, б). К настоящему времени известны кариологические данные для 9 видов рода. Палеонтологические данные для рода очень скудны. До сих пор описано лишь три ископаемых вида, предположительно относящихся к роду *Psylliodes*, из олигоцена Франции (Theobald, 1937а, 1937б).

Глава III. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ РОДА *PSYLLIODES* LATR.

Морфологический очерк основан на детальном изучении имаго 34 видов рода из большинства групп видов и подродов. Кроме того, в работе были использованы многие другие доступные для изучения виды рода (всего изучено 145 видов). Целью очерка является подробное описание всех отделов тела и сравнительно-морфологическое изучение склеритов тела имаго. Основное внимание при этом уделялось поиску признаков, имеющих таксономическое значение. Подробно изучены все склеротизованные части тела имаго: голова, грудь, придатки груди – ноги и крылья, брюшко, гениталии самцов и самок. Составлены подробные описания всех склеритов и сочленений. Описания сопровождаются 195 оригинальными иллюстрациями. Обсуждаются различные варианты строения органов и их значение для целей классификации. Признаками, по нашему мнению, пригодными для целей классификации и выявления родственных отношений, являются следующие: 1) форма и пропорции тела; 2) окраска и скульптура покровов; 3) строение головы; 4) форма бороздок головы, лобных бугорков; 5) строение верхней губы; 6) строение верхних челюстей; 7) строение ног; 8) строение гениталий самца; 9) строение гениталий самки. Анализ и использование этих признаков для целей классификации обсуждается в главе V.

Глава IV. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *PSYLLIODES* LATR.

Вопрос о положении рода *Psylliodes* в системе Alticini и его связях с другими родами возник с появлением работы Ф. Шапюи (Chapuis, 1875), где была предложена классификация подсемейства Galerucinae и трибы Alticini. Обособленное положение рода *Psylliodes* отмечалось рядом авторов и находит свое отражение в системе Alticini. Однако в действительности в настоящее время отсутствует разработанная классификация Alticini, основанная на изучении родов мировой фауны. Нет также единого мнения относительно ранга этой группы в семействе Chrysomelidae. В связи с этим нами затрагивается вопрос о положении Alticini и его классификации; при этом приведен краткий обзор существующих взглядов на систему всего подсемейства, представлены существующие мнения и дан их критический анализ.

Близкое родство альтицин и галеруцин никогда не вызывало сомнений среди исследователей, когда-либо предлагавших классификацию семейства листоедов (Schmitt, 1996). Часто их выделяли или объединяли вместе с некоторыми другими группами в таксон более высокого ранга. В настоящее время существует два мнения о ранге и таксономическом положении Alticini. Ряд исследователей рассматривает их как подсемейство Alticinae в составе семейства Chrysomelidae. Другие придерживаются мнения о том, что Alticini необходимо рассматривать как трибу в составе подсемейства Galerucinae. Нами проведены сравнительно-морфологические исследования 160 родов Alticini и 36 родов Galerucini мировой фауны. В ходе изучения многих признаков было обнаружено, что не существует таковых, которые позволяли бы четко и обоснованно разделить Alticini и Galerucini на две группы ранга подсемейства. Обнаружен также ряд так называемых “проблематичных” или “переходных” родов (“problematic genera”, “transitional genera” по Furth, Suzuki, 1998), совмещающих в себе “альтицинные” и “галеруцинные” признаки. К ним относятся роды *Orthaltica* Crotch, *Microdonacia* Blackb., *Chaloenus* Westw., *Chaloenosoma* Jac., *Cassena* Wse., *Sangariola* Motsch., *Phygasia* Dej., *Procalus* Clark, *Platiprosopus* Chev., *Sjodstedtinia* Wse., *Vuphonella* Jac. и некоторые другие. Среди Alticini и Galerucini нами выявлены такие роды, которые не обнаруживают никаких существенных отличий один от другого, кроме отсутствия или наличия прыгательной аподемы. Это такие роды как *Phygasia*, *Sangariola* (альтицины) и *Coelomera* Chev., *Monocesta* Clark (галеруцины); *Acrocrypta* Baly, *Glaucosphaera* Maulik, *Homelea* Jac. (альтицины) и *Dercetina* Gress. et. Kim. (галеруцины); *Elithia* Chap., *Crimissa* Stal, *Diamphidia* Gerst. (альтицины) и

Eupachytoma Labois., *Cerochroa* Gerst. (галеруцины); *Disonycha* Chevг. (альтицины) и *Trirhabda* LeConte, *Diorhabda* Wse. (галеруцины). Таким образом, наши данные дополняют и подтверждают мнение тех авторов, которые придают Alticini ранг трибы и объединяют вместе с Galerucini в одно подсемейство (Chapius, 1875; Reid, 1995; Crowson, Crowson, 1996; Lingafelter, Konstantinov, 1999; Kim et al., 2003).

Отдельно рассмотрено значение прыгательной аподемы как единственного критерия, который используется для разделения Alticini и Galerucini. Этот признак, по мнению Д. Фурса, характеризует альтицин как монофилетическую группу (Furth, 1988). Однако дальнейшие исследования прыгательной аподемы у альтицин и у целого ряда жесткокрылых, заставляют усомниться в этом. Прыгательная аподема или подобные ей образования были обнаружены у долгоносиков подсемейств Rhynchaeninae, Eirrhiniinae и Ceutorhynchinae, златок (Agrilinae, Trachyini), зерновок (Furth, Suzuki, 1990a, 1990b, 1992). Был также описан вероятный механизм возникновения этой структуры. Указанные примеры демонстрируют независимый характер возникновения аналогичной структуры у разных, часто таксономически далеких групп. Однако авторами не был сделан очевидный вывод о том, что прыгательная аподема могла возникнуть независимо и у альтицин. Тем более, что такая возможность весьма вероятна, поскольку ее возникновение могло происходить у общих предков галеруцин и альтицин, монофилию которых, как единой группы, никто не подвергает сомнению. Изучение нами этой структуры и литературные данные иллюстрируют независимый характер эволюционирования и параллельного развития аподемы в разных родах, что, по нашему мнению, можно расценивать и как доказательство в пользу ее независимого возникновения. Это в свою очередь может свидетельствовать о парафилии альтицин. Такие предположения высказывались в последнее время Ридом, Кроусоном и Кимом с соавт. (Reid, 1995; Crowson, Crowson, 1996; Kim et al., 2003). Данные этих авторов, а также наши морфологические исследования дают скорее положительный ответ о парафилии альтицин. Хотя этими авторами не были указаны конкретные примеры, в ходе наших исследований было установлено что для трибы Oedionychini такая вероятность довольно высока. Целый ряд синапоморфий отличает роды, входящие в эту группу, от всех остальных альтицин и галеруцин. На наш взгляд, независимое возникновение прыгательной аподемы весьма вероятно в трибе Oedionychini, если учесть также и другие признаки, резко отличающие эту группу от других.

