

Г. И. САВОЙСКАЯ

КОКЦИНЕЛЛИДЫ



АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

Г. И. САВОЙСКАЯ

КОКЦИНЕЛЛИДЫ

(СИСТЕМАТИКА, ПРИМЕНЕНИЕ В БОРЬБЕ
С ВРЕДИТЕЛЯМИ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА)



Издательство «НАУКА» Казахской ССР
АЛМА-АТА · 1983

Савойская Г. И. Кокцинееллиды: (систематика, применение в борьбе с вредителями сельского хозяйства). — Алма-Ата: Наука, 1983. — 248 с.

В монографии обобщены сведения по систематике, биологии и хозяйственному значению кокцинееллид. На основе многолетних исследований представителей этого семейства автор описывает их морфологию, обсуждает систематику и филогению. Составлены определительные таблицы для 133 видов по личинкам и 180 видов по имаго кокцинееллид. Дана хозяйственная оценка кокцинееллид, указано, какие виды и каким способом могут быть применены в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур.

Книга предназначена для энтомологов, работников охраны природы, сельского и лесного хозяйства, преподавателей вузов.

Библиогр. 436 назв. Ил. 40.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

И. Д. МИТЯЕВ

С $\frac{21008-141}{407(05)-83}$ 77.83.2005000000.

© Издательство «Наука» Казахской ССР, 1983.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Кокциnellиды (*Coleoptera, Coccinellidae*) относятся к числу эффективных энтомофагов многих вредителей сельскохозяйственных культур и представляют значительный интерес для разработки биологического метода борьбы с ними. Использование кокциnellид для подавления вредителей особенно актуально в наши дни, когда остро стоит вопрос ограничения применения пестицидов и замены их биологическими средствами. Однако этому препятствует отсутствие сводки по данной группе энтомофагов, которая могла бы служить руководством по их использованию.

В монографии обобщены сведения по систематике, биологии и хозяйственному значению кокциnellид, полученные автором в результате многолетних исследований этой группы насекомых в Казахстане, Киргизии и других регионах страны, обработки коллекций, хранящихся в центральных музеях, а также анализа литературных данных. Изучена морфология личинок и имаго, выявлены признаки, имеющие таксономическое значение, составлены определительные таблицы для 133 видов по личинкам и для 180 видов по имаго кокциnellид. Сравнительно-морфологический анализ позволил установить вероятные пути эволюционного развития отдельных органов и структур, внести изменения в классификацию семейства.

На основании оригинальных и литературных данных приведена биоэкологическая характеристика кокциnellид, в том числе трофических связей подавляющего числа родов и отдельных видов, имеющих хозяйственное значение. Выделены основные группировки кокциnellид в зависимости от объектов питания, отражающие главное направление трофической специализации видов, рассмотрены особенности развития, стационального и зонального распределения кокциnellид, установлены их основные экологические группировки. В работе дана хозяйственная оценка кокциnellид, отмечены виды, перспек-

тивные для борьбы с вредителями на плодовых, овощных, зерновых, технических культурах и кормовых травах, описаны основные пути их практического использования.

В процессе написания книги с охватом систематики и биологии в сравнительном плане, а также прикладного значения этой группы энтомофагов для сельского хозяйства ряд ценных советов дал академик АН КазССР Е. В. Гвоздев. Если изложение этих вопросов поможет более широкому применению кокцинеллид в биологическом методе борьбы, автор будет считать свою задачу выполненной.

МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА КОКЦИНЕЛЛИД

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В этом разделе главное внимание уделено таксономическому анализу морфологических признаков личинок и имаго кокциnellид и на его основе разработке систематики семейства. Поскольку развитие яиц и куколок кокциnellид кратковременно, классификация их не столь важна для биологического метода борьбы, хотя предпринимались шаги и в этом направлении и составлены определительные таблицы для некоторых наиболее распространенных видов по яйцам (Савойская, 1965а; Klausnitzer, 1969) и куколкам кокциnellид (Рубцов, 1954; Савойская, 1961б, 1965а).

Морфология и систематика личинок кокциnellид долгое время оставались мало исследованными. Вместе с тем перспективность этой группы энтомофагов, уничтожающих вредителей в личиночном и взрослом состоянии, вызывает необходимость умения определять кокциnellид как в стадии имаго, так и личинок. Это особенно очевидно в последние годы, когда разработка порогов численности вредителей и энтомофагов, дающих возможность частично или полностью снять химические обработки при их определенных соотношениях, стала одним из ведущих направлений защиты растений. Все это и послужило предпосылкой для изучения морфологии и систематики личинок и имаго кокциnellид в сравнительном аспекте с целью выявления таксономических признаков и составления определительных таблиц.

Морфология личинок. Морфологии и систематике личинок кокциnellид посвящено мало публикаций. Изучение этой проблемы было начато А. Böving (1917), который впервые дал характеристику 9 трибам личинок и описание *Hypersaspis binolata* Say. J. H. Gage (1920) исследовал морфологию 14 видов личинок американских кокциnellид, относящихся к 11 родам, составил для них определительную таблицу, разработал терминологию структурных элементов покровов личи-

нок кокцинееллид и тем самым дал возможность использовать их в таксономических целях. Н. Strouhal (1926) описал 25 видов палеарктических личинок *Coccinellini* и *Psylloborini*. G. Binaghi (1941) изучил строение 5 видов личинок *Chilocorini*, а также личинок *Scymnus rufipes* Fabr. и *Pullus auritus* Thunb. F. I. van Emden (1949) составил определительную таблицу для 36 видов и 20 родов личинок британских кокцинееллид, отметив, что структуры покровов тела и их терминология им не используются, так как для этого нужны специальные исследования. Очевидно, по этой причине диагнозы видов и зачастую родов громоздки, основаны на мелких признаках. Так, при разграничении родов *Thea*, *Vibidia*, *Halysia* учитывается соотношение длины переднего тибготарзуса к ширине головы, степень склеротизации головы, тогда как эти признаки подвержены колебаниям и таксономическое значение их ограничено. Некоторые роды и большинство видов разделены преимущественно по окраске личинок. Вместе с тем следует подчеркнуть, что этот автор впервые составил определительную таблицу для столь обширного числа палеарктических личинок, а диагнозы некоторых родов и видов до последнего времени были изменены лишь в незначительной степени.

Работа А. Каруг (1950) посвящена личинкам *Epilachninae*. Автор дал исчерпывающее описание личинок 14 видов этого подсемейства и разработал классификацию такого сложного рода, как *Epilachna*, диагнозы 9 видов которого основаны им на особенностях строения усиков, мандибул и покровов тела. По сути он является первым исследователем, начавшим изучение таксономических признаков видового ранга у личинок кокцинееллид.

Н. Sasaji (1968a, 1977) описала 36 видов личинок японских кокцинееллид, относящихся к 22 родам, и составила для них определительные таблицы. Особое внимание она уделяет морфологии и систематике высших таксономических категорий — подсемейств, триб, а также филогении семейства (Sasaji, 1968b). Что касается диагностики родов и видов, то таксономические признаки их разработаны в меньшей степени: разграничение родов и видов трибы *Coccinellini*, например, основано преимущественно на окраске личинок, структура покровов тела учитывается лишь в общих чертах и крайне недостаточно.

Наконец, В. Klausnitzer (1969, 1970b) составил определительную таблицу и краткое описание для 54 видов (из 36 родов) средневропейских личинок кокцинееллид, расширив ее по сравнению с таблицей Ф. И. Эмдена за счет включения видов, диагнозы которых имеются в работах А. Каруг (1960) и других авторов, а также 6 видов: *Lithophilus connatus* Panz., *Adalia conglomerata* L., *Synharmonia lyncea* Ros., *Sospita viginti-*

guttata L., *Calvia decemguttata* L., *Brumus oblongus* Weid., описанных им впервые (Klausnitzer, 1969, 1970b). Кроме того, В. Klausnitzer (1970b, 1971) приводит краткое описание личинок *Coccidula scutellata* Herbst., *C. rufa* Herbst., *Rhizobius litura* Fabr., *Rh. chrysomeloides* Herbst., по которым прежде имелись диагнозы в таблицах.

После того, как F. I. van Emden (1949) опубликовал для полевых условий краткую определительную таблицу по личинкам кокцинеллид, основанную преимущественно на форме и окраске тела, другие авторы, повторяя его, также составляли подобные таблицы (Klausnitzer, Kovar, 1973; Klausnitzer, 1973). Следует отметить, что если прежде появление таких таблиц ввиду малой изученности личинок кокцинеллид было вполне объяснимым, то в настоящее время их целесообразность, вероятно, сомнительна.

Как известно, окраска личинок кокцинеллид в сильной степени подвержена как возрастной, так и индивидуальной изменчивости и не может служить надежным таксономическим признаком. Кроме того, в таких таблицах не удастся избежать деталей строения покровов тела, в частности струм, парасколий, сентусов, сколий, даже общие черты которых можно рассмотреть лишь на тотальных микроскопических препаратах. Вряд ли такие таблицы смогут облегчить диагностику личинок кокцинеллид в полевых условиях. К тому же знания по их морфологии и систематике находятся уже на таком уровне, когда вполне возможно выделить надежные таксономические признаки и составить таблицы, не вызывающие сомнений.

Если сопоставить количество родов и видов личинок кокцинеллид, диагнозы которых имеются в определительных таблицах, опубликованных к настоящему времени, то становится очевидным, что таксономические признаки видового ранга личинок кокцинеллид разрабатывались весьма слабо: так, в работах J. H. Gage (1920) представлены диагнозы 14 видов из 11 родов, H. Strouhal (1926) — 25 видов из 19 родов, F. I. van Emden (1949) — 36 видов из 20 родов, H. Sasaji (1968a) — 36 видов из 22 родов, В. Klausnitzer (1970a) — 54 видов из 36 родов.

Таким образом, до последнего времени разработка систематики личинок кокцинеллид касалась в основном крупных таксономических категорий — преимущественно триб и родов. Наиболее сложной и трудоемкой работе — установлению видовых диагнозов и полному описанию видов с выделением таксономических признаков видового ранга, за исключением исследований А. Карпур (1950), не уделялось должного внимания. Это объясняется, помимо других причин, трудностью получения материала по личинкам кокцинеллид. В большин-

стве случаев необходимо выведение личинок каждого вида в условиях лаборатории, что, несомненно, затрудняет и усложняет работу.

Нам удалось собрать материал по 86 видам личинок кокциnellид, подавляющее большинство которых были выращены в инсектарии до имаго. Изучение морфологии личинок этих видов с учетом их таксономических признаков позволило разработать классификацию некоторых родов, в том числе и таких сложных, как *Scymnus*, *Exochomus*, *Coccinella*, включив диагнозы 21, 8 и 10 видов соответственно (Савойская, 1955; 1960а, в; 1961б; 1962а, б; 1963а; 1964а, б; 1965б; 1966а; 1968г; 1969б, в; 1970а, б; 1973а).

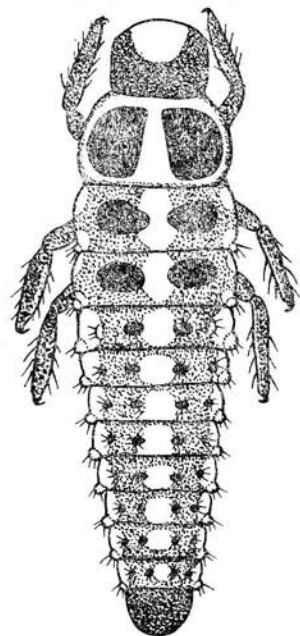


Рис. 1. Личинка *Pseudoharmonia montana*

Наиболее характерен для них темный или серый (реже белый) фон тела, на котором располагаются белые, желтые, оранжевые или красные пятна. Яркая окраска свойственна преимущественно личинкам афидофагов, открыто живущих в колониях тлей. Как нам удалось установить, существует отчетливая связь между окраской личинок и их поведением. Часто, чем подвижнее и активнее личинка, тем ярче она окрашена. Таковы виды родов *Coccinella*, *Coccinula*, *Anatis*,

Впервые изучены личинки трибы *Coelopterini*, значительно расширены сведения по систематике личинок триб *Hyperaspini*, *Scymnini*, *Chilocorini*, *Coccinellini*. Кроме того, опубликованы определительные таблицы для 92 видов личинок кокциnellид Советского Союза (Савойская, 1973а), составлены описания и таблицы для 133 видов личинок кокциnellид Палеарктики.

Личинки кокциnellид относятся к камподеовидному типу, в своем развитии проходят четыре возраста. Личинки I возраста небольших размеров, длиной от 0,5 до 1,2—1,7 мм, лишь личинки крупных видов, таких как *Aiolocaria mirabilis* Motsch., достигают 2,5—3 мм. В последнем, IV возрасте длина личинок в среднем равняется 5—8 мм, а некоторых — 17—18 мм.

Личинки I возраста обычно одноцветно темные или серые, но в дальнейшем приобретают разнообразную и часто яркую окраску.

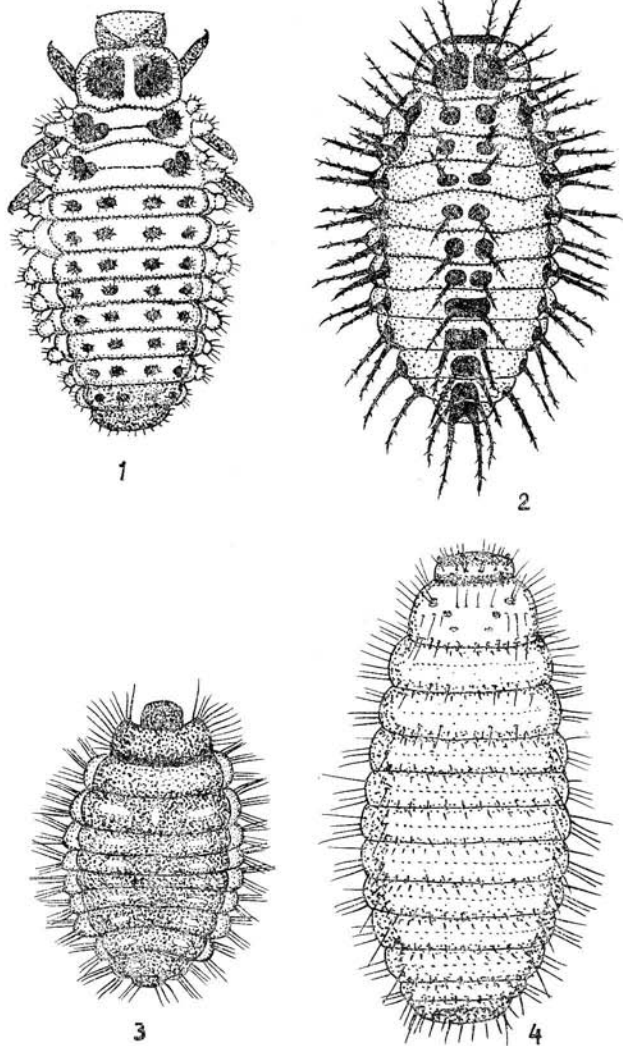


Рис. 2. Различные типы строения личинок: 1 — *Rodolia limbata*; 2 — *Chilocorus rubidus*; 3 — *Platynaspis luteorubra*; 4 — *Oxynychus alexandrae*

особенно *Harmonia axyridis* Pall., *Aiolocaria mirabilis* Motsch., у которых основным в окраске является контрастное сочетание насыщенного черного цвета с оранжевыми пятнами и полосами. Одноцветные, чаще темные личинки характерны для кокциnellид, питающихся кокцидами, их личинки менее активны,

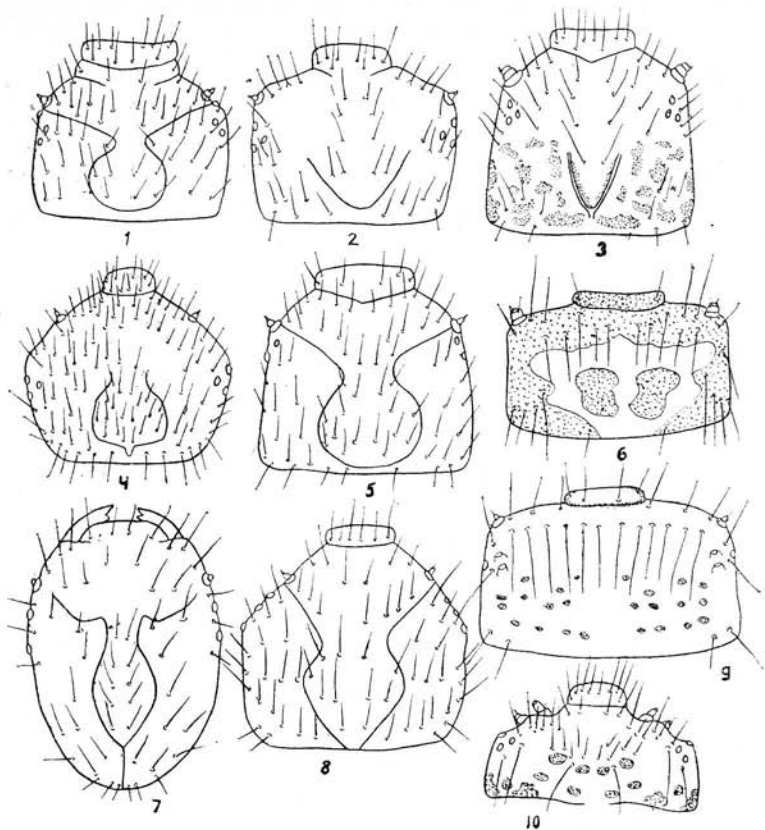


Рис. 3. Строение головы личинок: 1 — *Spiladelpa barovskii kiritshenkoi*; 2 — *Tyththaspis lineola*; 3 — *Bulaea lichatschovi*; 4 — *Thea vigintiduopunctata*; 5 — *Exochomus undulatus*; 6 — *Hyperaspis desertorum*; 7 — *Chilocorus rubidus*; 8 — *Pharoscymnus heptapotamicus*; 9 — *Platynaspis luteorubra*; 10 — *Oxynychus terrae*

не совершают дальних перемещений и сосредоточены в очагах кокцид. У подавляющего большинства видов личинок, питающихся мучнистыми червецами (*Hyperaspini*, частично *Scymnini*), тело покрыто восковидными нитями, что, с одной стороны, прекрасно их маскирует и делает совершенно незаметными в колонии хозяина, с другой — защищает от перегрева и испарения.

Внешний вид личинок кокциnellид довольно разнообразен, (рис. 1, 2), мы выделяем пять габитуальных типов: 1. Кокциnellоидный тип характеризуется веретенообразной формой тела, сравнительно крупной головой, примерно одинаковой

ширины и длины или с небольшими отклонениями в ту или другую сторону, длинными ногами. Он свойствен большинству триб семейства, в том числе *Coccinellini*, *Psylloborini*, *Bulacini*, *Coccidulini*, *Chilocorini*, *Epilachnini*. У *Tytthaspini* тело веретеновидное, но ноги более короткие, эта же черта проявляется у *Scymnini* и *Stethorini*, имеющих к тому же голову небольших размеров. 2. Гипераспидный тип предполагает эллипсоидное, удлинненное тело, выпуклое сверху, сравнительно небольшую голову, ширина которой значительно больше длины, короткие ноги. Особенно отчетливо тип выражен у *Hyperaspini*. 3. К пре-

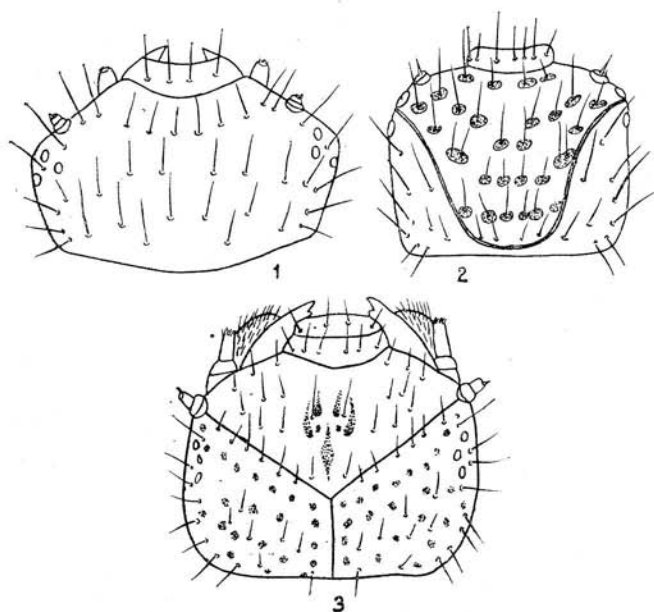


Рис. 4. Строение головы личинок: 1 — *Scymnus subvillosus*; 2 — *Stethorus punctillum*; 3 — *Subcoccinella vigintiqualuor punctata*

дыдущему типу близок целоптероидный тип, характеризующийся эллипсоидной формой тела, но с полушаровидным брюшком, выпуклым значительно сильнее головы и груди, небольшой головой обычных пропорций, ногами умеренной длины. 4. Платинаспидный тип резко отличается от других и свойствен личинкам триб *Platynaspini*, *Aspidimerini*, основные его черты — почти круглое, плоское листовидное тело, маленькая, сильно поперечная голова, очень короткие ноги. 5. Литофилоидный тип характеризуется цилиндрической формой тела, головой обычных размеров и пропорций, короткими ногами (триба *Lithophilini*).

Голова. Голова (рис. 3, 4) чаще округло-четырёхугольная, примерно одинаковой ширины и длины, но у *Hyperaspini*, *Platynaspini* сильно поперечная; бока закруглены в большей или меньшей степени, либо прямые. Обычно она склеротизована полностью, реже — лишь отдельными участками, у *Scymnini* — очень слабо. Фронтальный шов хорошо развит, Y-образный, с удлинённым эпикраниальным швом (*Epilachnini*) или без него (*Coccinellini*, *Coccidulini*, *Psylloborini* и др.). У личинок III—IV возрастов *Scymnini*, *Platynaspini*, *Hyperaspini* фронтальный шов отсутствует. Фронтально-клипеальный шов отчетлив лишь у *Epilachninae*.

Вероятно, исходным состоянием является наличие Y-образного заостренного фронтального шва с хорошо развитым эпикраниальным швом, что характерно для такого архаичного подсемейства, как *Epilachninae*. В процессе дальнейшего развития произошла редукция эпикраниального шва, уменьшалась длина фронтального шва вплоть до его полного исчезновения у личинок таких высокоспециализированных триб, как *Hyperaspini*, *Scymnini*, *Platynaspini*. Наличие эпикраниального шва у личинок трибы *Bulaeini* и рода *Chilocorus* — результат параллельного развития.

Форма головы, соотношение ее длины и ширины, конфигурация и степень развития фронтального шва расцениваются нами как надежные таксономические признаки ранга подсемейств и триб.

Усики 1, 2 или 3-члениковые. Первый членик, как правило, низкий и широкий; второй — обычно длинее первого, иногда в 2—3 раза и тогда цилиндрический. У большинства личинок третий членик небольшой, слабо склеротизован, плохо заметен, но у некоторых *Coccinellini*, а также *Tytthaspini* и *Coccidulini* куполовидный. Второй членик всегда имеет длинную и толстую преапикальную щетинку или более короткий шип.

Наиболее архаичны, очевидно, удлинённые трехчлениковые усики, свойственные большинству видов *Epilachninae*, остальные типы представляют собой модификацию исходной формы. Основная тенденция в развитии усиков личинок кокцинеллид — уменьшение их длины, когда: 1) уменьшается длина члеников, особенно второго и апикального, или 2) сокращается общее число члеников усиков, до двух — одного (рис. 5). Первый путь характерен для менее специализированных триб, таких как *Coccinellini*, или для менее специализированных родов в пределах какой-либо трибы (*Scymnus* s. str. и *Pullus* в трибе *Scymnini*), пищевые связи которых ограничены преимущественно тлями. В эту группировку должны быть включены трибы *Tytthaspini*, *Bulaeini*, *Psylloborini*, личинки которых вторично растительноядны. Разнообразие строения усиков в пределах типа проявляется либо укорочением всех члеников

(завершение этого процесса наблюдается у *Sukunahikonini*), либо изменением длины отдельных члеников, особенно второго и апикального, в различных сочетаниях (*Adonia*, *Hippodamia*, *Semiadalia*, *Spiladelpa*, *Thea*, *Vibidia*).

Двучлениковые и одночлениковые усики характерны для специализированных родов, основными объектами питания которых служат кокциды. Вариации в строении их усиков представлены сочетанием в разных комбинациях различной длины

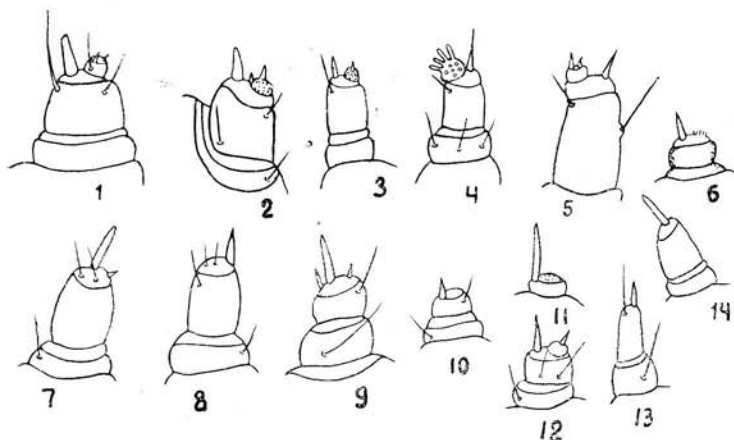


Рис. 5. Строение усиков личинок: 1 — *Coccinella septempunctata*; 2 — *Anisosticta sibirica*; 3 — *Spiladelpa barovskii kiritshenkoi*; 4 — *Thea vigintiduo-punctata*; 5 — *Rodolia fausti*; 6 — *Chilocorus bipustulatus*; 7 — *Exochomus undulatus*; 8 — *Platynaspis luteorubra*; 9 — *Hyperaspis desertorum*; 10 — *Oxynychus terrea*; 11 — *Stethorus punctillum*; 12 — *Scymnus pusillus*; 13 — *Subcoccinella vigintiquatuor-punctata*; 14 — *Pharoscymnus heptopotamicus*

базального и апикального члеников (*Rodolia*, *Oxynychus*, *Pharoscymnus*, *Platynaspis*, *Hyperaspis*, *Sidis*, *Nephus*) или изменением формы и величины единственного членика (*Chilocorus*, *Telsimia*, *Stethorus*).

Особенности строения усиков личинок кокцинеллид весьма ценны для таксономических целей. Количество члеников усиков, степень склеротизации второго членика, форма и величина базального и особенно апикального члеников используются при идентификации триб и родов как признаки, заслуживающие особого внимания.

Мандибулы личинок кокцинеллид по своему строению могут быть разделены на два основных типа. Первый тип — многозубчатые, треугольной формы мандибулы, ретинакула отсутствует (свойственны видам *Epilachninae*, ведущим растительноядный образ жизни и являются, по всей вероятности, исход-

ной формой). У личинок двух других подсемейств — *Coccinellinae* и *Lithophilinae* мандибулы второго типа: серповидные в большей или меньшей степени, на вершине с 1—2 острыми зубцами, ретинакула обычно развита (рис. 6).

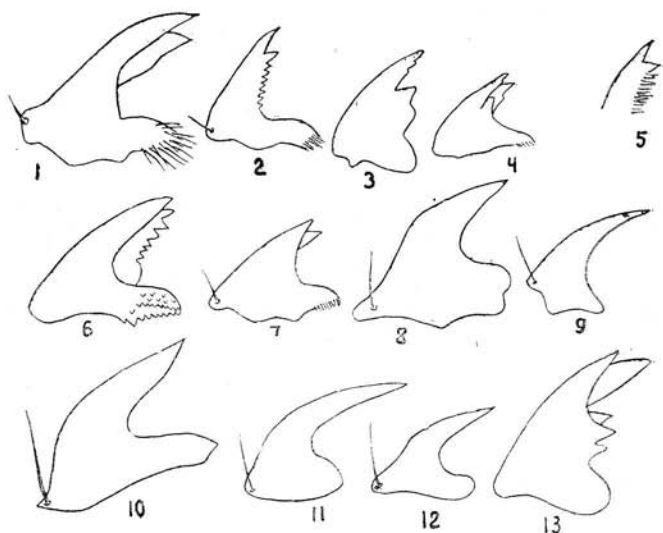


Рис. 6. Строение мандибул личинок: 1 — *Coccinella septempunctata*; 2 — *Anisosticta sibirica*; 3 — *Pharoscyrnus heptapotamicus*; 4 — *Bulaea lichatschovi*; 5 — *Tylthaspis lineola*; 6 — *Halyzia tschitscherini*; 7 — *Chilocorus bipustulotus*; 8 — *Exochomus undulatus*; 9 — *Oxynuchus terrea*; 10 — *Platynaspis luteorubra*; 11 — *Hyperaspis desertorum*; 12 — *Stethorus punctillum*; 13 — *Subcoccinella vigintiquatuor punctata*

В пределах второго типа наблюдается большое разнообразие, что дало возможность в соответствии с принятой нами концепцией развития мандибул выделить еще 9 групп в строении этого органа. Наибольшие отклонения от исходной формы, вызванные изменением способа питания и вторичным возвращением к растительноядному образу жизни, проявляются у личинок *Thea*, *Vibidia*, *Halyzia*, у которых мандибулы с 6—7 зубцами, и *Bulaea* — с 3 зубцами, что до известной степени придает им сходство с *Epilachninae*. Тем не менее оно не отражает общности происхождения и, как всякий параллелизм, маскирует родственные связи этих триб и усложняет задачи таксономического анализа. Несомненно, мандибулы перечисленных родов ведут свое происхождение от 2-зубчатых мандибул типа *Coccinella*. Мы полагаем, что однозубчатые мандибулы, свойственные специализированным родам, преимущественно кокцидофагам и акарифагам, являются завер-

шающим этапом модификации мандибул личинок кокцинеллид.

Наличие ретинакулы на мандибулах личинок кокцинеллид свойственно подавляющему большинству родов, сгруппированных нами во второй тип, отсутствие ее у некоторых родов — *Pharoscymnus*, *Serangium*, *Sukunahikonina* вторично. У всех *Epilachninae* ретинакула не развита и ее отсутствие исходно.

Степень развития ретинакулы в пределах второго типа различна: она часто бывает удлинненной (*Coccinella*, *Coccinula*, *Adalia*, *Synharmonia*, *Adonia*, *Aiolocaria*) либо укороченной (*Harmonia*, *Rodolia*), реже — отсутствует (*Pharoscymnus*, *Serangium*, *Sukunahikonina*). У подавляющего числа родов она покрыта длинными волосками (*Coccinella*, *Coccinula*, *Adonia*, *Aiolocaria* и др.), у некоторых — лишена их (*Stethorus*, *Hyperaspis*, *Oxynychus*, *Platynaspis*), у *Thea*, *Vibidia*, *Halyzia* — с зубчиками, расположенными поперечными рядами, выраженными в большей или меньшей степени.

Сравнительно-морфологический анализ строения личинок кокцинеллид убеждает в том, что многозубчатые мандибулы *Epilachninae* и отсутствие ретинакулы следует принять за предковое, а 1—2-зубчатые мандибулы и развитие ретинакулы — производное состояние этого признака. Исходным типом строения мандибул личинок кокцинеллид мы считаем многозубчатые мандибулы *Epilachninae*. Процесс эволюции этого органа в пределах семейства осуществлялся, вероятно, по пути уменьшения числа вершинных зубцов. Естественно, эта основная тенденция в развитии мандибул личинок кокцинеллид имеет отклонения, обусловленные параллельным развитием некоторых растительноядных родов.

Мы не можем согласиться с трактовкой этого вопроса, изложенной в работе Н. Kamiya (1965b), которая считает наиболее простыми (the most simple type) однозубчатые мандибулы без ретинакулы *Serangiini*, *Sukunahikonini*, *Pharini* и происхождение остальных ведет от них. Напротив, есть все основания полагать, что однозубчатые мандибулы специализированы и являются производными от многозубчатых, а отсутствие ретинакулы характерно для исходных форм.

Строение мандибул имеет существенное значение для классификации личинок кокцинеллид. Общий тип строения мандибул используется при диагностике подсемейств, детали строения, в частности количество и расположение зубцов, — при диагностике триб и реже родов.

Максиллярные щупики личинок кокцинеллид трехчлениковые, лишь у личинок трибы *Noviini* они двучлениковые, а у трибы *Coelopterini* — тонкие, удлинненные (особенно апикальный членик, длина которого в 5—6 раз больше ширины). Интересно отметить, что эта особенность строения максиллярных

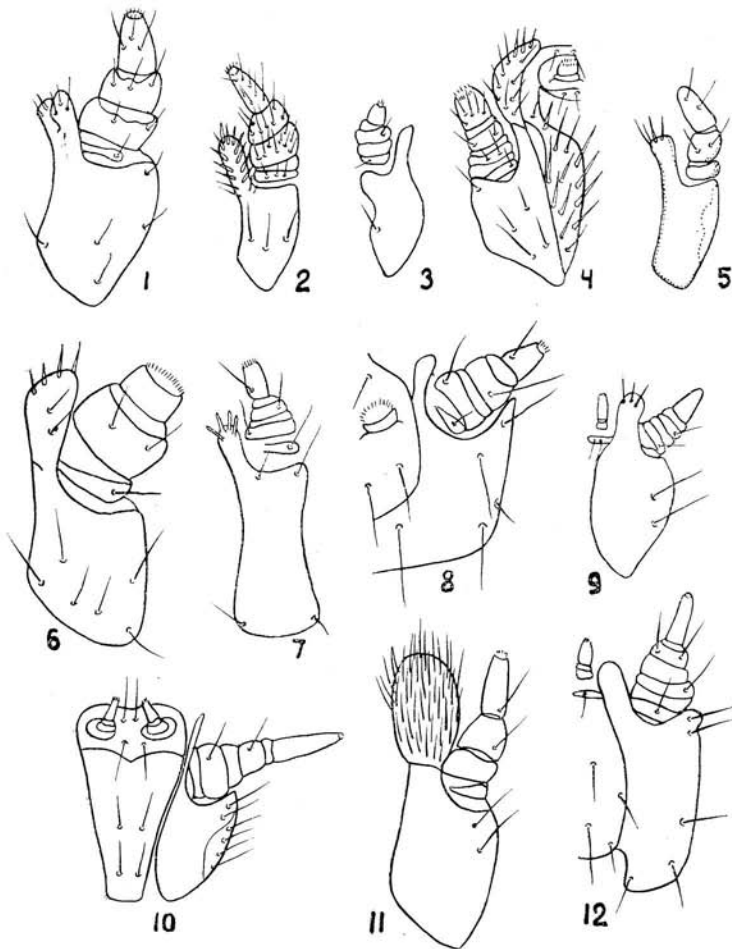


Рис. 7. Строение максилл личинок: 1 — *Coccinella septempunctata*; 2 — *Tytthaspis lineola*; 3 — *Bulaea lichatschovi*; 4 — *Thea vigintiduopunctata*; 5 — *Chilocorus bipustulatus*; 6 — *Rodolia fausti*; 7 — *Exochomus undulatus*; 8 — *Hyperaspis desertorum*; 9 — *Stethorus punctillum*; 10 — *Pharoscyrnus hepapatamicus*; 11 — *Subcoccinella vigintiquatuoropunctata*; 12 — *Scymnus pusillus*

щупиков сохраняется у имаго и также служит хорошим диагностическим признаком триб. Наблюдаются также различия в общей длине максиллярных щупиков, в соотносительной величине и степени опушенности их члеников. Однако таксономический вес этих признаков невелик.

Строение галеа более разнообразно и представляет большой интерес для таксономических целей. Массивная, удлиненно-овальная галеа, обычно косо срезанная на вершине и по-

крытая множеством волосков, свойственна *Epilachninae*. У личинок кокциnellид двух других подсемейств галеа небольших размеров, закругленная или заостренная на вершине, с немногочисленными волосками. Отклонения от этого типа по последнему признаку наблюдаются у *Psylloborini* и *Tytthaspini*, причем у первых галеа покрыта густыми короткими и толстыми щетинками, у вторых — множеством тонких щетинок, что сближает эти трибы с *Epilachninae* (рис. 7). Как уже отмечалось нами прежде, в строении *Epilachninae* и *Psylloborini*, *Tytthaspini* (а также *Bulaeini* по другим морфологическим особенностям) много общих черт, что связано с растительноядным образом жизни представителей этих триб.

Лабиальные щупики 1—2-члениковые. Субментум различной формы, часто цилиндрический. У личинок *Psylloborini* и *Coelopterini* он сужен у основания, у *Hyperaspini* и *Tytthaspini* широкий, поперечный, у *Psylloborini* покрыт густыми палочковидными щетинками, у *Tytthaspini* — густыми тонкими и ко-

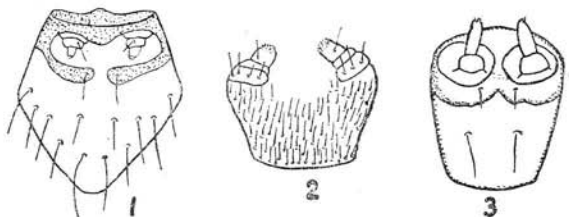


Рис. 8. Строение лабиума личинок: 1 — *Coccinella septempunctata*; 2 — *Tytthaspis lineola*; 3 — *Chilocorus bipustulatus*

роткими щетинками, у личинок остальных триб — редкими длинными щетинками. В строении лабиума можно выделить мало признаков, представляющих таксономическую ценность, тем не менее степень опушенности субментума щетинками, их форма могут быть использованы при разграничении триб (рис. 8).