Суммируя все вышесказанное, нами в качестве предварительного варианта классификация подсемейства Galerucinae представляется

следующей. Подсемейство включает три трибы – Galerucini, Alticini и Oedionychini; ранги групп родов, выделенные в каждой трибе, соответствуют подтрибам. В соответствии с данными представлениями можно провести сравнительно-морфологический анализ рода *Psylliodes*, попытаться обосновать его положение в подсемействе Galerucinae и обсудить его таксономический ранг.

Таксономический состав трибы Alticini в настоящее время насчитывает 43 надродовых таксона, причем часть из них монотипические. Эти таксоны включают лишь небольшое количество родов и таким образом, большая часть родов трибы оказывается в положении incertae sedis. Обособленное положение рода *Psylliodes* было отмечено еще Шапюи (Chapuis, 1875), выделившего его в отдельную группу Psylliodites (триба Psylliodini Chapuis, по Leng, 1920). Сравнительно-морфологический анализ рода *Psylliodes* и родов подсемейства Galerucinae позволил обосновать его положение и обсудить таксономический ранг. В результате исследований было выделено несколько признаков, подтверждающих изолированное положение рода *Psylliodes* в подсемействе Galerucinae. К наиболее важным признакам относится строение антенн и задних ног. Количество члеников в антеннах в подсемействе Galerucinae, как и в семействе жуков-листоедов, очень стабильно. Редукция их числа представляет собой уникальное явление и чрезвычайно редко. В подсемействе Galerucinae, включающем свыше 1000 родов, известно всего 5 примеров редукции члеников усиков до 10 и 9 члеников. Антенны с 10 члениками известны для родов *Monotalla* Bech., *Decaria* Wse. и *Psylliodes*. От первого рода, обитающего в Центральной Америке, род *Psylliodes* отличается формой тела, металлической окраской, закрытыми тазиковыми впадинами, строением головы, переднегруди (неизогнутым основным краем), задних голеней и рядом других признаков. От африканского рода *Decaria* *Psylliodes* отличается менее уплощенной формой тела, строением головы, переднегруди, задних голеней, а также правильными точечными рядами надкрылий, строением гениталий и рядом других признаков. 9-члениковые усики известны только у видов родов *Nonarthra* Baly и *Kiskeya* Konst. et Cham. От этих родов, кроме количества члеников усиков, *Psylliodes* также сильно отличается их строением, а также формой тела, строением гениталий обоих полов, строением головы, переднегруди, задних голеней и многими другими признаками. Таким образом, ни с одним из названных родов сблизить род *Psylliodes* не представляется возможным.

Строение задних голеней наряду с таковым антенн является очень важным признаком, отличающим род от всех остальных Alticini. Основным отличием здесь является расположение задней лапки. Тарсальное сочленение расположено на расстоянии от 1/5 до 1/2 длины голени от

вершины, чаще всего на расстоянии около 1/3. Такое строение задних ног является уникальным в подсемействе Galerucinae. Отчасти сходным, но не аналогичным является субапикальное приращение задней лапки, например, в роде *Pseudodibolia* Jac., а также в родах подтрибы Monoplatina (Oedionychini) – *Sparnus* Clark, *Phylacticus* Clark, *Physimerus* Clark, *Ulrica* Scherer, *Meraaltica* Scherer, и некоторых других родах. От первого рода *Psylliodes* хорошо отличается строением головы, переднегруди, формой тела, вооружением вершин задних голеней, а также 10-члениковыми усиками. Заслуживают также внимания и такие признаки, как форма тела, скульптура покровов, строение переднеспинки, хотя они не являются уникальными или очень редко встречающимися. Довольно сходная, веретеновидная, несколько выпуклая форма тела свойственна роду *Dibolia* Latr., от которого *Psylliodes* хорошо отличается строением и положением головы, строением полового аппарата самки, формой задних голеней и многими другими признаками. Сильно отличаются от рода *Psylliodes* по форме тела такие роды, как *Sphaeroderma* Steph., *Argopus* Fischer, *Pentamesa* Harold, *Schenklingia* Csiki et Hktg., *Chilocoristes* Wse., *Bhamoina* Bech., *Jacobyana* Maulik, *Parathrylea* Duviv., *Clavicornaltica* Scherer, *Chabria* Jac., *Sphaerometopa* Chev. и многие другие роды с сильно выпуклым и округлым телом, сходным с формой тела семейства жуков божьих коровок Coccinellidae. Другой признак, очень стабильный внутри рода и встречающийся относительно нечасто, это правильные точечные ряды надкрылий. Они имеются также и у родов *Neocrepidodera* Hktg., *Chaetocnema* Steph., *Epitrix* Foudr., *Batophila* Foudr., *Manobia* Jac., *Lipromorpha* Gress. et Kim., *Diphaulaca* Chap. и еще целого ряда других родов. Однако высокое постоянство этого признака встречается не так уж часто, и ряд видов из перечисленных родов имеет частично или почти полностью спутанную пунктировку. От многих родов *Psylliodes* отличается также отсутствием поперечной базальной бороздки и продольных базальных штрихов на переднеспинке. Эти признаки встречаются у таких родов, как *Neocrepidodera*, *Derocrepis* Wse., *Altica* Geoffr., *Orestia* Germ., *Manobia* Jac., *Podagrica* Chev., *Nisotra* Baly и многих других. Обобщая данные морфологического анализа, можно заключить, что род *Psylliodes*, характеризуется комплексом признаков, который является уникальным среди Galerucinae; некоторые из этих признаков встречаются у других представителей подсемейства исключительно редко.