Грудь. У большинства личинок переднегрудь значительно длиннее и уже средне- и заднегруды и отличается от них по структуре. Дорзум переднегруды имеет 2 или 4, реже — 6 склеротизованных щитков. Они квадратные, округло-квадратные или удлиненные, размещены продольно. Дорзум средне- и заднегруды с 2 щитками овальной, продолговатой, реже — округлой формы, расположенными поперек сегментов. По наружным краям щитки покрыты щетинками, халазами, парасколиями, сентусами или сколиями. Плевриты средне- и заднегруды с различными структурами, аналогичными таковым на плевритах брюшных сегментов.

Строение щитков переднегруды личинок кокциnellид дает богатый материал для сравнительно-морфологического ана-

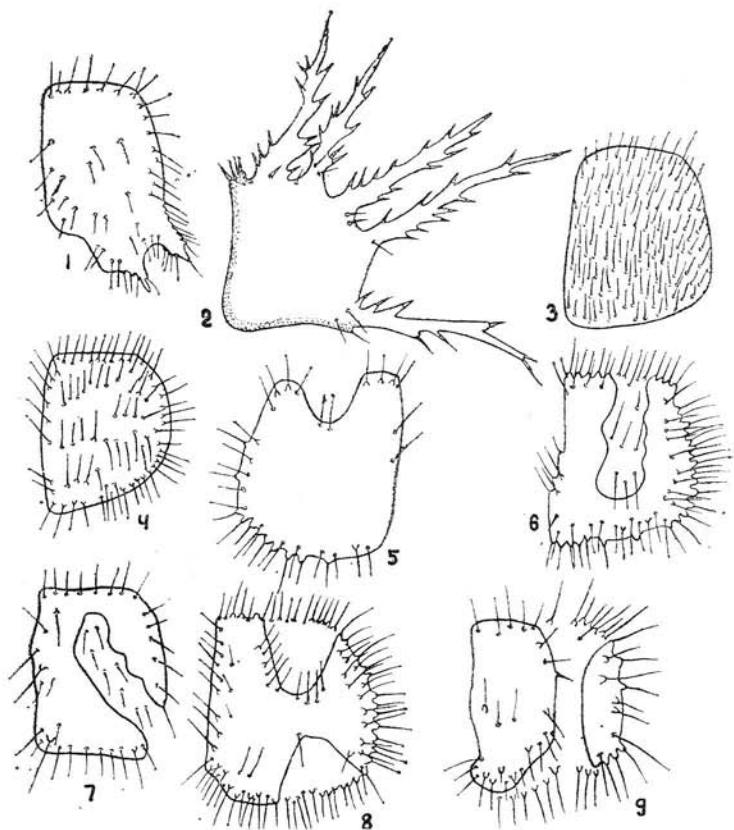


Рис. 9. Строение щитков переднегруди личинок: 1 — *Anatis ocellata*; 2 — *Chilocorus rubidus*; 3 — *Neomysia oblongoguttata*; 4 — *Spiladelphia barovskii kiritshenкои*; 5 — *Coccinula principalis*; 6 — *Semiadalia notata*; 7 — *Brumus jacobsoni*; 8 — *Coccinella reitteri*; 9 — *C. quinquepunctata*

лиза и филогенетических построений. Есть основания полагать, что к предковому состоянию следует отнести наличие на переднегруди двух массивных щитков, занимающих почти весь тергит. Этот признак наиболее распространен в семействе и свойствен подавляющему большинству видов. Главная тенденция в развитии структур на переднегруди проявляется в уменьшении величины и степени склеротизации щитков вплоть до их полного исчезновения у *Platynaspini* и *Hyperaspini*. При этом уменьшается площадь щитков при сохранении их числа или происходит дробление каждого щитка на два и более с параллельным уменьшением их величины. Первый путь менее распространен, отмечен у некоторых видов, второй дает самые разнообразные комбинации (рис. 9, 10).

Начальный этап разделения щитков на медиальные и латеральные выражается в появлении на щитках углубления либо только на вершине (*Coccinula principalis* Ws., *Adalia decempunctata* L.), либо — у основания (*Hippodamia septemmaculata* Deg.), либо одновременно и на вершине, и на основании (*Coccinella nivicola* Men., *C. trifasciata* L.). Исключительно редко щитки расчленяются сбоку (*Brumus jacobsoni* Var.). Так или иначе, этот процесс приводит к полному их разъединению: у *Semiadalia notata* Laich. они так глубоко вырезаны сверху, что фактически можно говорить о наличии самостоятельных медиальных и латеральных щитков, соединенных у основания узкой полосой. У *Coccinella transversoguttata* Fald. и *C. reitteri* Ws. каждый щиток глубоко вырезан с обеих сторон, медиальные и латеральные щитки оказываются соединенными между собой лишь узкой перемычкой.

Дальнейшее проявление этой тенденции идет по пути уменьшения величины медиальных и латеральных щитков с

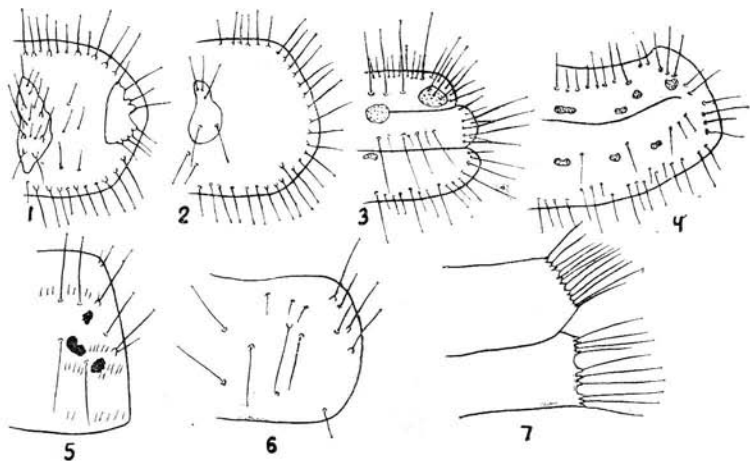


Рис. 10. Строение щитков переднегруди личинок: 1 — *Thea vigintiduopunctata*; 2 — *Vibidia duodecimguttata*; 3 — *Oxynychus alexandrae*; 4 — *O. terrea*; 5 — *Nephus* sp.; 6 — *Scymnus biguttatus*; 7 — *Platynaspis luteorubra*

одной стороны, и дробления медиальных и латеральных щитков — с другой. Уменьшение размеров медиальных и латеральных щитков может происходить одновременно (*Thea*, *Halyzia*) или одного из них — медиального (*Brumus octosignatus* Gebl.) либо латерального (*Coccinella tianshanica* Dobzh.), вплоть до его полного исчезновения (*Vibidia*). Процесс дробления щитков отчетливо проявляется у *Lithophilus*, личинки

которых имеют на переднегрудях 4 медиальных и 2 латеральных щитка.

Следующий этап этого процесса прослеживается в трибе *Scymnini*, где щитки развиты чрезвычайно слабо, едва склеротизованы и заменены бородавками. Тем не менее у *Nephus* на переднегрудях еще сохраняется 6 небольших склеротизованных участков — 2 медиальных и 4 латеральных. Полная редукция щитков на переднегрудях характерна для *Platynaspini* и *Hyperaspini*, однако у *Hyperaspini* на переднегрудях могут присутствовать 6 небольших склеротизованных участков (4 медиальных и 2 латеральных), или их более 10, или они полностью отсутствуют. Слабое развитие щитков у *Scymnini* и полное их исчезновение у *Hyperaspini*, по всей вероятности, связано с появлением на их теле восковидных выделений.

Согласно полученным данным, основная тенденция развития структур переднегрудых проявляется лишь в высших таксонах — преимущественно подсемействах и трибах. Общий тип строения щитков переднегрудых служит хорошим диагностическим признаком. Конфигурация, хетотаксия щитков надежно характеризуют роды, однако в родах *Coccinella* и *Calvia* эти особенности являются признаком подродового ранга. Число щитков на переднегрудях, степень разделения медиальных и латеральных щитков, их величина и форма во многих родах (*Coccinella*, *Adalia*, *Hippodamia*, *Semiadalia*) — таксономический признак вида, тем не менее в других родах (*Coccinula*, *Synharmonia*, *Propylaea*, *Pharoscymnus*) применение его весьма ограничено.

Щитки средне- и заднегрудых слабо развиты или отсутствуют в тех же таксонах, что и щитки переднегрудых. Однако процесс дробления каждого щитка на несколько не характерен для средне- и заднегрудых. Лишь у личинок родов *Vibidia* и *Halysia* наружные и внутренние края щитков склеротизованы настолько сильнее остальной части, что почти утрачивают связь между собой и создается впечатление, что на тергитах средне- и заднегрудых у личинок этих родов располагается по 4 продольных щитка.

По строению щитки среднегрудых однообразны, чаще овальные, продолговатые, более узкие на внутреннем крае (*Coccinella*, *Adalia*, *Propylaea*, *Pharoscymnus*), иногда сужены посередине (*Synharmonia*) и гораздо реже — прямоугольные (*Anatis*, *Aiolocaria*) или круглые (*Coccinula*, *Rodolia*) (рис. 11).

Сравнительно-морфологический анализ выявляет мало особенностей, которые могут быть использованы в таксономических целях. Тем не менее форма щитков среднегрудых служит для диагностики некоторых родов (*Coccinula*, *Coccinella*,

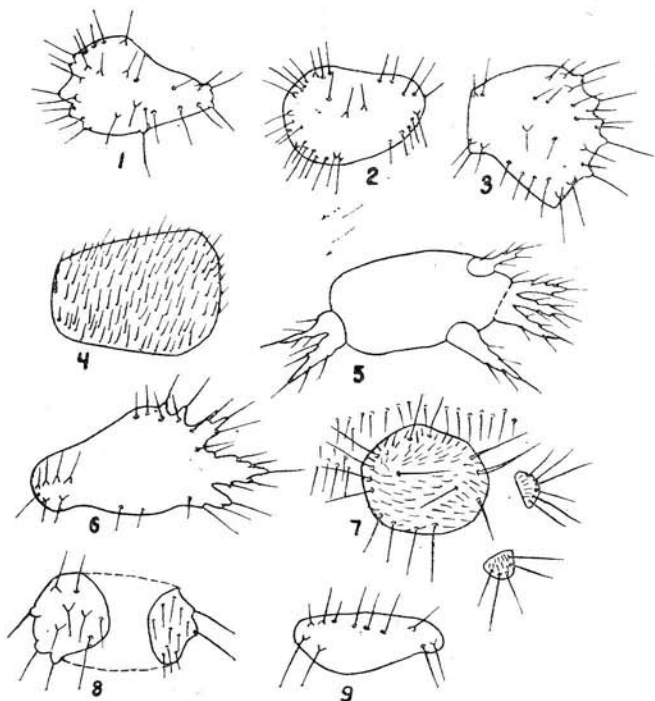


Рис. 11. Строение щитков среднегруди личинок: 1 — *Synharmonia conglobata*; 2 — *Pseudoharmonia montana*; 3 — *Propylaea quatuordecimpunctata*; 4 — *Neomysia oblongoguttata*; 5 — *Harmonia axyridis*; 6 — *Exochomus flavipes*; 7 — *Rodolia jausti*; 8 — *Halysia sedecimguttata*; 9 — *Pharoscymnus auricomus*.

Synharmonia), в целом же применение этого признака весьма ограничено.

Ноги у большинства личинок кокциnellид удлиненные (*Epilachnini*, *Coccinellini*, *Bulaeini* и др.), реже — короткие (*Hyperaspini*, *Stethorini*, частично *Scymnini*). Обычно бедро и тибiotарзус цилиндрические. Иногда бедра широкие, почти квадратные. На вершине тибiotарзуса располагаются апикальные щетинки и тарзальный коготок, у основания которого часто имеется широкий или узкий зубец (рис. 12).

В строении ног форма щетинок и коготка представляет некоторый интерес для таксономических целей. Щетинки на вершине тибiotарзуса бывают плоские или булавовидные. Н. Kamiya (1965b) считает, что эта морфологическая черта может служить для разграничения триб: у *Sukunahikonini*, *Serangiini*, *Pharini* они плоские, у всех остальных триб — булавовидные (Kamiya, 1965b). Однако наши исследования

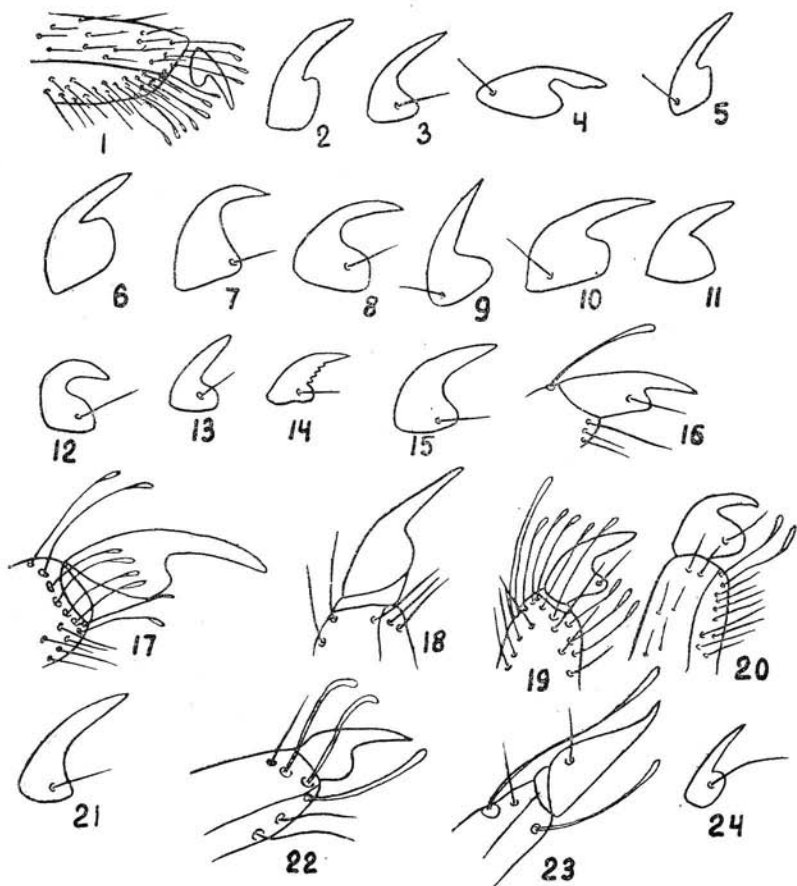


Рис. 12. Вершина тибготарзуса и тарзальный коготок личинок: 1 — *Coccinella septempunctata*; 2 — *C. nivicola*; 3 — *C. undecimpunctata*; 4 — *Adalia decempunctata*; 5 — *Synharmonia oncina*; 6 — *Anatis ocellata*; 7 — *Neomysia oblongoguttata*; 8 — *Calvia punctata*; 9 — *Adonia amoena*; 10 — *Semiadalia undecimnotata*; 11 — *Vibidia duodecimguttata*; 12 — *Halyzia tschitscherini*; 13 — *Anisosticta sibirica*; 14 — *Tytthaspis lineola*; 15 — *Bulaea lichatschovi*; 16 — *Rodolia fausti*; 17 — *Exochomus kiritshenkoi*; 18 — *E. semenovi*; 19 — *Chilocorus rubidus*; 20 — *Henosepilachna chrysomelina*; 21 — *Brumus jacobsoni*; 22 — *Scymnus quadrivulneratus*; 23 — *Pharoscymnus pilosus*; 24 — *Oxy-nychus terrea*

показывают, что у личинок *Pharoscymnus*, относящихся к трибе *Coelopterini* (*Pharini*), щетинки на вершине тибготарзуса занимают промежуточное положение между этими двумя типами, приближаясь скорее к *Telsimiini*, чем к упомянутым выше двум трибам. У многих *Scymnini* щетинки на вершине ти-

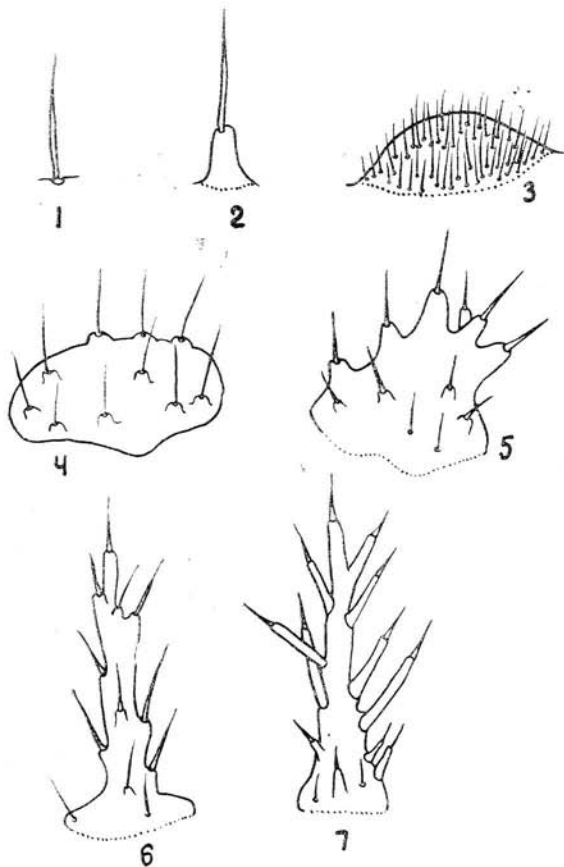


Рис. 13. Структурные элементы покровов тела личинок: 1 — щетинка; 2 — халаза; 3 — бородавка; 4 — струма; 5 — парасколий; 6 — сентус; 7 — сколий.

биотарзуса удлинненно-плоские и, вероятно, образуют связующее звено между истинными булавовидными и плоскими щетинками.

По нашим данным, форма коготка, степень развития и очертания зубца у его основания — вполне хороший признак видового ранга, особенно в таких родах, как *Coccinella* и *Echomus*.

Брюшко. Брюшко состоит из 10 сегментов, последний сегмент смещен на вентральную сторону, сверху не виден и имеет форму присоски. Тергит IX сегмента на вершине чаще всего закруглен, иногда с конусовидным или треугольным

выростом. Последняя особенность встречается редко, но дает возможность диагностировать такие роды, как *Propylaea* и *Calvia*.

Структура покровов брюшка разнообразна, сложна и может служить одним из важных таксономических признаков. По этой причине при описании данного признака личинок кокциnellид необходимо придерживаться строгого разделения понятий и определенной терминологии, без правильного применения которой затруднено диагностирование видов, родов, а иногда и таксонов высшего порядка.

Для обозначения различных структур на теле личинок кокциnellид мы применяем следующую терминологию (Cage, 1920; Peterson, 1951; Crowson, 1955): щетинка, халаза, бородавка, струма, парасколий, сентус и сколий (рис. 13). Щетинка располагается непосредственно на поверхности тела. Хала-

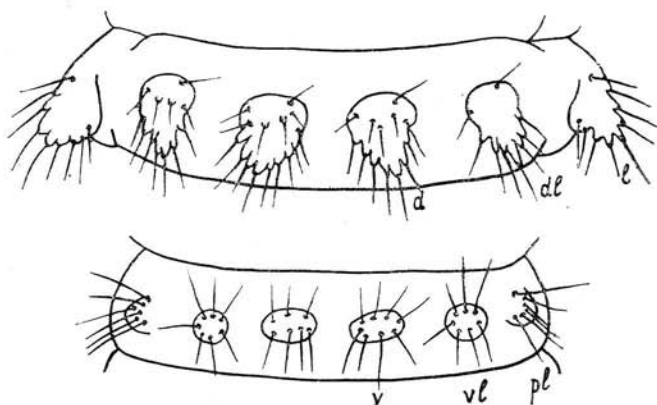


Рис. 14. Строение тергита и стернита IV брюшного сегмента личинок: *d* — дорзальный парасколий; *dl* — дорзолатеральный парасколий; *l* — латеральный парасколий; *v* — вентральная бородавка; *vl* — вентролатеральная бородавка; *pl* — паралатеральная бородавка.

за — щетинка, находящаяся на небольшом цилиндрическом или округлом выросте, называемом основанием. Бородавка — округлый бугорок, покрытый щетинками. Струма — округлый бугорок, несущий халазы с низким основанием. Парасколий — продолговатый выступ, покрытый халазами, если он невысок, то основания хотя бы некоторых халаз удлинены. Сентус — роговидный вырост с короткими ветвями, вооруженными щетинками. Сколий имеет длинные многочисленные ветви с щетинками.

Дорзум первых 8 брюшных сегментов несет ряд из 6 структур (бородавок, струм, парасколий, сентусов, сколий), которые образуют дорзальные (*d*), дорзолатеральные (*dl*) и ла-

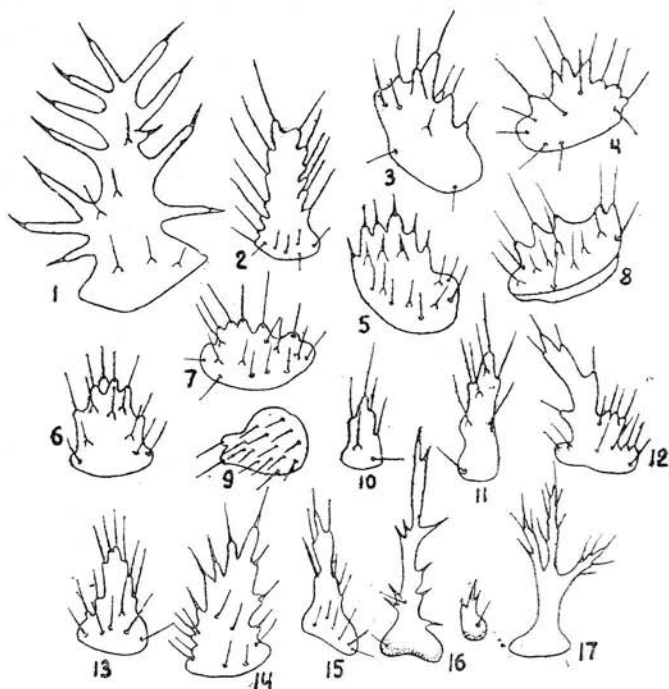


Рис. 15. Детали строения структурных образований тергитов брюшных сегментов личинок. Сколии: 1 — *Henosepilachna chrysomelina*, 2 — *Subcoccinella vigintiquatuor punctata*; парасколии; 3 — *Semiadalia undecimnotata*; 4 — *Coccinella tianshanica*, 5 — *C. divaricata*, 6 — *C. reitteri*, 7 — *C. trifasciata*, 8 — *Adonia amoena*, 9 — *Calvia punctata*; сентусы: 10 — *Brumus jacobsoni*, 11 — *B. mongolicus*, 12 — *Exochomus mongol*, 13 — *E. melanocephalus*, 14 — *E. quadripustulatus*, 15 — *Anatis ocellata*, 16 — *Chilocorus rubidus*, 17 — *Harmonia axyridis*

теральные (l) группы (рис. 14). Соответственно этому бородавки на вентральной поверхности брюшных сегментов называются вентральными (v), вентролатеральными (vl) и паралатеральными (pl). Римская цифра, стоящая за названием структурной группы, обозначает порядковый номер брюшного сегмента (например, d, dl, l I—IV парасколии обозначает: дорзальные, дорзолатеральные и латеральные парасколии на I—IV брюшных сегментах).

Сравнительное изучение структур покровов личинок кокциinelлид позволило выделить три основных типа строения: I — сколии, II — парасколии и их производные, III — халазы и щетинки. Сколии свойственны *Epilachninae*, они однообразны по форме, отличаюсь преимущественно длиной ветвей и щетинок.

Наибольшее многообразие характерно для второго типа, в пределах которого встречаются самые различные сочетания общей длины парасколий, их ветвей и щетинок. По соотносительной величине ветвей мы разделили парасколии на две группы — гомономные и гетерономные. У гомономных парасколий все основные ветви одинаковой длины или с незначительными колебаниями в размерах, они наблюдаются у подавляющего большинства родов. Гетерономные парасколии имеют одну или несколько ветвей, резко отличающихся от остальных по величине и форме, и к настоящему времени известны только у личинок *Aphidecta* и *Calvia punctata* Muls.

Гомономные парасколии образуют всевозможные сочетания основных признаков и разделены нами на две группы —

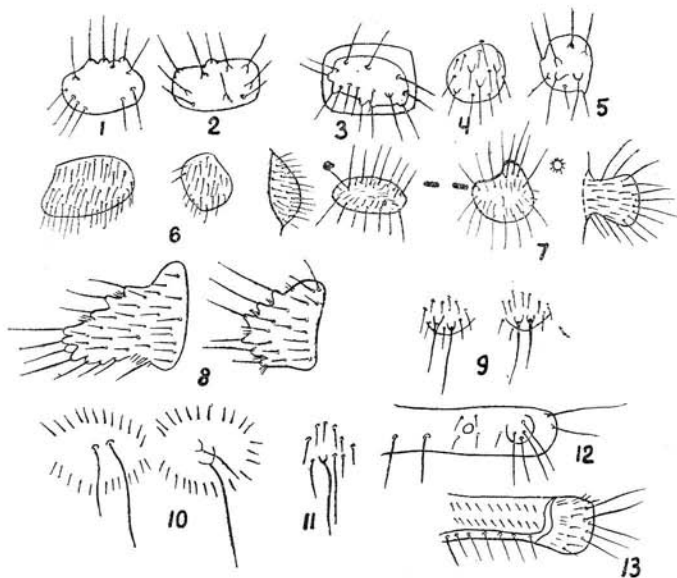


Рис. 16. Детали строения структурных образований тергитов брюшных сегментов личинок, Струмы: 1 — *Coccinula elegantula*, 2 — *Tytthaspis lineola*, 3 — *Bulaea lichatschovi*, 4 — *Halyzia tschitscherini*, 5 — *Thea vigintiduopunctata*; бородавки: 6 — *Neomysia oblongoguttata*, 7 — *Rodolia fausti*; dl и l группы: 8 — *Aiolocaria mirabilis*, 9 — *Scymnus pusillus*, 10 — *S. ornatus*, 11 — *S. quadrivulneratus*; тергиты брюшка: 12 — *Pharoscyrnus tsharinenensis*, 13 — *Oxynychus terra*

удлиненные и укороченные. В свою очередь каждая из этих групп состоит из парасколий с цилиндрическими и круглыми ветвями, а те и другие могут быть с длинными либо с короткими щетинками. Разнообразие типов строения парасколий личинок кокциnellид представлено на рисунке 15.

Мы полагаем, что сентусы и струмы — структуры производные, от парасколий. Сентусы по строению также весьма разнообразны и могут быть разбиты на два основных типа — расчлененные (известные только у *Harmonia*) и нерасчлененные, свойственные многим родам. Нерасчлененные сентусы покрыты щетинками (*Callicaria*, *Synonycha*, *Menochilus*) либо имеют ветви, несущие короткие или длинные щетинки (*Analis*, *Chilocorus*, *Exochomus*).

Струмы более однотипны по своей структуре, они характерны для *Coccinula*, *Anisosticta*, *Tytthaspis*, *Bulaea*, *Thea*, *Vibidia*, *Halysia*, *Coccidula* (рис. 16). Их строение мало отличается у представителей разных родов и даже может быть идентично у видов одного рода (*Coccinula*).

Видимо, производной структурой от струм являются бородавки. Они наиболее развиты у *Neomysia* и *Rodolia*. У *Scymnus s. str.* и *Pullus* бородавки уже частично заменяются щетинками и халазами: отчетливо развиты только I бородавки, dI и особенно d бородавки обычно замещены группами щетинок.

Халазы и щетинки свойственны *Scymnus s. str.* (part.), *Nephus*, *Sidis*, *Hyperaspis*, *Oxynychus*, *Platynaspis*. Пути их развития хорошо прослеживаются в пределах подрода *Scymnus s. str.*, где часть видов имеет еще развитые бородавки, тогда как у других бородавки полностью заменены щетинками и халазами. Этот тип наиболее характерен для *Hyperaspis* и *Oxynychus*, у которых тергиты брюшка покрыты множеством щетинок и халаз. У *Platynaspis* халазы и щетинки сосредоточены лишь по бокам сегментов.

По принятой нами концепции развития структур покровов личинок кокцинеллид предковыми структурами следует считать сколии и парасколии, возникшие, вероятно, от одного исходного типа. Очевидно, парасколии в дальнейшем развитии дали, с одной стороны, сентусы, с другой — струмы, от последних ведут свое происхождение бородавки. Наличие халаз и щетинок носит явные следы специализации. Следует особо подчеркнуть, что ни один морфологический признак личинок кокцинеллид не включает в себе столь богатой информации и не имеет такого таксономического значения, как образования покровов тела. Общий тип этих структур — надежный признак при диагностике подсемейств и триб, исключая трибу *Coccinellini*, где он является признаком родового ранга. Величина, конфигурация структур, степень развития щетинок дают возможность уверенно диагностировать виды.

Направление основных путей развития структур тела личинок кокцинеллид, принятое нами, противоположно изложенному в работах Н. Камиуа (1965b). Этот автор считает, что наиболее примитивной формой образований покровов тела

являются щетинки и халазы, типичные для *Hyperaspini*, а от них ведут свое происхождение все остальные типы, обозначенные им как специализированные, среди которых высшую ступень развития занимают сколии *Epilachnini*.

Известно, что при филогенетических построениях решающим критерием является степень надежности определения исходных и производных признаков. Сравнительно-морфологический анализ строения личинок кокцинеллид позволил выделить предковые и производные признаки личинок кокцинеллид и установить пути развития последних. Мы полагаем, что исходными признаками личинок кокцинеллид является развитие эпикраниального и фронто-клипеального шва на головной капсуле, многозубчатые мандибулы, трехчлениковые удлинненные усики, массивные щитки на тергитах переднегруди, наличие на брюшке сколий и парасколий. К производным признакам следует отнести развитие фронтального шва на голове, 1—2-зубчатые мандибулы, 1—2-члениковые усики, слабо склеротизованные щитки или их полное отсутствие на тергитах переднегруди, присутствие на брюшке халаз и щетинок.

При анализе признаков необходимо исключить случаи параллельного развития, затрудняющие выяснение истинных родственных связей (многозубчатые челюсти у *Bulacini* и *Psylloborini*, сильно опушенная галеа у *Tythaspini* и *Psylloborini*, эпикраниальный шов у *Bulacini* и *Chilocorus*).

Вероятно, при оценке морфологических признаков личинок кокцинеллид Н. Kamiya (1965b) было допущено неверное их толкование и признаки исходные (primitive) были приняты как производные (specialized). Кроме того, при выяснении филогении кокцинеллид автор придает большое значение наличию на теле личинок восковидных выделений. Мы полагаем, что эта черта морфологии личинок кокцинеллид носит адаптивный характер и ее роль в выяснении родственных связей между таксонами ограничена. Так, личинки триб *Scymnini*, *Hyperaspini*, *Coelopterini* сверху покрыты восковидными выделениями, развитыми в большей или меньшей степени. Эти образования непосредственно защищают их от испарения и способствуют отражению солнечных лучей, к тому же тело личинок сверху более или менее выпукло, а снизу, где оно лишено восковидных выделений, плоское и плотно прижимается к субстрату, чему способствуют также короткие ноги. Данные признаки, несомненно, являются адаптивными к условиям обитания в аридных и семиаридных ландшафтах. Примерно треть видов триб — среднеазиатские эндемики, их роды и подроды (*Hyperaspis*, *Nephus*, *Sidis*, *Scymniscus*) сформировались в пределах Древнего Средиземья и являются общими для среднеазиатской и средиземноморской фаун.

Личинки кокцинееллид обладают рядом морфологических черт, характерных для агрессивных хищников. У наиболее активных видов, таких как *Aiolocaria mirabilis* Motsch., личинки имеют сильно выдвинутые вперед ротовые части и тонкие острые мандибулы, обеспечивающие крепкую хватку, а также длинные, сильные ноги с густой щеткой волосков на вершине и хорошо развитую присоску, удерживающую личинку на одном месте. Наличие развитых мембранозных перепонок между сегментами тела дает возможность личинкам вытягиваться в длину, не выпуская добычи. Подобные особенности характерны для многих личинок кокцинееллид. У личинок *Chilocorus rubidus* Норе голова очень подвижная, соединяется с туловищем при помощи хорошо развитого шейного склерита, удлинённая, яйцевидной формы, с выступающими ротовыми частями, что облегчает проникновение под щиток хозяина.

Сравнительное изучение морфологии личинок кокцинееллид дает возможность выделить комплекс признаков, коррелятивно связанных друг с другом. Их взаимозависимость настолько очевидна, что, зная один или несколько признаков, можно предположить существование других, связанных с ними. Например, такие черты, как отсутствие фронтального шва, небольшое число апикальных булавовидных щетинок на вершине тибготарзуса, слабое развитие или полное отсутствие грудных щитков, обедненные структурные образования покровов в виде щетинок или небольших бородавок и восковидные нити на дорзуме тела обычно коррелированы между собой и присутствие одного из них предполагает и остальные или большую их часть.

С другой стороны, хорошо развитые фронтальный шов, грудные щитки, а также наличие парасколий, струм, сентусов или сколий, множество апикальных щетинок на вершине тибготарзуса образуют другой комплекс взаимосвязанных признаков. Наличие эпикраниального шва обуславливает присутствие сколий или сентусов, многочисленные щетинки на максиллах и лабиуме — слабое развитие струм.

Выяснение коррелятивных связей морфологических особенностей личинок кокцинееллид имеет вспомогательное значение в их таксономии и дает возможность судить об общем типе строения и даже предсказывать отдельные его особенности с большей или меньшей долей вероятности, зная лишь один какой-либо признак, коррелятивно связанный с другими чертами. Иными словами, знание этой закономерности позволяет расширить описание личинок кокцинееллид там, где оно сделано неполно.

Личинкам кокцинееллид свойственны возрастные морфологические изменения (Савойская, 1960а, 1974а). Личинки III—IV возрастов ярко окрашены, голова и ноги у них сравнительно

но меньших размеров, чем у одноцветных личинок I—II возрастов. У личинок III—IV возрастов грудные щитки обычно хорошо склеротизованы, а брюшные сегменты имеют прекрасно развитые сколии, сентусы, парасколии, струмы или бородавки. У личинок I—II возрастов эти структуры развиты слабо. Однако они имеют фронтальный шов, который часто достигает основания усиков, тогда как у личинок III—IV возрастов он гораздо короче или отсутствует. Усики и ротовые части изменяются в меньшей степени. Таким образом, в результате сравнительного изучения морфологии личинок кокцинеллид разных возрастов стало очевидным, что окраска, пропорции тела, структуры его покровов при сохранении основного типа подвержены возрастным изменениям.

Окраска личинок кокцинеллид обладает не только возрастной, но и индивидуальной изменчивостью. Даже в старших возрастах ее интенсивность, степень развития тех или иных пятен у личинок одного и того же вида различна. В связи с этим использование таких признаков, как «слабо», «неполностью», или «сильно» окрашен — не желательно, крайне запутывает определительные таблицы и даже исключает возможность правильной идентификации видов. Вместе с тем из этого не следует, что окраска личинок не должна быть включена в их диагностику. Напротив, общие ее закономерности являются таксономическим признаком, заслуживающим всяческого внимания.

Морфология имаго. Изучению морфологии имаго кокцинеллид в мировой и отечественной литературе посвящено много работ. Интерес к этому вопросу, равно как к систематике группы, особенно возрос, начиная с 50-х годов, что, несомненно, обусловлено развитием биологического метода борьбы с вредителями, поставившим перед сельскохозяйственной наукой необходимость всестороннего исследования перспективных энтомофагов, в том числе и кокцинеллид.

Морфологические особенности отдельных видов кокцинеллид весьма полно описаны Н. Н. Богдановым-Катьковым (1927), N. Tanasievic (1958), U. Kesten (1969), семейства в целом — Н. П. Дядечко (1954), Н. Sasaji (1968b, 1971), нами (Савойская, 1974a), а также С. М. Яблоковым-Хнзоряном (1976).

Несомненный вклад в изучение морфологии кокцинеллид внесли описания новых таксонов и особенно обзоры отдельных родов и триб семейства, в том числе В. В. Баровского (1906; 1909a, б; 1922; 1925; 1926; 1927a, б; 1928), А. П. Семенова-Тян-Шанского и Ф. Г. Добржанского (1923), Ф. Г. Добржанского (1926б; 1927a, б; Dobzhansky, 1925a, b; 1926), В. А. Заславского (1962, 1964), С. М. Яблокова-Хнзоряна (1969; 1970a, б, в; Iablokov-Khnzorian, 1971; 1977; 1979) и ав-

тора (Савойская, 1965б; 1966а; 1968г, д; 1969б, в; 1970а, б; 1971а, в; 1973б; 1975). Из зарубежных работ наибольший интерес представляют публикации R. Bielawski (1955; 1956; 1958; 1959b; 1960; 1961; 1962; 1963а, б; 1968; 1972), V. Günter (1959), H. Fürsch (1960, 1961), A. Kapur (1965), H. Kamiya (1959, 1960, 1961, 1963, 1965), H. Sasaji (1968а).