Таксономическое положение рода по результатам морфологических исследований представляется следующим. По совокупности признаков *Psylliodes*, несомненно, принадлежит к трибе Alticini, на что указывает форма и пропорции тела, строение задних ног, полового аппарата самки, головы, переднегруди, скульптура покровов. От всех родов трибы

Galerucini он отличается наличием прыгательной аподемы; от многих из них он отличается также строением головы (в частности лобного киля и лобных бугорков, верхней губы), задних голеней, расположением задней лапки, типом полового аппарата самки, симметричным эдеагусом, 10-члениковыми антеннами и рядом других признаков. От родов трибы *Oedionychini* отличается формой тела, строением головы, не вытянутым поперечно передним краем лба, количеством члеников антенн, формой переднегруди, менее широкими задними бедрами, более длинными задними голеними и не вздутым коготковым члеником задних лапок, типом полового аппарата самки, формой *spiculum ventrale* и пальп, а также многими другими признаками. Можно было бы предполагать также независимое происхождение рода *Psylliodes* и придавать ему соответственно ранг трибы. Однако в пользу этого, на наш взгляд, нет достаточных оснований. Редуцированное количество члеников усиков хотя и очень редко, все же наблюдается в трибе *Alticini*. Строение задних ног также не может служить достаточным основанием для выделения рода в отдельную трибу. Отличия в строении задних ног касаются в основном только расположения задней лапки, и тенденции к смещению ее к основанию также отмечается в трибе *Alticini*. Остальные признаки, рассмотренные в анализе, хотя и не очень широко распространены, но все же встречаются у целого ряда родов трибы. Таким образом, можно наблюдать проявление сходных эволюционных тенденций в группе, что может свидетельствовать, скорее, в пользу родства, чем наоборот.

По совокупности признаков род, несомненно, занимает изолированное положение в трибе и сблизить его с какой-либо другой группой *Alticini* не представляется возможным. По крайней мере его нельзя сблизить ни с одним из рецентных родов. Можно предположить, что формирование рода произошло на начальных этапах становления альтицин, то есть относится к базальной радиации, когда происходил отбор вариантов в отношении механизма прыжка и структуры прыгательного аппарата, а также ряда других признаков.

В связи с высокой степенью изолированности выделение рода в качестве подтрибы *Psyllioidina* вполне обоснованно.

Глава V. КЛАССИФИКАЦИЯ РОДА *PSYLLIODES* LATR.

V.1. Основы классификации рода *Psylliodes*

Первая попытка исследования структуры рода принадлежит Ф. Гайкертингеру (Heikertinger, 1926), выделившему несколько групп близких видов. В 1970 году К. Леонарди (Leonardi, 1970) впервые после Ф. Гайкертингера продолжил работу по классификации подрода *Psylliodes*

s.str. В этой работе он излагает свои взгляды на филогению и систему рода *Psylliodes*. Изучив 47 палеарктических видов, он объединил их в 10 групп, основываясь преимущественно на строении сперматеки и почти без учета остальных признаков. Также он предложил филогенетическую схему рода. Рассматривая только сходство и различия в строении сперматек, Леонарди проигнорировал возможность параллельного возникновения сходных состояний этого признака у видов не связанных близким родством. В результате многие выделенные им группы включают явно неродственные виды, которые зачастую сильно различаются между собой по большинству признаков, кроме строения сперматеки. Только очень немногие группы, выделенные Леонарди, могут рассматриваться как естественные или включающие несомненно близкие виды. Предложенная им филогения рода представляет собой лишь весьма спорную схему сегогенеза сперматеки, а не филогенетическую схему групп видов. Искусственность классификации, предложенной Леонарди, была рассмотрена нами (Надеин, 2005; Nadein, 2006).

Предлагаемая нами классификация построена на основе изучения 176 видов мировой фауны. По последним данным, род насчитывает 197 видов. 145 видов были изучены автором; сведения для 31 вида – на основе анализа литературных данных. Предлагаемая система создана с учетом морфологических данных, полученных при детальном исследовании всех склеротизованных структур имаго. Были выявлены признаки пригодные, по нашему мнению, для целей классификации и выявления родственных отношений. Проведен подробный анализ признаков, представленный ниже.

Форма и пропорции тела. Наиболее распространенным типом является псиллиоидный. Глабероидный тип обнаружен у видов подродов *Eupus*, *Minicnema* и групп *glaber*, *cucullatus*, *vehemens* и *gibbosus*. Эрбероидный тип встречается наиболее редко и выявлен только у *P. erberi* Döberl и *P. tristis* Jac.

Окраска и скульптура покровов. Как правило, окраска тела не является высоко надежным таксономическим признаком, однако в пределах рода часто удается проследить относительное постоянство в типе окраски в пределах группы. В роде *Psylliodes* встречаются два типа окраски: светлая и темная. Опушение покровов тела имеет большое таксономическое значение и четко разделяется на два типа: верх тела голый и верх опушенный. Для подавляющего большинства видов характерны очень мелкие, прилегающие волоски в точках пунктировки, заметные только при очень большом увеличении. Только *P. pubipennis* Lör. из монотипического подрода *Psyllobactra* несет на голове, надкрыльях и переднеспинке хорошо заметные, торчащие волоски.

Строение головы. Строение отдельных частей головы, например темени, лобных бугорков, лобного кия, имеет высокое таксономическое значение и, как правило, видоспецифично. Все структурное разнообразие строения головы можно представить в виде 3 типов: псиллиоидный, гиббозоидный и семикнемоидный.

Бороздки, лобные бугорки. Наиболее важное значение в качестве признаков имеют надбугорковые и подбугорковые бороздки. Надбугорковые бороздки обычно развиты слабо, а подбугорковые хорошо. Довольно редко обе бороздки очень хорошо развиты, широкие и глубокие. В строении лобных бугорков также можно выделить два состояния: бугорки отделены от края глаз окологлазной бороздкой; такое состояние характерно для большинства групп; бугорки не отделены бороздкой от края глаз, их вершины вытянуты и сливаются с выпуклой областью конутри от края глаз.