Габитус имаго кокциnellид более однообразен, чем у личинок, и весьма характерен для семейства в целом, что не дает оснований для выделения габитуальных типов. Вместе с тем различия представителей отдельных триб и родов в некоторых случаях значительны. Для подавляющего большинства родов *Coccinellini*, всех *Epilachnini*, *Noviini* характерны довольно крупное (реже средних размеров) выпуклое, полушаровидное или округло-овальное тело, плотно соединенная с надкрыльями переднеспинка, длинные усики, умеренно длинные ноги (рис. 17).

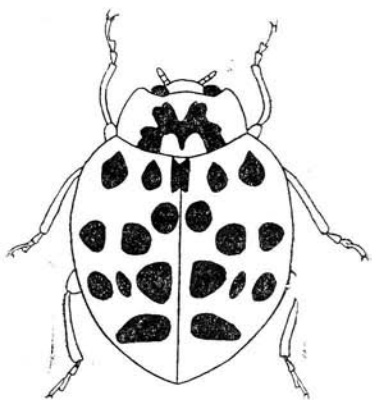


Рис. 17. *Harmonia axyridis*

У *Lithophilini* и *Coccidulini*, родов *Anisosticta*, *Aphidecta*, *Adonia*, *Hippodamia*, *Spiladelpa* и *Halyzia* плоское, узкое, удлиненное средних размеров тело, длинные ноги и усики. Как правило, эти признаки характерны для мезо- и гигрофильных видов, живущих по берегам водоемов (*Hippodamia*, *Anisosticta*), во мху, под камнями (*Lithophilus*), на высокогорьях (*Spiladelpa*) или в лесах (*Aphidecta*, *Halyzia*), однако они не всегда отчетливо выражены, и есть группа родов, занимающая промежуточное положение между этими типами, к их числу относятся *Vibidia*, *Myrrha*, *Semiadalia* и др.

Весьма своеобразны по внешнему облику *Chilocorini* с шаровидным, сильно выпуклым, блестящим телом, с широко распластанными боками наличника и эпиплеврами надкрылий. Тем не менее у видов *Brumus* эти признаки выражены слабо и габитуально этот род близок к *Coccinellini*.

Наиболее отчетлив по габитусу комплекс кокциnellид, объединяющих трибы *Scymnini*, *Stethorini*, *Coelopterini*, *Hyperspini*, *Platynaspini*. Для них характерно плотное, малых размеров тело, круглое или овальное, умеренно выпуклое, с короткими усиками, компактной булавой, короткими ногами, часто помещенными в специальных углублениях на брюшке.

Эта группа включает трибы аридного происхождения и, несомненно, перечисленные выше черты выработались как адаптация к существованию в ксеротермических условиях.

В целом же для кокциnellид, обитающих в зонах с умеренным, достаточно увлажненным климатом — лесах, лесостепях, степях — характерны средние и крупные размеры тела (*Anatis*, *Neomysia*, *Harmonia*, *Coccinella* (part.), *Adalia*). Наиболее крупные виды из палеарктических кокциnellид обитают на Дальнем Востоке с его теплым, влажным климатом (*Aiolocaria*). У кокциnellид, обитающих в аридных и семиаридных зонах, размеры тела небольшие.

Окраска довольно разнообразная, но в общем на надкрыльях она представлена сочетанием темного фона (черного, реже коричневого) со светлыми пятнами (белыми, желтыми, оранжевыми, красными) или, напротив, светлого фона (беловатого, желтого, красного) с черными или коричневыми пятнами. Пятна часто сливаются в продольные или поперечные перевязи. Окраска в пределах отдельных видов чрезвычайно вариабельна, изучению ее закономерностей посвящено много исследований (Добржанский, 1924; Dobrzhansky, 1924; Филиппов, 1961; Лусис, 1928, 1932, 1961, 1971, 1973; Honek, 1975; Sasaji, Akamatsu, 1979). Виды с устойчивой окраской редки, чаще всего надкрылья у них одноцветные. Кроме того, окраска у большинства видов кокциnellид диморфна. Обычно самцы окрашены гораздо ярче самок, в особенности голова и переднеспинка. По этому признаку легко отличить пол, например у *Hyperaspini* и *Scymnini*.

Голова. Округлая, может быть вытянута в поперечном или продольном направлении. Глаза большие, особенно у *Scymnini*, овальные, иногда вырезаны по внутреннему краю (*Subcoccinella*), с мелкими, реже крупными фасетками (*Coccidulini*). У *Chilocorini*, *Platynaspini*, *Telsimiini* наличник по бокам сильно расширен и заходит под глаза, прикрывая основание усиков.

Усики 8—11-члениковые, различной длины, изредка длиннее головы или очень короткие (*Scymnini*, *Stethorini*, *Hyperaspini*, *Noviini*). Булава развита в различной степени, у одних видов слабо выражена (*Noviini*) или, напротив, хорошо отделена от остальных члеников (*Scymnini*, *Coelopterini*). Она может быть почти круглой (некоторые *Scymnini*) или узкой и удлиненной (*Hyperaspini*), ее членики плотно прилегают друг к другу (*Coccinella*, *Adalia* и др.) или располагаются рыхло (*Propylaea*, *Calvia* и др.). Форма последнего и предпоследнего члеников отчетливо различается у отдельных родов (рис. 18, 19).

Вероятно, наиболее архаичны удлиненные 11-члениковые усики с цилиндрическими члениками и слабо выраженной бу-

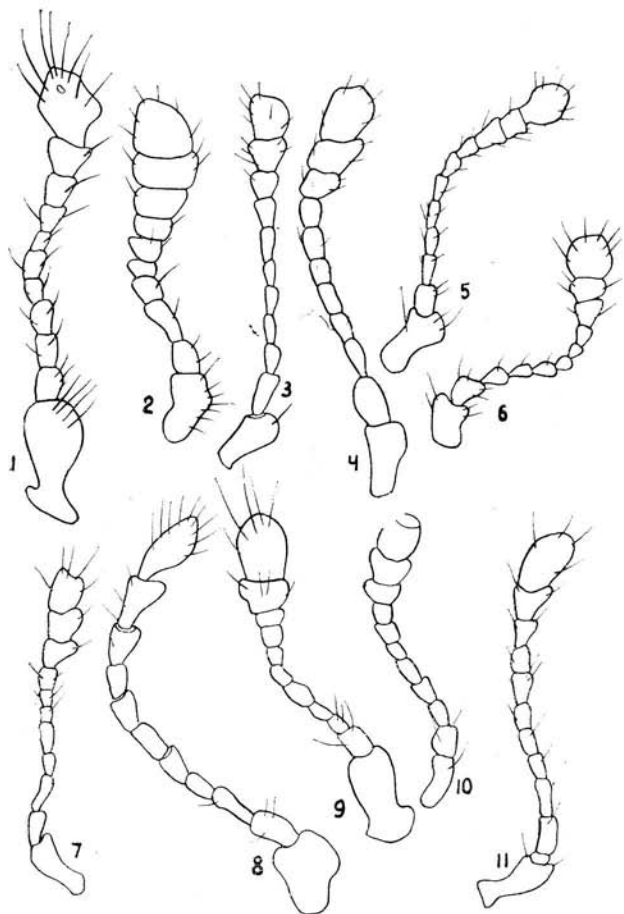


Рис. 18. Усики имаго: 1 — *Subcoccinella vigintiquatuor punctata*; 2 — *Lithophilus* sp; 3 — *Harmonia axyridis*; 4 — *Calvia quatuordecimguttata*; 5 — *Propylaea quatuordecimpunctata*; 6 — *Adalia bipunctata*; 7 — *Coccidula rufa*; 8 — *Halyzia tschitscherini*; 9 — *Tytthaspis lineola*; 10 — *Bulaea lichatschovi*; 11 — *Thea vigintiduopunctata*

лавой (у *Epilachnini*, *Lithophilini*, а также *Coccidulini*, *Psylloborini* и части родов *Coccinellini*).

Можно предположить, что в дальнейшем эволюция этого органа пошла двумя путями: либо сохранялось исходное число члеников с ясно выраженной тенденцией уменьшения общей длины усиков и обособления булавы, либо часть члеников сливались и усики становились 8-, 9- и 10-члениковыми. Первый путь характерен для многих родов *Coccinellini*. У *Coccinella*, *Coccinula*, *Adalia*, *Synharmonia* булава усика хорошо

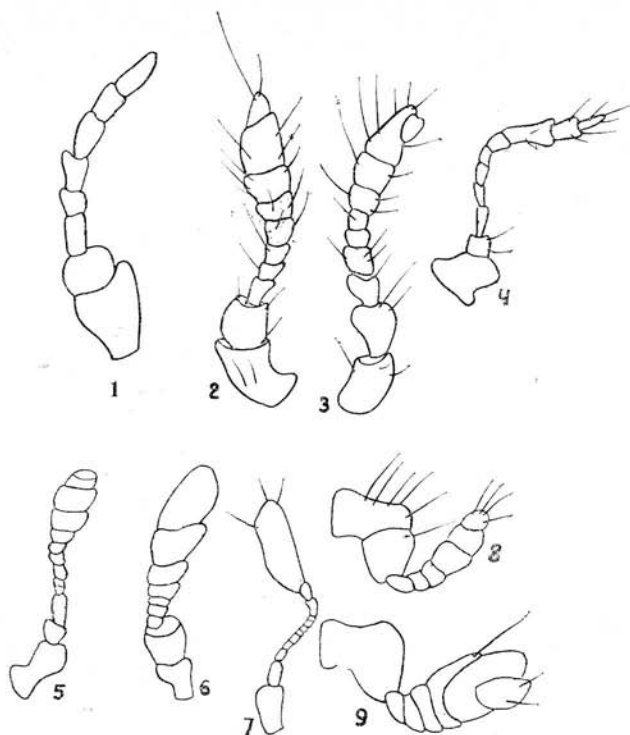


Рис. 19. Усики имаго: 1 — *Rodolia fausti*; 2 — *Brumus mongol*; 3 — *Pharoscymnus tsharinensis*; 4 — *Hyperaspis terrea*; 5 — *Scymnus apetzii*; 6 — *Platynaspis luteorubra*; 7 — *Serangium*; 8 — *Cryptogonus*; 9 — *Telsimia* (7, 8, 9 по Н. Sasaji, 1971)

развита, но остальные членики еще удлинённые, цилиндрические. Однако у *Scymnini* и *Stethorini*, хотя и сохраняется исходное число члеников усиков (одиннадцать), общая длина усика сильно уменьшается за счет укорачивания члеников, многие из которых уплощаются, при этом булава хорошо развита, округлая. Более характерен для семейства в целом второй путь — олигомеризация усиков, сопровождающаяся уменьшением длины отдельных члеников и мощным развитием булав.

У *Hyperaspini* и *Coelopterini* 10-члениковые укороченные усики, несущие черты явной специализации. Уменьшение длины усиков в этом случае шло главным образом не за счет уменьшения числа члеников (длина усика сократилась лишь на один членик), а в результате укорачивания члеников жгута. Особого своеобразия достигает строение булав у *Hype-*

raspini: из трех члеников, образующих булаву усика, два терминальных членика тонкие, удлинённые и служат придатком для крупного базального членика, за счет которого и образуется булава. У *Coelopterini* булава усика образована вторым терминальным члеником, первый очень мал и располагается в углублении второго, недалеко от его вершины.

Дальнейшее развитие процесса специализации усиков наблюдается в пределах триб *Serangiini*, *Platynaspini* и *Aspidimerini*, для которых характерны 9-члениковые усики. У *Serangiini* булава усика образована в результате усиленного развития терминального членика, занимающего $\frac{2}{5}$ общей длины усика. У *Platynaspini* и *Aspidimerini* усики чрезвычайно укорочены за счет плоских члеников жгута, булава хорошо развита, массивная.

Для *Chilocorini* характерны 8—9-члениковые усики при умеренном развитии булавы. У *Rodolia (Noviini)* усики хотя и 8-члениковые, но тем не менее лишены черт специализации: членики жгута удлинённые, цилиндрические, булава практически не выражена, что должно быть отнесено к примитивному состоянию этого органа.

Процесс олигомеризации усиков в пределах семейства, вероятно, более всего выражен у видов *Telsimiini*, у которых усики 7-члениковые и состоят из сильно развитого, удлинённого основного членика, укороченного — направляющего и массивной булавы, включающей пять члеников (терминальный членик — цилиндрический).

Таким образом, основное направление в развитии усиков семейства — олигомеризация их и обособление булавы.

В строении усиков кокциnellид имеется много признаков, пригодных для таксономических целей. Количество члеников усиков, их форма, степень развития булавы могут служить надежными признаками для диагностики триб. Форма члеников булавы усиков используется при разграничении некоторых родов (*Adalia*, *Coccinella*, *Calvia*, *Propylaea*). Некоторые близкие роды разделяются по числу члеников усиков (*Pharoscyrnus* — *Coelopterus*, *Acoccidula* — *Coccidula*, *Chilocorus* — *Brumus*).

Ротовой аппарат ортоптероидный. Верхняя губа в виде небольшой поперечной пластинки, закругленной по бокам. Мандибулы массивные, серповидные, на вершине заострены, с одним-двумя зубцами или многозубчатые (*Epilachnini*). Базальный зубец развит в большей или меньшей степени, у *Epilachnini* он отсутствует (рис. 20). Очевидно, исходной формой этого органа были многозубчатые мандибулы (как у *Epilachnini*), состоящие из 4—5 мощных зубцов, в свою очередь мелко зазубренных, но лишенных базального зубца. Следую-

ший этап развития, можно полагать, представляют двузубчатые мандибулы с базальным зубцом, свойственные хищным кокцинеллидам. Этот тип строения сохраняется у всех триб и родов подсемейств *Coccinellinae* и *Lithophilinae* за исключением вторично растительноядных триб *Bulaeini*, *Psylloborini* и *Tytthaspini*. Однако и для этих триб, как и для других кокцинеллид, характерны два зубца на вершине мандибул, но у *Bulaeini* и *Tytthaspini*, кроме того, внутренний край челюстей мелко зазубрен, а у *Psylloborini* мелко зазубрены вершинные зубцы. Происхождение подобных мандибул от типичных двузубчатых очевидно.

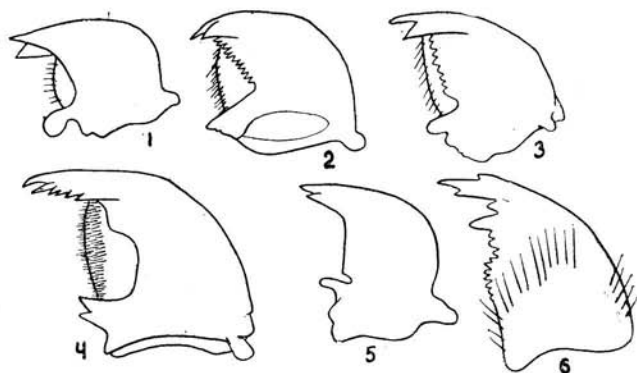


Рис. 20. Мандибулы имаго: 1 — *Coccinella undecimpunctata*; 2 — *Tytthaspis lineola*; 3 — *Bulaea lichatschovi*; 4 — *Vibidia duodecimguttata*; 5 — *Scymnus apetzi*; 6 — *Henosepilachna chrysomelina*

Строение мандибул кокцинеллид, как и других частей ротовых органов, отражает основные направления пищевой специализации отдельных подсемейств и триб и обладает надежными чертами, используемыми для диагностики этих таксономических категорий.

Особенности морфологии максилл несут богатую информацию, пригодную для таксономических целей. Кардо и стипес более или менее однотипны, хотя общие очертания кардо различаются у представителей разных триб. Эта поперечная пластинка, характерная для большинства триб, может быть сильно расширена и увеличена в размерах (у *Platynaspini* она по величине почти равна остальной части максилл) или, напротив, небольших размеров, как у *Coelopterini*, *Tytthaspini* и *Sukunahikonini*.

Лациния в подавляющем большинстве случаев представлена цилиндрическим выростом, покрытым более или менее густыми волосками и щетинками. Галеа весьма разнообраз-

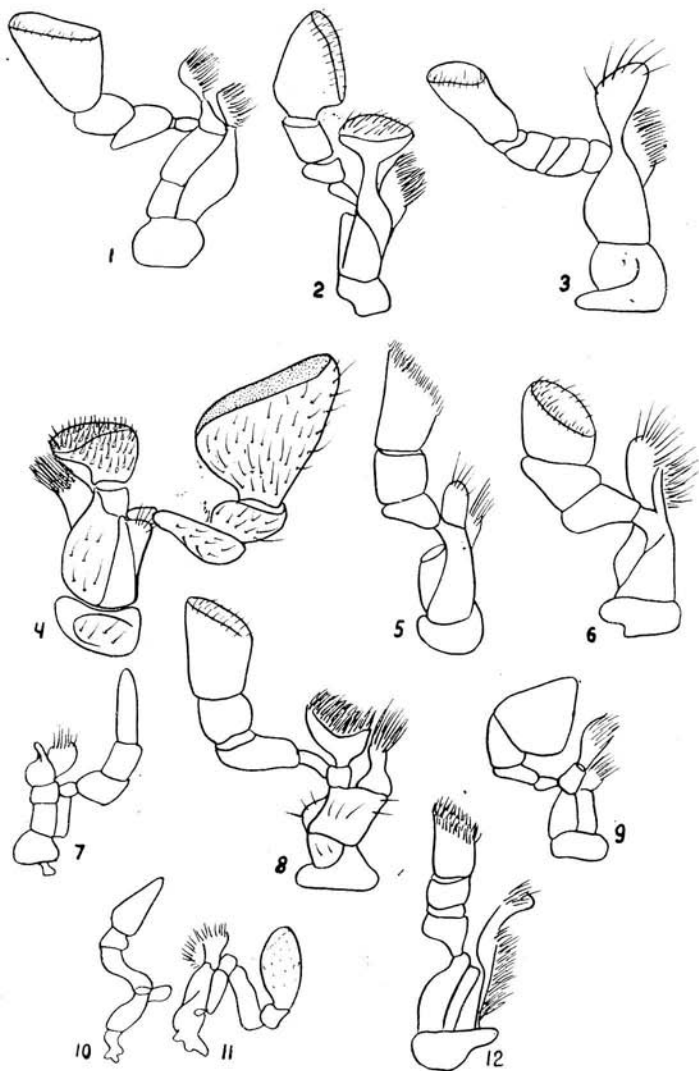


Рис. 21. Максиллы имаго: 1 — *Coccinella undecimpunctata*; 2 — *Tytthaspis lineola*; 3 — *Bulaea lichatschovi*; 4 — *Halyzia tschitscherini*; 5 — *Brumus jacobsoni*; 6 — *Oxynychus terrea*; 7 — *Pharoscyrnus tsharinensis*; 8 — *Henosepilachna chrysomelina*; 9 — *Rodolia fausti*; 10 — *Sukunahikonina*; 11 — *Serangium* (10, 11, по Н. Sasaji, 1968); 12 — *Scymnus apetzi*

ной формы и строения. Она может быть овальной, цилиндрической, округлой, округло-треугольной, округло-квадратной и покрыта щетинками и волосками, развитыми в различной

степени. У *Epilachnini* галеа массивная, округлая или округло-квадратная, покрыта густыми и длинными щетинками. У хищных кокциnellид она значительно меньших размеров и слабо опушена, у *Lithophilini* — цилиндрическая, у *Coccinellini*, *Coccidulini*, *Bulaeini*, *Scymnini*, *Stethorini*, *Platynaspini* — округло-треугольная с негустыми щетинками и волосками. Наибольшего своеобразия галеа достигает у *Psylloborini* и *Tytthaspini*. У *Psylloborini* она массивная округлая, расширена на вершине и покрыта чрезвычайно густыми щетинками, у *Tytthaspini* — грибовидной формы, в виде округлой, вдавленной посредине пластинки, покрытой густыми волосками и сидящей на тонкой ножке (рис. 21).