Верхняя губа. Строение верхней губы является важным таксономическим признаком для разграничения комплексов. В строении этой структуры выделено 2 состояния: псиллиоидный (квадратная, дорсальная поверхность плоская) и глабероидный (пятиугольная, дорсально поперечно крышевидно приподнятая). Существует также модификация последнего типа, представляющая, по-видимому, более продвинутое состояние.

Верхние челюсти (мандибулы). Строение мандибул является важным признаком для разграничения подродов. Выделено два типа строения мандибул: псиллиоидный (широкие, слабо изогнутые) и семикнемоидный (узкие, серповидные, сильно изогнутые). Последний тип выявлен только у видов подродов *Semicnema* и *Minicnema*.

Задние голени. Строение задних голеней можно представить в виде 3 типов: псиллиоидный (более или менее узкие, прямые или слабо изогнутые, задняя лапка причленяется на расстоянии от 1/3 до 1/5 от вершины голени), семикнемоидный (длинные, прямые, узкие, пиловидные, задняя лапка причленяется на расстоянии 1/2 от вершины голени) и пициноидный (короткие, широкие, саблевидно изогнутые, задняя лапка причленяется на расстоянии около 1/3 от вершины голени). Строение задних голеней является важным видоспецифическим признаком и используется для диагностики групп.

Гениталии самца. Строение эдеагуса – важный видовой признак. В строении вершины эдеагуса выделено два резко различающихся типа: псиллиоидный и саульциоидный типы. Эти состояния имеют значение на уровне групп видов. Другой очень важной структурой гениталий самцов является строение тегмена. Значение строения тегмена для систематики рода было недавно показано в нашей работе (Nadein, 2006). Выявлены 2

типа этой структуры: типичное и модифицированное; состояние этого признака очень стабильно внутри групп.

Гениталии самок. Строение полового аппарата самок, в частности пальп, вентральной спикулы и особенно сперматеки являются важными признаками для классификации рода. Выделены псиллиоидный (длинные, узкие) и саульциоидный (широкие, короткие) типы строения пальп; псиллиоидный (лопасть в основании узкая, стреловидная, без боковых отростков) и саульциоидный типы строения вентральной спикулы (лопасть в основании широкая, прямоугольная, с боковыми отростками); напсиоидный (ductus умеренно длинный или короткий, не изогнут и не образует петель), кукуллоидный (ductus короткий, широкий, не изогнутый, nodulus каплевидный) и гиббозоидный (ductus очень длинный, изогнутый, может образовывать петли) типы строения сперматеки.

Таксономическая структура рода *Psylliodes* представлена в виде подродов, серий, комплексов, секций и групп видов. В состав рода входят 5 подродов, включая номинативный. В составе номинативного подрода выделено 34 группы видов, объединенные в 12 секций. 24 группы установлены впервые.

Подрод *Psyllobactra* Lop.

Подрод *Semicnema* Wse.

Подрод *Eupus* Woll.

Подрод *Minicnema* Nadein

Подрод *Psylliodes* s. str.

секция *erberi* (группа *erberi*)

секция *glaber* (группы *glaber*, *gibbosus*, *vehemens*, *cucullatus*)

секция *picinus* (группы *picinus*, *luteolus*, *algoricus*)

секция *sauleyi* (группы *sauleyi*, *aeneolus*, *obscurifasciatus*)

секция *napi* (группы *napi*, *aereus*, *pyritosus*, *subaeneus*, *validus*, *affinis*,
pallidipennis, *punctifrons*, *cupreus*, *chrysocephalus*,
testaceoconcolor, *persicus*, *circumdatas*, *hyoscyami*, *attenuatus*)

секция *montanus* (группы *montanus*, *calcaratam*)

секция *altimontanus* (группа *altimontanus*)

секция *guatemalensis* (группа *guatemalensis*)

секция *quadridentatus* (группа *quadridentatus*)

секция *sublaevis* (группа *sublaevis*)

секция *appalachianus* (группа *appalachianus*)

секция *brettinghami* (группа *brettinghami*)

Подроды, секции и группы видов объединены в серии и комплексы следующим образом.

Серия I

Подрод *Psyllobactra* Lop.

Серия II

комплекс *erberi*

секция *erberi* (группа *erberi*)

комплекс *glaber*

Подрод *Semicnema* Wse.

Подрод *Eupus* Woll.

Подрод *Minicnema* Nadein

секция *glaber* (группы *glaber*, *gibbosus*, *vehemens*, *cucullatus*)

Серия III

Подрод *Psylliodes* s. str.

секция *picinus* (группы *picinus*, *luteolus*, *algericus*)

секция *saucyi* (группы *saucyi*, *aeneolus*, *obscurofasciatus*)

секция *napi* (группы *napi*, *aereus*, *pyritosus*, *subaeneus*, *validus*,
affinis, *pallidipennis*, *punctifrons*, *cupreus*, *chrysocephalus*,
testaceoconcolor, *persicus*, *circumdatus*, *hyoscyami*, *attenuatus*)

Incertae sedis:

секция *montanus* (группы *montanus*, *calcaratum*)

секция *altimontanus* (группа *altimontanus*)

секция *guatemalensis* (группа *guatemalensis*)

секция *quadridentatus* (группа *quadridentatus*)

секция *sublaevis* (группа *sublaevis*)

секция *appalachianus* (группа *appalachianus*)

секция *brettinghami* (группа *brettinghami*)

Основным принципом настоящей классификации является комплекс скоррелированных признаков. Для отражения таксономической структуры рода использованы следующие категории: подрод, серия, комплекс, секция и группа видов. Используемые признаки имеют разное значение на различных уровнях классификации. Так, строение мандибул и характер опушения тела, представленные каждый двумя типами, имеют значение только на уровне подродов. Строение верхней губы, тоже представленное двумя типами, разграничивает серии внутри рода. Наличие небольшого количества состояний признаков определяет комбинативный характер их группирования. Сходные состояния многих признаков параллельно встречаются в разных группах. Однако комплекс конкретных состояний скоррелированных признаков характерен только одной группе. Ряд состояний признаков является уникальным, присущим только одной или 2-3 группам в роде. К таким признакам относятся, например, строение мандибул в подродах *Semicnema* и *Minicnema*, семикнемоидное строение задних голеней видов подродов *Eupus* и *Semicnema*, наличие развитого

опушения верха тела в подроде *Psyllobactra*, строение вентральной спикулы в группах секций *saucyi* и *montanus*, форма тела в группе *erberi*. Такие уникальные признаки определяют, как правило, изолированное положение групп в роде и могут служить основанием для придания ранга подрода некоторым таким группам. Набор признаков и их состояний определяет гистус между группами и служит для выявления родственных отношений. Внутри секции группы различаются рядом таких признаков, как, например, строение тегмена и тип сперматеки. Для секции *napi* характерны относительно нерезкие границы между рядом групп, определяемые, главным образом строением тегмена, сперматеки, формой и характером скульптуры тела и отчасти его окраской. Например, группы *napi*, *pyritosus* и *aereus* весьма близки и отличаются строением сперматеки, иногда формой тела и характером скульптуры покровов.

Серии представляют собой основные направления в эволюции рода, соответствующие, возможно, начальным этапам его дифференциации. Серия I включает только один подрод *Psyllobactra*, отличающийся рядом уникальных признаков, в первую очередь опушенным верхом тела. Серия II включает комплекс *glaber* и комплекс *erberi*. Последний по строению головы и верхней губы принадлежит к этой серии и близок к комплексу *glaber*, но хорошо отличается уникальной полусферической формой тела и пропорциями. Дивергенция этих групп, вероятно, связана с обитанием группы *erberi* в условиях островной изоляции. Географическая изоляция характерна также для подрода *Eupus*, виды которого обитают на о. Мадейра и Канарских островах. Для серии II характерной является географическая приуроченность большинства ее видов преимущественно к западному Средиземноморью. Серия III охватывает все остальные секции. Секции имеются только в номинативном подроде, что связано с очень большим числом входящих в него видов и небольшим числом видов в других подродах. Секции номинативного подрода довольно резко различаются между собой и, по-видимому, представляют пример базальной радиации на начальных этапах развития серии.

Ниже приводятся характеристики подродов, комплексов, основных секций и групп видов, позволяющие более детально представить структуру рода и отношения между группами.

Подрод *Psyllobactra* Lop. Сочетание уникальных признаков, в частности таких как хорошо развитое опушение верха, очень уплощенное, параллельностороннее тело, форма переднегруди и очень крупная вторичная пунктировка надкрылий, отличают этот подрод от всех остальных подродов и групп видов. В роде *Psylliodes* он занимает изолированное положение.

Комплекс *glaber*. Сочетание целого ряда признаков, многие из которых не встречаются в других группах, заставляет считать этот комплекс монофилетическим и противопоставить его всем остальным группам и под родам. Близкими и, несомненно, родственными являются группы видов *glaber*, *gibbosus*, *vehemens*, и *cucullatus*. Их объединяет значительное сходство в пропорциях тела, строении головы, характере скульптуры покровов, глабероидный тип верхней губы; общим для них также является наличие модифицированного тегмена. Отчасти обособленное положение в секции *glaber* занимает группа *vehemens*, сблизить которую можно только с группой *gibbosus*, что выражается в сходстве пропорций тела некоторых видов, строении сперматеки и задних голеней. Подроды *Eurus* и *Semicnema*, несмотря на сходство по ряду признаков (габитус, строение головы, семикнемоидный тип строения задних голеней), несколько обособлены от других групп. На это указывает, например, семикнемоидный тип мандибул, отсутствие выраженного полового диморфизма в строении первого членика лапок самцов, типичное строение тегмена, форма тела у видов подрода *Semicnema*. В отличие от него виды подрода *Eurus* имеют мандибулы псиллиоидного типа, выраженный половой диморфизм, более широкое и выпуклое тело, модифицированный тегмен. Таким образом, характерное семикнемоидное строение задних голеней можно считать возникшим независимо. Подрод *Minicnema* характеризуется коротким цилиндрическо-овальным выпуклым телом, семикнемоидными мандибулами и псиллиоидным типом строения задних голеней, модифицированным тегменом, строением вентральной спикулы близким к саульциоидному типу. Семикнемоидный тип мандибул, по-видимому, возник параллельно с таковым у подрода *Semicnema*. Это обстоятельство не позволяет сблизать данную группу с указанным подродом, и по совокупности признаков ее следует считать близкой к группам *glaber*, *gibbosus* и *cucullatus*.

Секция *picinus*. Характерными признаками этой секции являются штриховидные вдавления по бокам переднеспинки, форма лобных бугорков, пициноидный тип строения задних голеней, а также пропорции тела. В секции наиболее близкими группами являются *picinus* и *luteolus*, отличающиеся главным образом окраской, формой тела и строением тегмена. Группа *algiricus* занимает обособленное положение по строению задних голеней, поэтому сближение ее с какой-либо из групп затруднительно. Секция занимает также обособленное положение в номинативном подроде, как и секции *glaber* и *saulcyi*. Степень различий и отсутствие переходных форм позволяет высказать предположение об отсутствии явных или предположительно родственных групп.

Секция *saulcyi*. Эта секция занимает изолированное положение в серии III, что обусловлено наличием таких признаков, как глабероидная форма тела, саульциоидный тип строения эдеагуса, вентральной спикулы и пальп. Сочетание таких признаков, которые не встречаются у других групп или встречаются редко, затрудняет выяснение родственных связей этой секции. Сходство в строении вентральной спикулы с группой *montanus*, по-видимому, возникло параллельно, по другим признакам эти группы существенно различаются. Можно предположить, что эта секция довольно рано отделилась от общего ствола.