Максиллярные щупики 4-члениковые, особого разнообразия в строении достигает терминальный членик. У многих триб (*Epilachnini*, *Lithophilini*, *Coccinellini*, *Coccidulini*, *Noviini*, *Tytthaspini*, *Platynaspini*) он топоровидной формы, расширен на вершине и здесь косо срезан. У *Psylloborini* он, сохраняя топоровидную форму, закруглен по внутреннему краю, на вершине сильно расширен, округло вдавлен и покрыт короткими густыми волосками (*Thea*, *Vibidia*, *Halyzia*).

У *Chilocorini* терминальный членик также топоровидный, но значительно сужен, удлинненно-цилиндрической формы, особенно у *Brumus*. У *Bulaeini* он удлинненно-цилиндрический, у *Scymnini* и *Stethorini* — цилиндрический, но его длина лишь немного больше ширины, тогда как у *Hyperaspini* он уже отчетливо поперечный. Однако у всех перечисленных триб терминальный членик на вершине косо срезан. У *Coelopterini*, *Sticholothini*, *Sukunahikonini* терминальный членик максилл сильно удлинен, его длина гораздо больше ширины, на вершине он конический; у *Serangiini* — удлинненно-овальной формы с закругленной вершиной.

Вероятно, топоровидная форма терминального членика была исходным его состоянием. Это подтверждается тем, что именно такой членик характерен для большинства триб семейства и в том числе для такой архаичной трибы, как *Epilachnini*. Густая опушенность терминального членика — тоже архаичный признак. В дальнейшем развитии терминальный членик приобретал цилиндрическую форму, сохраняя прежнюю ширину (*Hyperaspini*, *Chilocorus*) или сильно удлиняясь (*Coelopterini*).

В общем же строение максилл несет комплекс ценных таксономических признаков для определения подсемейств и триб, основные из них — форма и опушенность галеа и терминального членика максиллярного щупика.

Лабialsные щупики 2-члениковые, в большинстве случаев цилиндрические, ментум и субментум у представителей

разных триб имеют различную форму, но этот признак не представляет таксономической ценности.

Грудь. Переднегрудь на вершине прямая, лишь у *Stethorini* округло приподнята и выступает в виде воротничка. Кили развиты или отсутствуют, этот признак имеет значение при идентификации родов (рис. 22). Среднегрудь у некоторых родов (*Synharmonia*, *Harmonia*) впереди треугольно вырезана, у большинства — прямая.

Переднеспинка у основания обычно расширена и закруглена, впереди вырезана в большей или меньшей степени, иногда прикрывает глаза (*Psylloborini*). Бока ее закруглены, основание может быть окаймлено. Щиток хорошо развит, лишь у *Tythaspini* он очень мал.

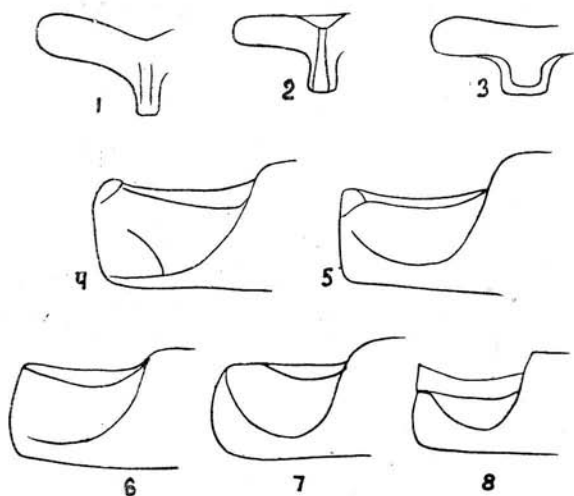


Рис. 22. Переднегрудь и первый стернит брюшка с бедренными линиями: 1 — *Synharmonia conglobata*; 2 — *Scymnus ornatus*; 3 — *Nephus desertorum*; 4 — *Coccinella undecimpunctata*; 5 — *Adalia bipunctata*; 6 — *Scymnus flavellus*; 7 — *Sidis biguttatus*; 8 — *Pullus suturalis*

Надкрылья закруглены, редко их наружные края параллельны друг другу, обычно они узко окаймлены, у некоторых родов широко распластаны. Эпиплевры развиты в большей или меньшей степени, у *Hyperaspini* имеют ямки для колен. Пунктировка надкрылий однотипная или крупные точки перемежаются с более мелкими, иногда они располагаются рядами (*Coccidulini*). Плечевые бугорки, как правило, развиты. У некоторых видов надкрылья на вершине с поперечной складкой или вдоль шва с небольшой вырезкой.

Метэндостернит состоит из основной части (ствола) и ши-

роко расходящихся впереди отростков, которые обозначаются как ветви первой пары, последние примерно посередине наружной поверхности несут ветви второй пары, развитые в большей или меньшей степени. Длина ствола и ветвей различна у представителей различных подсемейств и триб кокциnellид (рис. 23).

Голеи и бедра тонкие, но у *Platynaspini* они расширены и закруглены. Кроме того, у *Noviini* основание голеней по внутреннему краю скошено и здесь с небольшим выступом, а

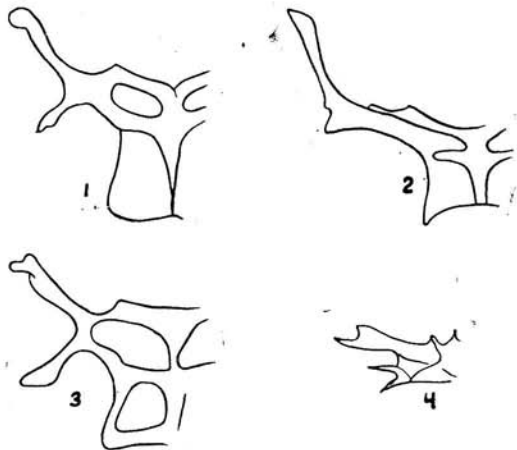


Рис. 23. Метэндостернит: 1 — *Coccinella undecimpunctata*; 2 — *Tytthaspis lincola*; 3 — *Henosepilachna chrysomelina*; 4 — *Lithophilus* sp.

у *Hyperaspini* вершина голеней косо срезана и покрыта рядом щетинок. У *Epilachninae* все голени со шпорами, у *Coccinellinae* они развиты лишь на голенях передних ног. Лапки скрыто 4-члениковые, только у *Lithophilinae* третий членик удлинённый и лапки явно 4-члениковые. Зубец тарзальных коготков поперечный или удлинённый, иногда отсутствует (рис. 24).

Брюшко. Состоит из 5—6 видимых стернитов. Стернит первого брюшного сегмента обычно наиболее широк и снабжен бедренными линиями. Они могут быть полными или неполными, составлять половину, четверть круга или небольшую дугу, занимать лишь переднюю часть стернита или доходить до его середины или заднего края. Иногда они параллельны заднему краю стернита. У некоторых родов бедренные линии раздваиваются в виде буквы V. Строение бедренных линий используется при разграничении родов.

Строение генитального аппарата самцов и самок имеет

весьма существенное значение при диагностике различных таксономических категорий кокциnellид.

Ф. Г. Добржанский первый обратил внимание на значение морфологии генитальных аппаратов кокциnellид для систематики и использовал этот признак для разграничения многих видов (Добржанский, 1921; 1926а, б; 1927а, б; Dobzhansky, 1924; 1925а, б; 1926; 1931; 1941). Однако широкое изучение генитальных аппаратов кокциnellид в таксономических целях началось только в пятидесятых годах. Строению генитальных аппаратов отдельных видов *Coccinellini* посвя-

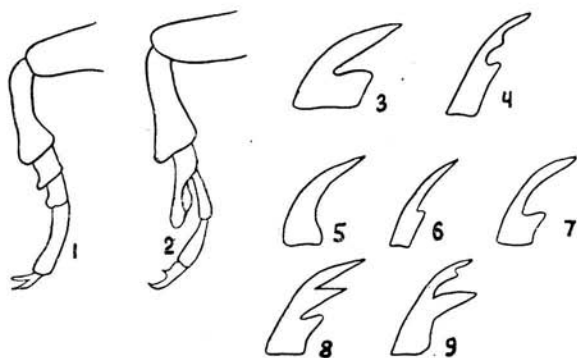


Рис. 24. Тарзус и тарзальный коготок имаго: 1 — *Lithophilus*; 2 — *Coccinella septempunctata*; 3 — *C. divaricata*; 4 — *Adonia variegata*; 5 — *Bulaea lichatschovi*; 6 — *Exochomus semenovi*; 7 — *E. nigripennis*; 8 — *Henosepilachna chrysomelina*; 9 — *Subcoccinella vigintiquatuor punctata*

щены работы R. Dauguet (1949) и W. Y. Watson (1956). Последний автор предпринял попытку использовать строение генитальных аппаратов для выяснения филогенетических связей родов трибы. В работах В. Смирнова особое внимание уделено форме дистального конца сифона и семяприемника (Smirnof, 1956а, б; 1957б; Смирнов, 1957а). Строению генитальных аппаратов отдельных видов средневропейских *Scymnini* посвящены исследования Н. Fürsh (1958, 1960b, 1962, 1965) и G. Stenius (1952), японских видов *Scymnini* — Н. Kamiya (1961).

Р. Белявский при составлении определительных таблиц для кокциnellид Польши и описании новых видов, родовых и подродовых таксонов широко использует строение генитальных аппаратов (Bielawski, 1956; 1958; 1959а; 1961; 1963а, б). Х. Камия-Сасажи изучила строение генитальных аппаратов для некоторых видов кокциnellид Японии (Kamiya, 1961; 1965а, б; Sasaji, 1968; 1974).

В работах отечественных авторов исследованию этого

признака уделяется особое внимание. В монографии Н.П. Дядечко (1954) описано строение генитальных аппаратов подавляющего большинства видов кокциnellид Украины. В. А. Заславский (1965) составляет определительную таблицу для сцимнин европейской части СССР, используя признаки генитальных аппаратов самцов. В описание новых видов кокциnellид неизбежно включаются особенности строения гениталий (Заславский, 1962; 1964; 1966; Савойская, 1962в; 1964б; 1965б; 1969б, в; 1971в; Яблоков-Хнзорян, 1969, 1970а, б, в; 1972).

Тем не менее следует отметить, что до последнего времени морфологические особенности генитальных аппаратов кокциnellид в таксономических целях используются недостаточно. Вместе с тем многие трудно различимые виды хорошо диагностируются именно на основе использования морфологических признаков гениталий.

Нами уделено немало внимания исследованию особенностей морфологии генитальных аппаратов кокциnellид, в том числе таких сложных в систематическом отношении триб, как *Scymnini*, *Coelopterini*, *Hyperaspini*, *Chilocorini*, и составлены определительные таблицы с учетом строения гениталий для 174 видов кокциnellид фауны СССР, в том числе для 120 видов из Казахстана (Савойская, 1968в, д; 1969 в; 1971а, б; 1972; 1973а; 1974а).

Генитальный аппарат самцов состоит из тегмена и сифона. В состав тегмена входят базальная пластинка, базальная лопасть, парные парамеры, трабес. Проксимальный конец сифона образует сифональную капсулу, его дистальный конец несет различные структуры.

Поскольку в работах различных авторов не существует единообразия в наименовании частей гениталий кокциnellид, мы придерживаемся во всех наших публикациях номенклатуры для гетиналий самок, предложенной Ф. Г. Добржанским (1926а), и самцов, приводимой L. Rattan, S. Kanakavalli (1960), которая нам представляется наиболее целесообразной и удобной.

Базальная лопасть различных очертаний: прямая, удлиненная, с почти параллельными боками или приближающаяся к треугольнику, часто округлая. К вершине она обычно суживается, иногда ее вершина загнута вентрально под прямым или тупым углом. У некоторых видов базальная лопасть на вентральной поверхности у основания образует вырост. У большинства кокциnellид базальная лопасть симметрична, лишь у *Hyperaspini* она с асимметричным выростом, расположенным немного ниже вершины. У *Coelopterini* и части видов *Stethorini* базальная лопасть очень тонкая, удлиненная, палочковидная.

Парамеры обычно веретенovidные, на вершине расширены и покрыты более или менее длинными щетинками. У *Platynaspini* парамеры очень широкие, ложковидные. Сифон различной длины. У *Tytthaspini*, *Neomysia*, *Propylaea* он тонкий и длинный, у *Coccinella*, *Adalia*, *Synharmonia* — более короткий и массивный, у *Platynaspini*, *Adonia*, *Hippodamia*, *Semialia* — весьма короткий. Сифональная капсула состоит из двух лопастей, у большинства видов наружная лопасть короче внутренней или они почти равной длины. У родов группы *Hippodamia*, а также *Platynaspini* сифональная капсула очень массивная, но ее наружная лопасть рудиментарна. Дистальный конец сифона бывает лентовидным, крючковидным, округлым, с различными выростами, часто покрыт волосками, иногда образующими веерообразный пучок.

Строение базальной лопасти, параметер и сифона в пределах семейства чрезвычайно разнообразно и представляет у отдельных видов всевозможные сочетания конфигурации и размеров этих структур, что дает немало таксономически ценных признаков.

Общий вид тегмена кокциnellид может быть использован для диагностики родовых и подродовых таксонов. Что касается признаков в строении тегмена, пригодных для диагностики триб, то они свойственны таким специализированным трибам, как *Hyperaspini*, *Coelopterini*, *Stethorini*, *Platynaspini*, у первой базальная лопасть массивная, асимметричная, параметеры утолщенные, густо опушены на вершине, у двух последующих — базальная лопасть тонкая, удлиненная, параметеры также удлиненные, палочковидные, с пучком редких волосков на вершине. У *Platynaspini* параметеры короткие, очень толстые, ложковидные, сифон короткий, с массивной сифональной капсулой. У представителей триб *Coccinellini*, *Psylloborini*, *Bulacini*, *Tytthaspini*, *Coccidulini*, *Noviini*, *Chilocorini* строение тегмена может быть охарактеризовано лишь в общих чертах.

Морфологические особенности параметер — их форма, размеры, опушенность дистального конца сифона — могут быть использованы в диагностике подавляющего числа родов семейства. Очертания базальной лопасти, отношение ее длины к собственной ширине, длине параметер и базальной пластинки, способ расположения волосков и щетинок на вершине параметер, форма дистального конца сифона — весьма ценные и надежные таксономические признаки видового ранга.

Для систематики значительный интерес представляет строение генитальной пластинки и семяприемника самок. Генитальная пластинка овальная, реже округлая, чаще удлиненная. У основания она закруглена, иногда сужена и заострена (*Tytthaspini*, особенно *Stethorini*), на вершине — с более или менее хорошо развитой ручкой (*Coccinellini*, *Chilocorini*) или

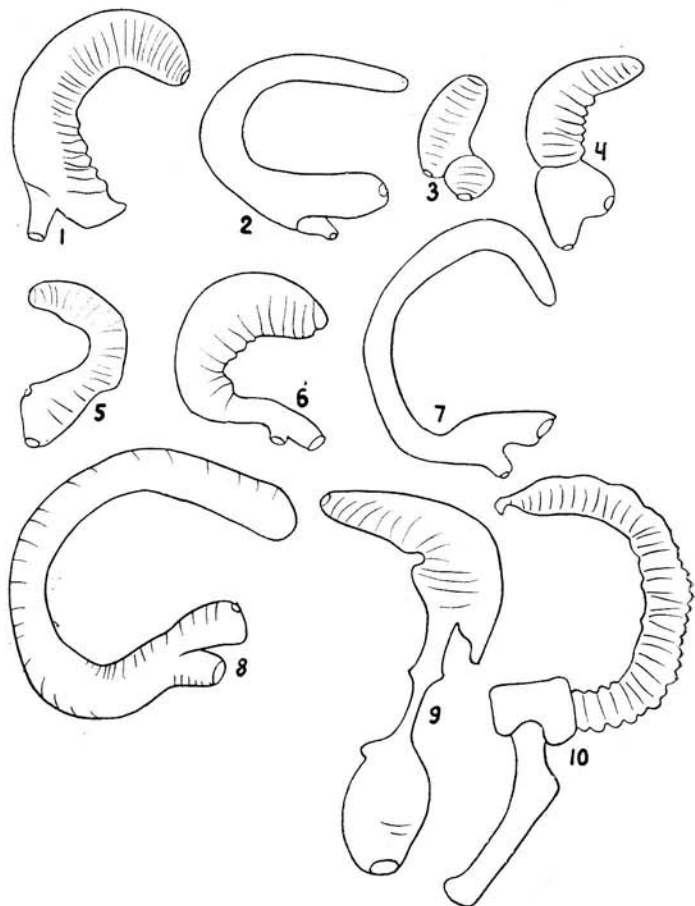


Рис. 25. Семяприемник: 1 — *Coccinella reitteri*; 2 — *C. undecimpunctata*; 3 — *Coccinula redimita*; 4 — *Adalia bipunctata*; 5 — *Semiadalia heydeni*; 6 — *Neomysia gebleri*; 7 — *Anatis ocellata*; 8 — *Calvia punctata*; 9 — *Pseudoharmonia montana*; 10 — *Aiolocaria mirabilis*

без нее (*Scymnini*). Стилюс пуговковидный, конусовидный, округлый или удлиненный, с несколькими длинными щетинками. У *Coccinellinae* он расположен ближе к внутреннему краю генитальной пластинки или на ее вершине, у *Epilachninae* — далеко от внутреннего края.