Секция *napi*. Самая многочисленная секция, включающая большинство групп видов номинативного подрода. Характеризуется прежде всего псиллиоидным типом строения верхней губы и задних голеней. Секция отличается от других секций подрода строением задних голеней, пропорциями тела, строением головы, вентральной спикулы и пальп. К этой секции близки такие группы видов, как *altimontanus* и *sublaevis*, однако географическое положение этих групп заставляет предполагать их параллельное возникновение и развитие. Обособленное положение в секции занимают группы *hyoscyami* и *attenuatus*, отличающиеся рядом признаков, в первую очередь очень хорошо выраженными лобными бугорками и бороздками.

В связи с высокой морфологической специализацией, вызванной сходными условиями существования, состояния многих признаков оказываются очень сходными, что не всегда позволяет установить родственные отношения групп. Это в первую очередь относится к таким группам секции, как *subaeneus* и *validus*, представленных в фаунах горных областей и относящимся к “минотоидной” морфо-экологической группе (Nadein, 2005). В отношении группы *subaeneus* можно только предположить, что она близка к группе *napi* по строению тегмена и сперматеки, причем некоторые виды последней группы также обитают в горах и имеют тенденцию к формированию “минотоидного” облика. Группа *validus*, по строению тегмена и сперматеки может быть сравнена с группами *cupreus* и *chrysocephalus*.

Отдельные секции занимают изолированное положение в подрode *Psylliodes* s. str. и рассматриваются в качестве *incertae sedis*. Определенным свидетельством в пользу изолированного положения может служить их сильная географическая разобщенность. Почти все такие секции обитают на разных континентах: *montanus* – в Африке, *appalachianus* – в Северной Америке, *altimontanus* – в Непале, виды группы *guatemalensis* известны только из Мексики и Гватемалы, а группа *quadridentatus*, по-видимому, эндемична для Австралии.

V.2. Обзор и состав подродов и групп видов рода *Psylliodes*.

Данный раздел включает обзор всех подродов и групп видов рода. Здесь представлены подробные описания каждого подрода и группы, приведены их состав, дифференциальный диагноз и распространение. Ареалы всех подродов и групп видов Палеарктики изображены на 9 картах.

Глава VI. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА *PSYLLIODES* LATR.

VI.1. Зоогеографический анализ рода *Psylliodes* фауны Палеарктики.

Проведено сравнение фауны Палеарктики с другими зоогеографическими областями. Мировая фауна насчитывает 197 видов и подвидов рода *Psylliodes*, из которых 150 приходится на долю палеарктических (76.1 %). Второй по видовому обилию и наиболее близкой к первой является фауна Индо-Малайского региона с 23 видами (11.6 %). Довольно близка к последней фауна Австралийской области (6 видов, 3.05 %), которая может рассматриваться как общая (с индо-малайской) ориентальная фауна. Она насчитывает 29 видов и является второй по видовому богатству после палеарктической.

Результаты зоогеографического анализа видов рода фауны Палеарктики представлены в таблице. Анализ распространения видов рода *Psylliodes* Палеарктики позволил выделить у них 17 типов ареалов, объединенных в 4 группы.

Типы ареалов видов рода *Psylliodes* Latr. в Палеарктике

Группа ареалов	Тип ареала	Количество видов	% от общего числа видов
Широкие	Транспалеарктический	4	2.7
	Суператлантический	8	5.3
	Панатлантический	4	2.7
	Западный	3	2.0
Западно-палеарктические	Макаронезийский	10	6.7
	Европейский	8	5.3
	Западноевропейский	2	1.3
	Среднеевропейский	3	2.0
	Средиземноморский	9	6.0
	Западноевропейский	34	22.7
	Восточноевропейский	17	11.3
Евксинский	12	8.0	

Центрально-палеарктические (континентальные)	Ирано-туранский	8	5.3
	Центральноазиатский	5	3.3
	Скифский	5	3.3
Восточно-палеарктические	Стенопейский	10	6.7
	Ортрийский	8	5.3
	Всего видов	150	

Группа широких ареалов. Широкие ареалы, характерные для многих жуков-листоедов Палеарктики, встречаются и у ряда видов рода *Psylliodes*. 19 видов, то есть 12.7 % всех палеарктических видов, имеют широкие ареалы, охватывающие несколько (от двух и более) секторов. Транспалеаркты насчитывают всего 4 вида (2.7 %), как и виды с панатлантическим типом ареала; суператлантический тип включает 8 видов (5.3 %).

Группа западнопалеарктических ареалов. Наиболее многочисленная группа, насчитывающая 95 видов, что составляет 63.3 % всей палеарктической фауны. В западнопалеарктической группе ареалов центральное место занимает группировка средиземноморских элементов, объединяющая три типа ареалов: средиземноморский, западно- и восточносредиземноморский типы; эта группа насчитывает 60 видов, что составляет 40 % всей фауны Палеарктики. Второй по численности видов и, по-видимому, близкий по происхождению является евксинский тип, насчитывающий 12 видов (8 %); большинство видов, имеющих этот тип ареала, – эндемики Кавказа. Средиземноморским по происхождению является макаронезийский тип. Он свойственен эндемикам Мадейры и Канарских островов. Этот тип ареала характерен для 10 видов (6.7 %). Видимо, островная изоляция способствовала формированию здесь очень своеобразной фауны, включающей эндемичный подрод *Eurus* и эндемичные группы видов *vehemens* и *erberi*. Фауна Средиземноморья занимает также центральное место в фауне Палеарктики. Она включает многие группы видов, ряд из которых эндемичен или субэндемичен для этого региона. К ним относятся группы: *aereus*, *persicus*, *napi*, *gibbosus*, *picinus*, *luteolus*, *algericus*, *pallidipennis* и подрод *Minicnema*. Высокое видовое разнообразие фауны Средиземноморья связано как с климатическим режимом региона (атлантическо-субтропический климат), так и большим флористическим разнообразием этого региона чему способствовали расчлененность и разнообразие ландшафта, включающего горные и равнинные территории с большой амплитудой высот, а также

наличие островов с разными типами растительности, режимом увлаженности и температурными условиями.

Группа центральнопалеарктических (континентальных) ареалов. Эта группа ареалов характерна для 18 видов (12 % всей фауны). Из них ареалы 8 видов относятся к ирано-туранскому типу. Немного уступает последнему центральноазиатский тип (5 видов). Фауна этого региона Азии весьма своеобразна и еще недостаточно выявлена. Описание 5 новых видов только за последние годы указывает на то, что видовой состав фауны может быть значительно богаче. Заслуживает упоминания эндемичный и очень своеобразный ирано-туранский подвид *Psyllobactra*, а также такие группы видов, как *saulcyi*, *aeneolus* и *obscurofasciatus*, образующие секцию *saulcyi*, которая занимает изолированное положение в номинативном подвиде. Этот регион, являющийся частью области Древнего Средиземья, является вторым по численности центром видového многообразия в Палеарктике наряду с восточнопалеарктическим. По мере открытия новых видов с этой территории его роль как центра видového многообразия будет возрастать. Учитывая экологические особенности видов рода, можно предположить, что выявленное видовое разнообразие на этой территории лишь немногим уступает Средиземноморью и связано, по-видимому, не с обедненностью фауны, а только с более слабой ее изученностью. Небольшой по численности (5 видов) скифский тип ареала объединяет виды, распространенные в зоне степей, причем ареалы таких видов, как *P. infandus*, *P. agropyri* и *P. rhaicus*, довольно узкие, что является нехарактерным для рода, если учесть, что эти виды распространены преимущественно на равнинных территориях.

Группа восточнопалеарктических ареалов. Эта группа, по численности равная группе континентальных ареалов, насчитывает 18 видов и объединяет виды с ортрийским и стенопейским типами ареалов, что составляет 12 % фауны рода Палеарктики. К ортрийскому типу относятся ареалы 8 малоизвестных видов, распространенных преимущественно в Китае и Гималаях; 10 видов имеют стенопейский тип ареала, причем 3 из них (*P. angusticollis*, *P. brettinghami* и *P. subrugosus*) распространены значительно шире, чем остальные, и заходят также в Индо-Малайскую область. В целом, фауна востока и юго-востока Палеарктики имеет, несомненно, ориентальное происхождение. Стоит отметить, что относительно небольшое количество видов, известных с этой территории, отражает, по-видимому, слабую изученность ее фауны.

В фауне Палеарктики можно выделить три центра видového разнообразия:

1. Средиземноморский – 60 видов (40 %)

2. Ирано-туранский – 18 видов (12 %)
3. Восточнопалеарктический – 18 видов (12 %)

VI.2 Географическое распространение видов рода *Psylliodes* фауны России и сопредельных стран.

Род *Psylliodes* фауны России сопредельных стран насчитывает 3 подрода, 21 группу видов, 65 видов и 1 подвид. Из них 56 достоверно отмечено на этой территории. Это составляет 37.3 % от фауны Палеарктики; если включать виды, присутствие которых вероятно в данном регионе, то эта цифра возрастает до 43.3 %.

В фауне исследуемой территории можно выделить те же центры видового обилия, что и в Палеарктике. Однако за счет значительного снижения доли средиземноморских видов сильно возрастает участие в ней европейских видов, а также видов, тяготеющих к ирано-туранскому и восточнопалеарктическому центрам. Так, на долю европейских и евксинских видов в фауне России и сопредельных стран приходится по 18.4 %. Доля ирано-туранских видов составляет 12.3 %; соответственно восточнопалеарктические виды составляют 13.8 %. Транспалеарктические виды в фауне насчитывают 6.1 %.

29.2 % видов рода *Psylliodes* фауны России и сопредельных стран составляют виды с широкими ареалами, то есть распространенные по всей Европейской части, и заходящие в Восточную и Западную Сибирь, а также транспалеарктические виды.

В фауне Европейской части России и сопредельных стран значительную долю составляют виды, широко распространенные в Европе. Лишь 8 видов известны только с этой территории – с юга Европейской части России и Кавказа – *P. rhaicus*, *P. agropyri*, *P. validus*, *P. submontanus*, *P. longicollis*, *P. rubroaeneus*, *P. pallidicornis*, и *P. concolor*. Видовой состав рода обширной территории Сибири крайне беден и представлен здесь только видами с широкими ареалами, преимущественно транспалеарктическими, суператлантическими и панатлантическими (*P. reitteri*, *P. cucullatus*, *P. chalcomerus*, *P. cupreatus*, *P. napi*, *P. attenuatus*, *P. chrysocephalus* и некоторые др.). Фауна Средней Азии более оригинальна по составу, хотя в ней также значительное место занимают виды, широко распространенные в Западной Палеарктике. Для этой территории характерны эндемичный подрод *Psyllobactra* и группы видов *aeneolus* и *sauleyi*. Фауна Дальнего Востока сравнительно небогата по сравнению с фаунами Европейской части и Средней Азии, однако довольно оригинальна по составу. В этой фауне относительно небольшую часть составляют транспалеарктические элементы (*P. reitteri*, *P. cucullatus*, *P. chalcomerus*, *P. attenuatus*), большая же часть видов представлена группами

brettinghami и *punctifrons*. Эти группы образуют восточнопалеарктический центр видового разнообразия Палеарктики.

Видовой состав рода *Psylliodes* России и сопредельных стран не является высоко своеобразным по сравнению с фауной Палеарктики; 22 вида известны только с этой территории, что составляет 14.6 % фауны Палеарктики и 33.8 % фауны исследуемого региона. Подрод *Psyllobactra* и группы *aeneolus* и *validus* характерны только для этой территории; кроме того, в фауне России и сопредельных стран представлены все или большая часть видов подрода *Semicnema* и групп *saucyi*, *brettinghami*, *punctifrons*, *napi*, *chrysocephalus*, *hyoscyami* и *pyritosus*.

VI.3 Экологическая характеристика рода *Psylliodes*.