Семяприемник обычно хорошо склеротизован, округло загнут, С- или подковообразный, состоит из рожка и узелка, от которого часто отходит ветвь. Поскольку из всех структур генитального аппарата кокциnellид семяприемник несет наибольшее число признаков, обладающих таксономической ин-

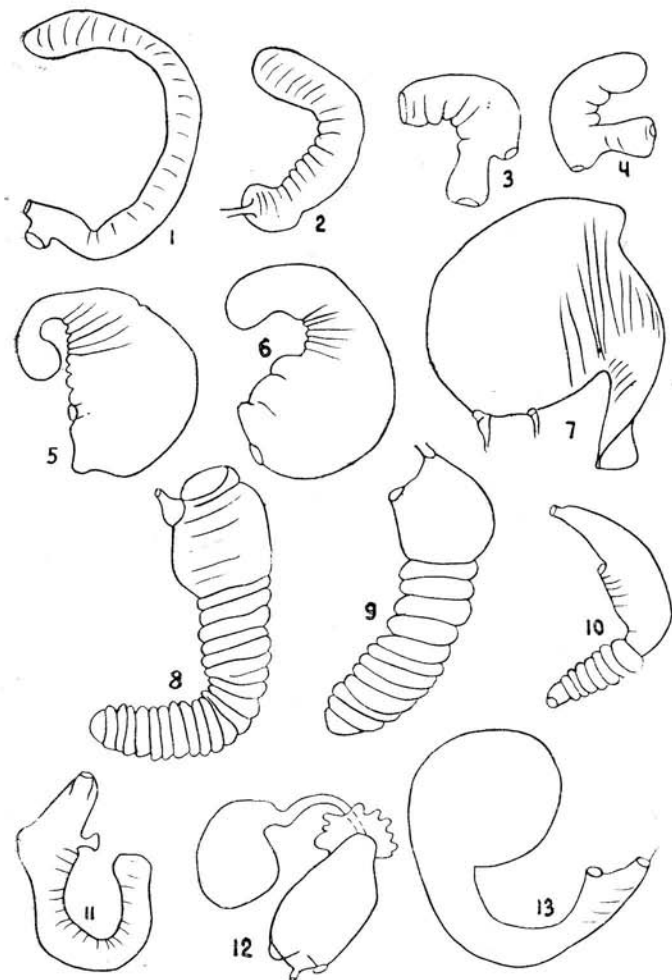


Рис. 26. Семяприемник: 1 — *Halyzia tschitscherini*; 2 — *Coccidula rufa*; 3 — *Tytthaspis lineola*; 4 — *Bulaea lichatschovi*; 5 — *Exochomus semenovi*; 6 — *Erumus jacobsoni*; 7 — *Chilocorus rubidus*; 8 — *Pullus argutus*; 9 — *Nephus fedtshenkoi*; 10 — *Sidis biflammulatus*; 11 — *Platynaspis luteorubra*; 12 — *Hyperaspis desertorum*; 13 — *Rodola jausti*

формацией, рассмотрим подробнее строение этого органа (рис. 25, 26). У *Epilachnini* он изогнут в большей или меньшей степени, слабо склеротизован, ветвь рудиментарна, слита с узелком конусовидной формы, не отчлененным от рожка. У *Lithophilini* семяприемник С-образный, ветвь рудиментарна, узелок короткий.

Очевидно, наибольшего разнообразия семяприемник достигает в пределах трибы *Coccinellini*, здесь представлены самые различные типы его строения — от слабо изогнутого, дуговидного и крючковидного до С-образного и подковообразного, составляющего по очертаниям почти 3/4 круга (*Neomysia*, *Anatis*, *Calvia*). Но для всех этих типов и для трибы в целом характерно наличие узелка и ветви, хотя иногда и небольших размеров. Исключение представляют роды *Adonia*, *Semiadalia*, *Hippodamia*, у которых ветвь не развита, а сливается с рожком. Ветвь может быть массивной и весьма своеобразной по строению, как у *Synharmonia* и *Pseudoharmonia*, где она бочонковидная и соединена с рожком узким каналом. У *Aiolocaria* ветвь семяприемника удлиненная, тонкая, приобретает форму рукоятки.

В пределах трибы *Coccinellini* отчетливо намечается несколько путей в соотносительном развитии частей семяприемника: 1) умеренное развитие узелка и ветви (*Coccinella*, *Adalia*), 2) слабое развитие ветви, при умеренном развитии узелка (*Coccidula*), 3) слабое развитие ветви и узелка (*Propylaea*) почти до полного слияния их с рожком (*Hippodamia*, *Adonia*), 4) удлинение ветви при умеренном развитии узелка (*Anatis*, *Neomysia*, *C. punctata*), 5) мощное развитие ветви (*Synharmonia*, *Pseudoharmonia*, *Aiolocaria*).

У *Psylloborini* семяприемник однотипен — тонкий, подковообразный, с отчетливыми, но короткими ветвью и узелком. У *Tytthaspini* и *Bulaeini* он короткий, толстый, изогнут почти пополам, ветвь хорошо развита и таких же размеров, как изогнутая вершина рожка; узелок короткий и широкий.

У *Coccidulini* семяприемник по морфологии близок к *Coccinellini*, он С-образный, но ветвь и узелок слиты, образуют единую структуру округлой формы, которая не шире вершины рожка. Процесс слияния ветви и узелка характерен и для *Scymnini*. У *Scymnus* s. str., *Pullus*, *Nephus* узелок и ветвь слиты в округлую капсулу, которая немного шире рожка и составляет 1/3—1/4 часть его длины. Напротив, у *Sidis* и *Scymniscus* узелок мощно развит, удлиненно-овальный, сужен на вершине и его длина составляет уже более половины длины семяприемника.

Такая же особенность строения семяприемника характерна и для *Chilocorini*, у представителей которых узелок и ветвь не только слиты воедино, но сильно увеличены в размерах, тогда как рожок, особенно на вершине, отчетливо сужен (*Echomus*, *Brumus*). Этот процесс находит свое завершение у *Chilocorus*, где рожок приобретает вид придатка, а слившиеся узелок и ветвь образуют округлую капсулу.

У *Noviini* наблюдается другая тенденция в развитии этих

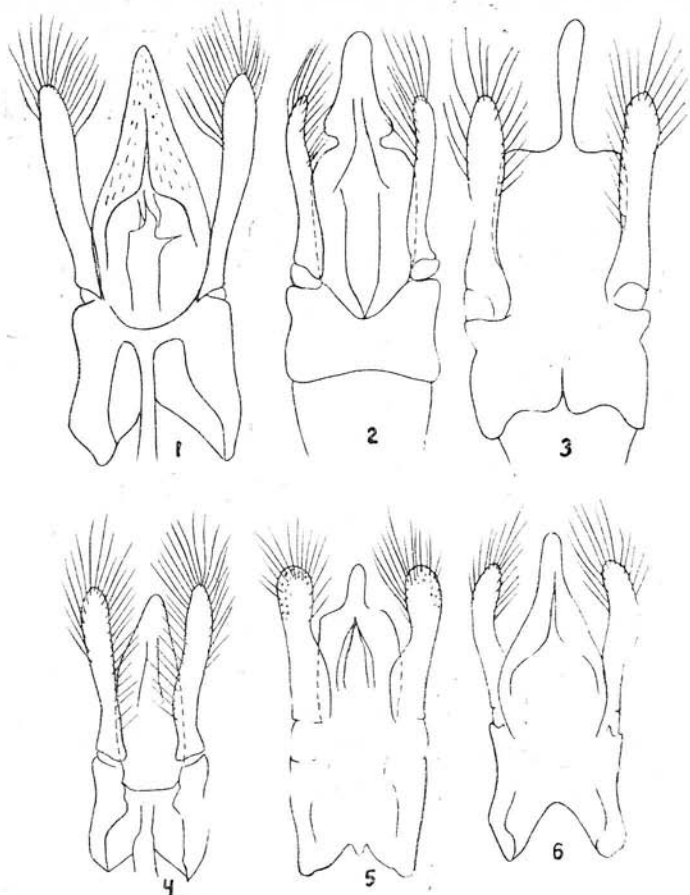


Рис. 27. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Coccinella livicola*; 2 — *C. transversoguttata*; 3 — *C. divaricata*; 4 — *C. hieroglyphica*; 5 — *C. tianshanica*; 6 — *C. reitteri*

структур: рожок становится мощным, колбовидным, а ветвь и узелок короткие, небольших размеров.

Процесс слияния отдельных частей семязприемника приводит к тому, что он может быть слабо развит, представлен едва склеротизованным пузырьком (*Coelopterini*) или вовсе отсутствовать (*Stethorini part.*).

Крайне специализирован семязприемник у *Hyperaspini*, он состоит из слабо склеротизованного рожка, имеющего форму колбы и соединенного тонким каналом с наперстковидным узелком, ветвь не развита.

У *Platynaspini* семязприемник устроен чрезвычайно свое-

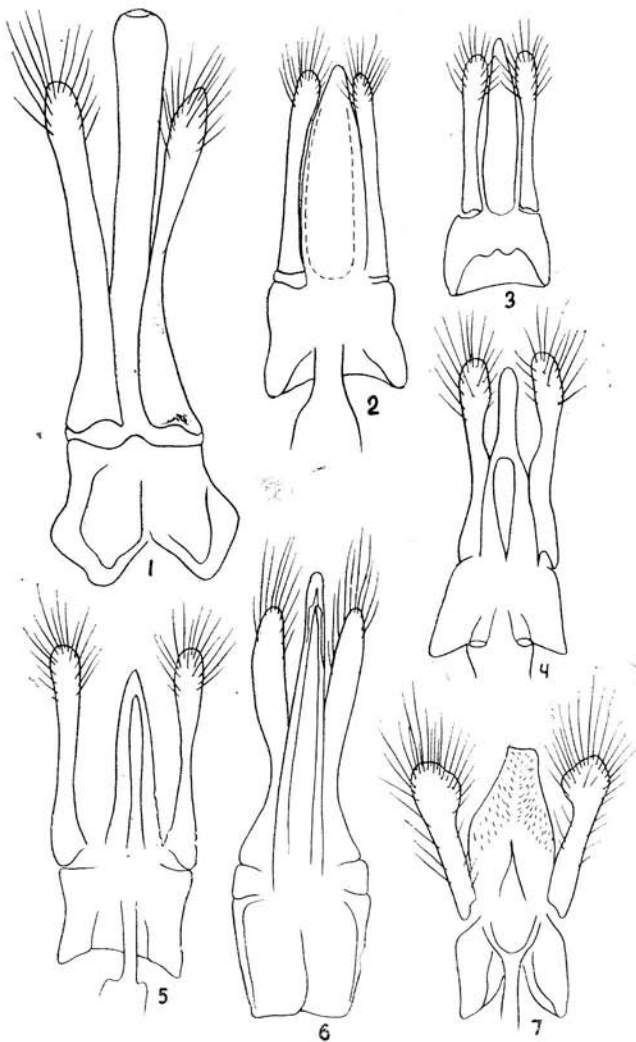


Рис. 28. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Coccinula principalis*; 2 — *C. redimita*; 3 — *C. sinuatomarginata*; 4 — *C. quatuordecimpustulata*; 5 — *C. elegantula*; 6 — *Adalia bipunctata*; 7 — *Synharmonia oncina*

образно: он массивный, толстый, сильно склеротизован, с мощно развитым узелком и рудиментарной ветвью. По очертаниям приближается к гусенице бражника.

Анализ морфологических особенностей семяприемника кокцинеллид позволяет выделить ряд признаков, ценных для диагностики таксонов различного ранга. Общий тип строения,

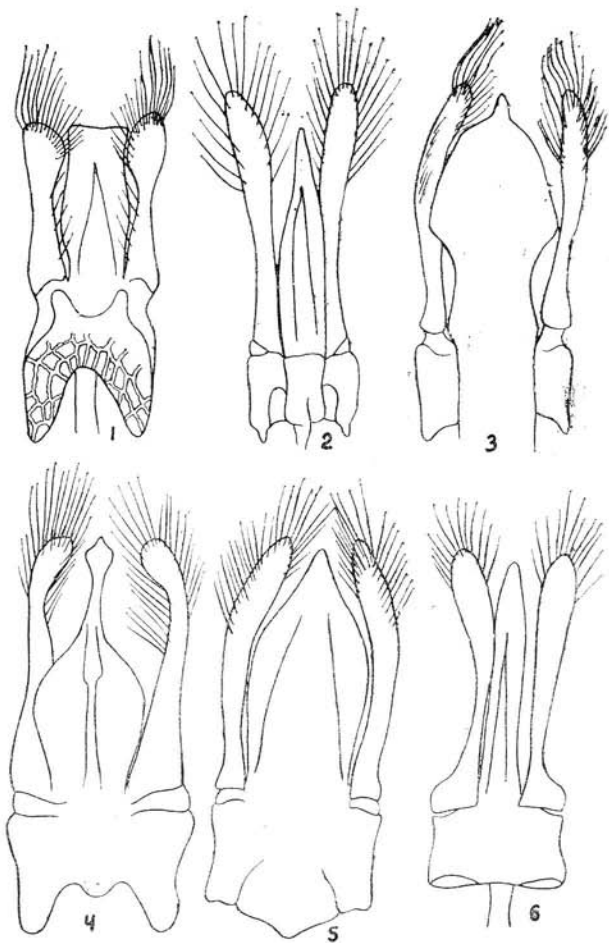


Рис. 29. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Pseudoharmonia montana*; 2 — *Propylaea quatuordecimpunctata*; 3 — *Calvia punctata*; 4 — *C. quatuordecimguttata*; 5 — *Anatis ocellata*; 6 — *Neomysia oblongoguttata*

степень развития семяприемника и его составных частей используются при разграничении трибы и родов. Очертания семяприемника, соотносительная величина узелка и ветви, исчерченность рожка представляют собой надежные видовые признаки.

Сравнительная оценка сходства и различия морфологических особенностей имаго и личинок кокциnellид, выяснение основных тенденций в развитии отдельных структур и органов, установление эволюционных рядов дали нам возможность

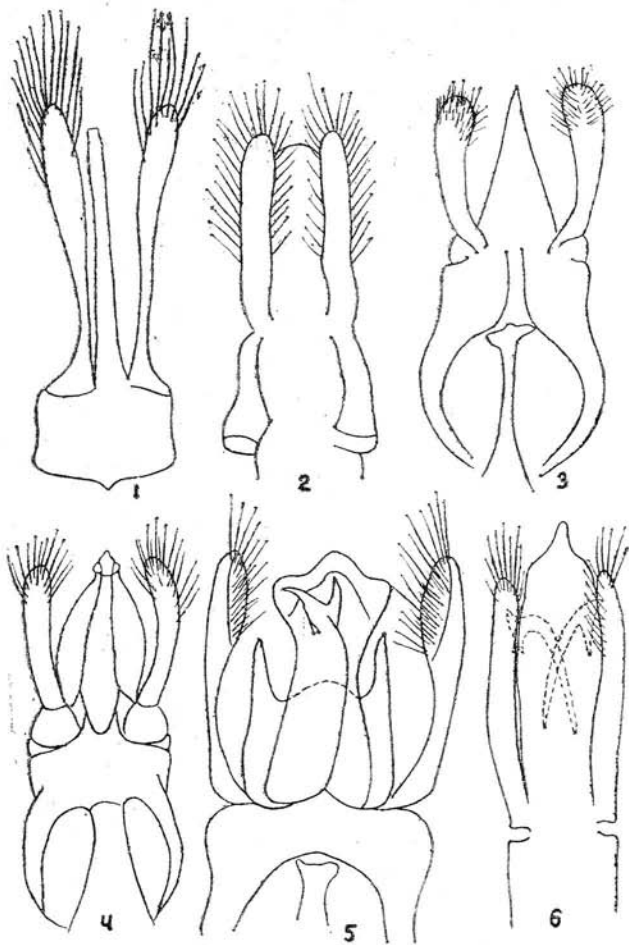


Рис. 30. Строение тергена генитального аппарата: 1 — *Neomysia gebleri*; 2 — *Aiolocaria mirabilis*; 3 — *Adonia variegata*; 4 — *A. amoena*; 5 — *Hippodamia tredecimpunctata*; 6 — *Semiadalia heyderi*.

произвести таксономический анализ признаков и выделить группы, характеризующие таксоны разного ранга.

Вид. В разграничении видов личинок существенное значение имеет степень разделения латеральных и медиальных щитков на тергитах переднегруди, их величина и конфигурация (роды *Coccinella*, *Adalia*, *Hippodamia*, *Semiadalia*, *Brumus*), а также порядок расположения щетинок и халаз (*Synharmonia*, *Exochotus*), их длина и форма (*Oxynychus*, *Hyperaspis*). Еще большую таксономическую ценность представляют осо-

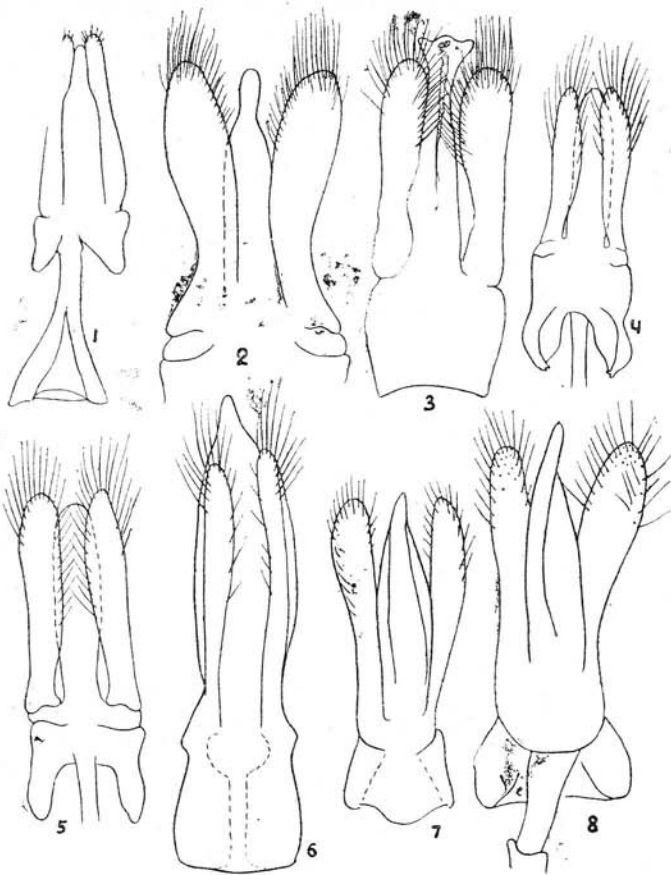


Рис. 31. Строение тергена генитального аппарата: 1 — *Anisosticta novemdecimpunctata*; 2 — *Thea vigintiduopunctata*; 3 — *Halysia tschitscherini*; 4 — *Tytthaspis sedecimpunctata*; 5 — *T. lineola*; 6 — *Coccidula rufa*; 7 — *Chilocorus geminus*; 8 — *Exochomus undulatus*

бенности структурных образований покровов тела. Соотносительная длина парасколий и сентусов либо ветвей и щетинок на них является важнейшим признаком при диагностике видов *Coccinella*, *Chilocorus*, *Exochomus*, *Brumus*. К этой группе признаков также относится форма тарзального коготка, степень развития и форма зубца у его основания. В роде *Pharoscytnus* существенное значение для разграничения видов имеет соотношение ширины тибiotарзуса к его длине и ширине бедра.