Жуки-листоеды рода *Psylliodes* являются фитофагами. Имаго – открытоживущие филлофаги, личинки – ризофаги и стеблевые бурильщики (каулофаги). Питание имаго и личинок связано исключительно с цветковыми растениями. Кормовые растения известны для примерно 75 видов рода. Большая часть видов питается на растениях класса двудольных, лишь относительно небольшое число связано с однодольными (Poaceae). Подавляющее большинство видов, для которых известны трофические связи, питаются на следующих семействах класса двудольных: Cruciferae, Solanaceae, Chaenopodiaceae, Compositae, Scrophulariaceae, Resedaceae, Moraceae, Fagaceae, Ulmaceae, Betulaceae, Cannabinaceae, Urticaceae. Наиболее предпочитаемыми являются растения семейств Cruciferae, Chaenopodiaceae и Solanaceae. С растениями остальных семейств связано небольшое число видов. Среди видов рода *Psylliodes* выявлены 4 типа трофической специализации имаго (по Медведев, Рогинская, 1988): 1) монофагия 3-й степени (отмечена для *P. luridipennis*, *P. pubipennis*, *P. picipes*, *P. creticus*, *P. maculatipes* и некоторых других); 2) эуолигофагия 1-й и 2-й степеней (подавляющее большинство видов); 3) дизъюнктивная олигофагия (отмечена только для *P. picinus*, *P. luteolus* и *P. attenuatus*); 4) полифагия 2-й степени (отмечена только для *P. cucullatus*).

В отношении пищевой специализации и таксономической структуры рода наблюдается довольно высокое соответствие. В большинстве случаев каждая группа видов характеризуется спектром кормовых растений из близких родов и семейств. Близкие группы видов часто трофически связаны с близкими в таксономическом отношении растениями. Это хорошо прослеживается в таких группах, как *napi*, *persicus*, *supreus*, *chrysocephalus*, *pyritosus*, *aereus* – Cruciferae; *picinus* и *luteolus* – Fagaceae; для комплекса *glaber*, выделенного в отдельную секцию, характерно питание многих видов на однодольных (подроды *Semicnema*, *Minicnema*,

группы *cucullatus* и отчасти *gibbosus*) Группы, занимающие обособленное положение в роде, часто характеризуются трофическими связями, нехарактерными для рода в целом. Это, например, группа *attenuatus* (Cannabinaceae).

ВЫВОДЫ

1. На основании исследования морфологии имаго рода *Psylliodes*, выполненного при изучении видов мировой фауны, установлены признаки, пригодные для целей разработки классификации и выявления родственных отношений. Эти признаки касаются: 1) формы и пропорций тела, 2) окраски и скульптуры покровов, 3) строения головы, 4) формы бороздок головы и лобных бугорков, 5) строения верхней губы, 6) верхних челюстей, 7) ног, 8) гениталий самца, 9) гениталий самки.
2. На основе анализа данных признаков разработана классификация рода *Psylliodes* мировой фауны. Установлено, что род подразделяется на 5 подродов, включая номинативный. В составе номинативного подрода выделено 34 группы видов, объединенные в 12 секций. 24 группы выделены впервые. Исследованы родственные отношения между группами видов и подродами.
3. Сравнительно-морфологическое исследование 196 родов подсемейства Galerucinae показало, что род *Psylliodes* занимает изолированное положение как в этом подсемействе, так и в трибе Alticini; обосновано его выделение в монотипическую подтрибу *Psylliodina*.
4. Выявлен фаунистический состав видов рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, насчитывающий 65 видов и подвидов, из которых 56 достоверно отмечены с территории исследуемого региона; для палеарктической фауны установлено 150 видов и подвидов рода.
5. Зоогеографический анализ видов рода *Psylliodes* России и сопредельных стран, а также Палеарктики позволил выделить у них 17 типов ареалов и установить 3 центра многообразия рода: средиземноморский, иранотуранский и восточнопалеарктический.
6. Составлен аннотированный список видов рода фауны Палеарктики, включающий все виды, известные для России и сопредельных стран. Для каждого вида указана полная синонимия, дифференциальный диагноз, распространение, данные по биологии и основная литература.
7. С учетом новых признаков разработаны определительные таблицы для подродов, групп видов и видов рода *Psylliodes* Палеарктики, включающие 118 видов.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Определительные таблицы подродов, групп видов и видов рода *Psylliodes* Палеарктики включают 118 видов из 150 известных для Палеарктической фауны. Для каждого вида приведены рисунки гениталий, а также формы тела, головы, переднегруди, лапок, задних голеней и тегмена для большинства видов.
2. Аннотированный список видов рода *Psylliodes* Палеарктики включает 150 видов и подвидов. Содержит полную синонимию, данные по распространению и основные литературные источники, дифференциальные диагнозы и данные по кормовым растениям.
3. Список изученных родов *Alticini* и *Galerucini* по зоогеографическим регионам.
4. Иллюстрации.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Nadein K. S. A significance of the tegmen structure for the classification of the genus *Psylliodes* Latreille, 1827 (Coleoptera: Chrysomelidae: Psyllioidina) // Тр. Русс. энтомот. общ-ва. 2006. Т. 77. С. 250–254.

Надеин К. С. О таксономической структуре рода *Psylliodes* (Coleoptera: Chrysomelidae: Psyllioidina) // Тез. докл. отчетной сессии ЗИН РАН. Санкт-Петербург. 2006. С. 31–33.

Nadein K. S. On morphological adaptation and distribution of mountain flea-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae) of Europe and Southwest Asia // Тр. энтомот. конф. “Общая и прикладная энтомология в Украине”. Львов, 2005. С. 159–161.

Надеин К. С. Жуки-листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae) Карадагского заповедника // Матер. научн. конф. “Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях”. Симферополь, 2002. С. 176–178.

Надеин К. С. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Украины // Изв. Харьк. энтомот. общ-ва. 2001 (2002). Т. 9. № 1–2. С. 20–21.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

Надеин К. С. Новые виды рода *Psylliodes* Latr. (Coleoptera, Chrysomelidae) из Палеарктики // Энтомот. обозр. 2006. Т. 85. Вып. 4. С. 862–871.

Надеин К. С. Обзор жуков-листоедов группы *Psylliodes saulcyi* All. (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae) // Энтомот. обозр. 2005. Т. 84. Вып. 1. С. 125–139.