Как уже отмечалось, окраска личинок кокциnellид подвержена возрастной и индивидуальной изменчивости и ее ис-

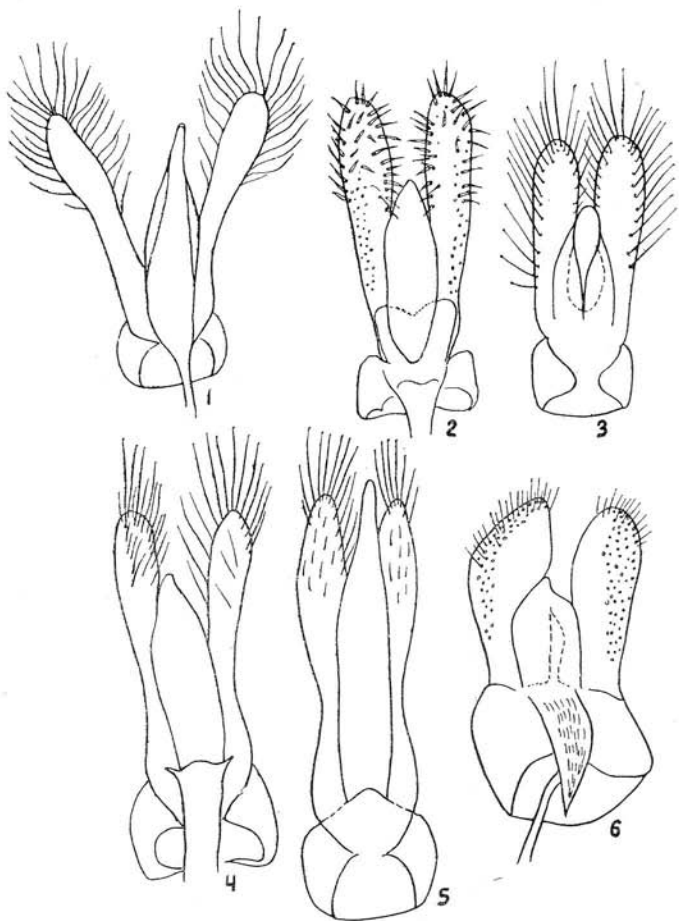


Рис. 32. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Exochomus quadri-pustulatus*; 2 — *E. melanocephalus*; 3 — *E. nigripennis*; 4 — *Brumus jacobsoni*; 5 — *B. mongolicus*; 6 — *Platynaspis luteorubra*

пользование в систематических целях должно быть ограничено. Тем не менее в родах *Coccinella* и *Synharmonia* виды хорошо разграничиваются именно по этому признаку. Напротив, в разграничении видов имаго кокциnellид существенная роль принадлежит окраске, а также строению генитальных аппаратов. Несмотря на то, что окраска многих видов чрезвычайно переменчива, общий тип и закономерности ее изменчивости характерны для отдельных видов. Надежным критерием для разграничения некоторых видов в таких родах, как *Coccinella* и *Adalia*, служит окраска эпимер заднегруди.

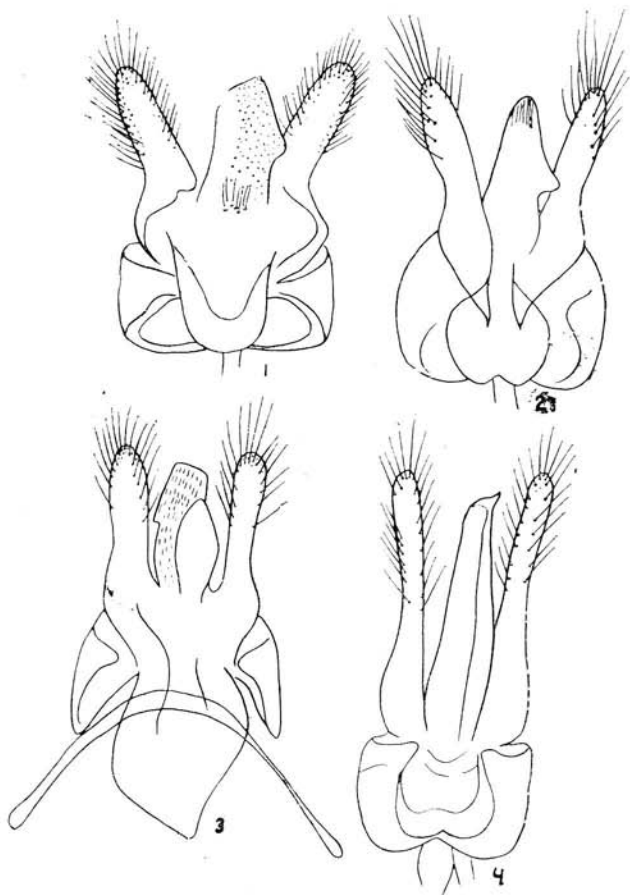


Рис. 33. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Hyperaspis desertorum*; 2 — *H. transversoguttata*; 3 — *H. vicaria*; 4 — *Oxynychus terrea*

При диагностике видов наиболее ценным таксономическим признаком является строение базальной лопасти гениталий самцов — ее форма, соотношение ширины к собственной длине, ее длины к длине парамер, а также очертания в профиль. Эти признаки не теряют своей значимости при диагностике любого вида кокциnellид. В разграничении видов *Hyperaspini* существенное значение имеет форма вершины базальной лопасти и степень развития асимметричного выроста (рис. 27—36).

Строение дистального конца сифона также обладает четко

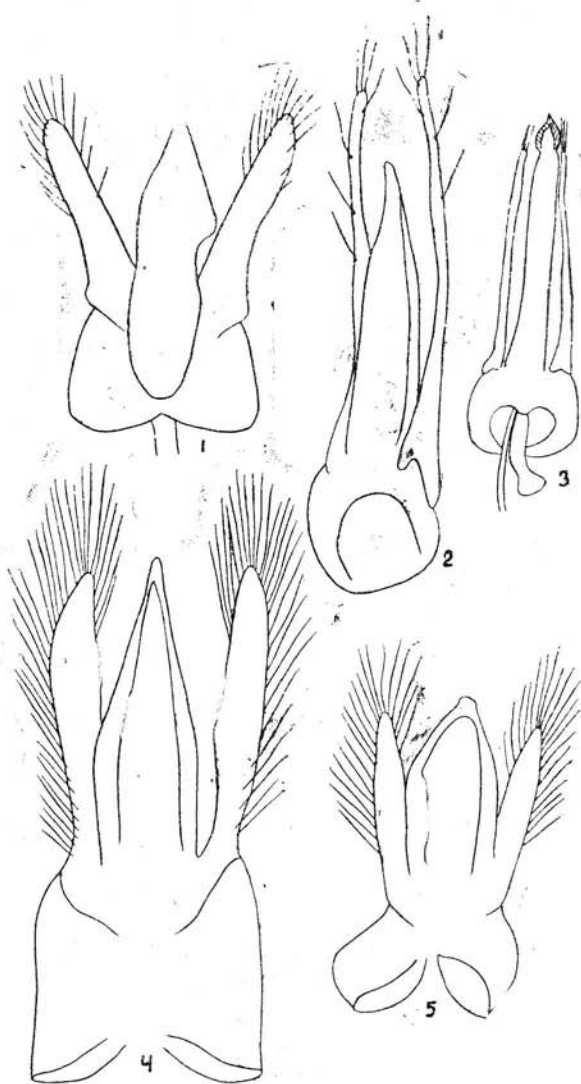


Рис. 34. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Oxynychus alexandrae*; 2 — *Pharoscymnus auricomus*; 3 — *Stethorus punctillum*; 4 — *Scymnus flavicollis*; 5 — *S. ornatus*

выраженными признаками видового ранга, особенно ценными для разграничения видов *Scymnini* (рис. 37—40).

Очертания, соотносительная величина базальной пластинки, равно, как и строение проксимального конца сифона, име-

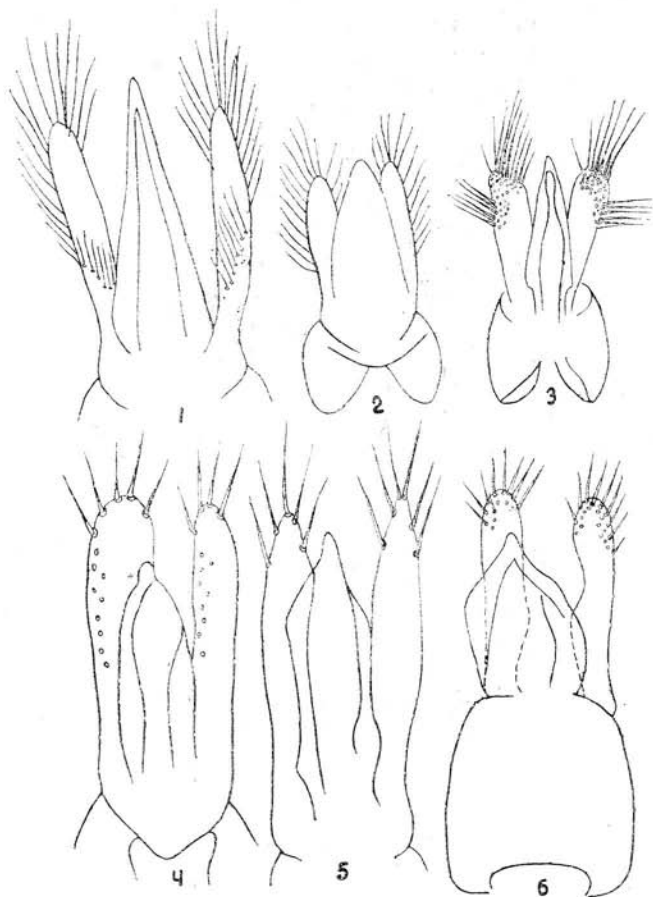


Рис. 35. Строение тергена генитального аппарата: 1 — *Scymnus mesasiaticus*; 2 — *S. pusillus*; 3 — *S. rubromaculatus*; 4 — *Nephus fedtshenkoi*; 5 — *N. desertorum*; 6 — *Scymniscus zaisanensis*

ют вспомогательное значение при диагностике видов. Форма и строение семяприемника далеко не у всех видов обладают четкими отличиями, а в пределах некоторых родов (*Coccinula*, *Scymnus s. str*) семяприемник довольно однотипен.

Род. Для обоснования родов личинок кокциnellид большую роль играют особенности строения усиков, в частности второго и апикального члеников. В трибах *Chilocorini* и *Epilachnini* роды разграничиваются по количеству зубцов на мандибулах. Сравнительно редко в определении родов используется строение тергита IX брюшного сегмента. Вместе

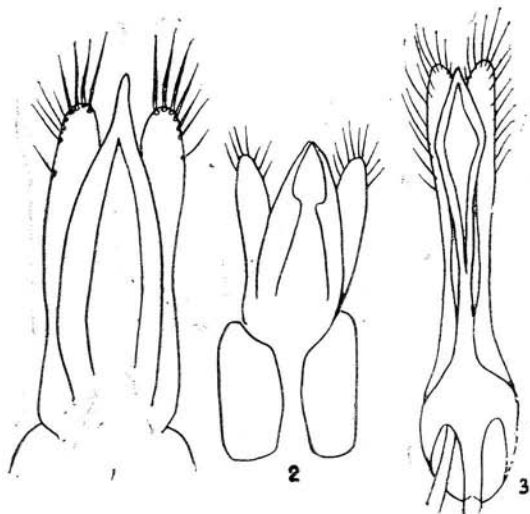


Рис. 36. Строение тегмена генитального аппарата: 1 — *Sidibiflammulatus*; 2 — *Pullus subvillosus*; 3 — *Henosepilachna chrysomelina*

с тем общий тип структурных образований грудных щитков является более универсальным признаком и применяется в диагностике многих родов.

Для обоснования родов имаго может быть выделен комплекс признаков, обладающих богатой таксономической информацией. К их числу относится строение усиков, переднегруди, бедренных линий, тарзального коготка, генитальных аппаратов самцов и самок.

Форма усиков, в частности члеников булавы, используется для идентификации родов *Adalia*, *Coccinella*, *Propylaea* и *Calvia*. Некоторые близкие роды разграничиваются по числу члеников усика (*Pharoscyrnus* — *Coelopterus*, *Acoccidula* — *Coccidula*, *Chilochorus* — *Brumus*). Таксономическую ценность представляет конфигурация килей переднегруди, а также наличие на ее переднем крае треугольной вырезки (роды *Synharmonia*, *Harmonia*). Форма переднеспинки и ее основания используется для диагностики родов *Adonia*, *Spiladelpha*, *Hippodamia*, *Coccidula*, *Rhizobius*. Весьма ценный таксономический признак — строение бедренных линий, он пригоден для разграничения многих родов в большинстве триб семейства. Размеры и форма тарзального коготка важны при разграничении родов *Propylaea*, *Calvia*, *Adonia* и *Neomyisia*.

Особое значение для диагностики родов имеет строение генитального аппарата. Такие его особенности, как форма, размеры и степень опушенности парамер, строение дистального

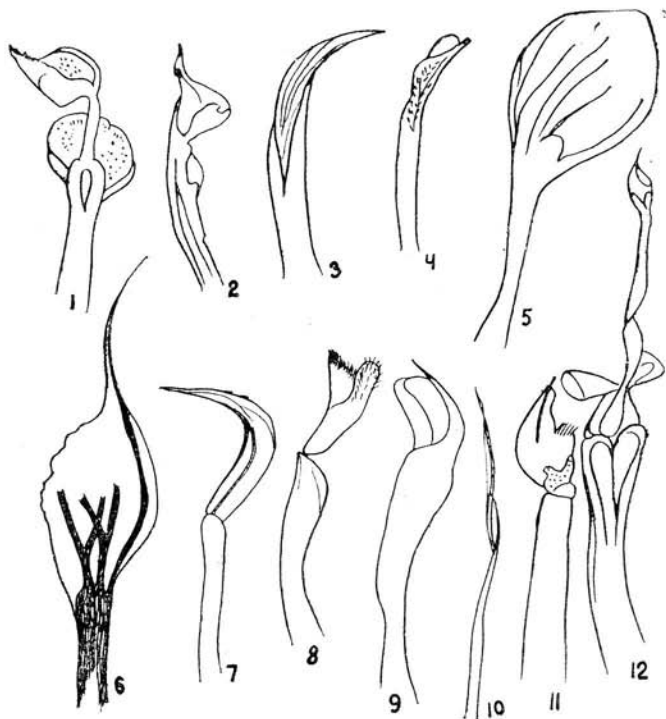


Рис. 37. Строение дистального конца сифона: 1 — *Coccinella livicola*; 2 — *C. tianshanica*; 3 — *Coccinula principalis*; 4 — *C. redimita*; 5 — *Adalia bipunctata*; 6 — *Synharmonia oncina*; 7 — *Propylaea quadridecimpunctata*; 8 — *Calvia punctata*; 9 — *Anatis ocellata*; 10 — *Neomysia gebleri*; 11 — *Aiolocaria mirabilis*; 12 — *Adonia variegata*

конца сифона, форма и степень развития отдельных частей семяприемника могут быть использованы для диагностики подавляющего числа родов семейства.

В меньшей мере для разграничения родов может быть использовано строение надкрылий. Однако роды *Aiolocaria*, *Chilocorus*, *Halysia* прекрасно диагностируются по широким, распластанным эпиплеврам надкрылий. Для *Anatis* характерна небольшая треугольная вырезка перед вершиной шва надкрылий. Очертание тела при разграничении родов имеет вспомогательное значение.

Триба. Основными признаками, характеризующими трибы личинок кокциnellид, являются форма головы, соотношение ее длины к ширине, число члеников усика, количество и расположение зубцов на мандибулах, количество и соотносительная величина члеников максиллярных щупиков, форма и

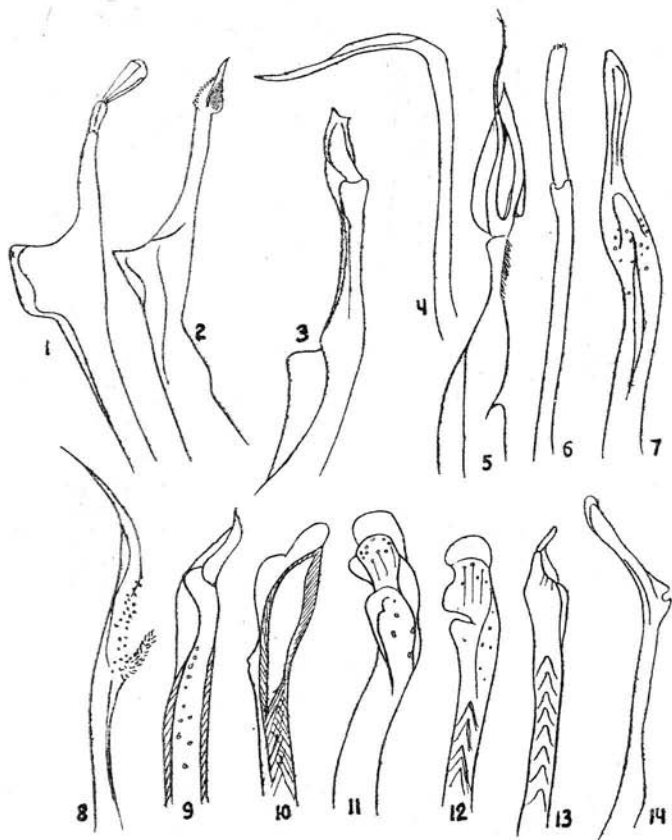


Рис. 38. Строение дистального конца сифона генитального аппарата; 1 — *Adonia amoena*; 2 — *Semiadalia heydeni*; 3 — *Thea vigintiduopunctata*; 4 — *Anisosticta novemdecimpunctata*; 5 — *Halyzia tschitscherini*; 6 — *Tytthaspis lineola*; 7 — *Bulaea lichatschovi*; 8 — *Coccidula ruja*; 9 — *Chilocorus geminus*; 10 — *Exochomus undulatus*; 11 — *E. melanocephalus*; 12 — *E. nigripennis*; 13 — *Brumus jacobsoni*; 14 — *Platynaspis luteorubra*

опушенность галеа и субментума, общий тип структурных образований покровов тела. Вместе с тем для идентификации триб семейства по имаго может быть привлечено большее число таксономических признаков, особенно широко используется строение усиков (их длина, число члеников, степень развития булавы). В разграничении таких триб, как *Bulaeini*, *Psylloborini*, *Tytthaspini*, существенное значение имеет строение мандибул и галеа. Форма терминального членика максилл служит одним из основных признаков при диагностике триб *Coelopterini*, *Sticholotini*, *Sukunahikonini* и *Serangiini*.

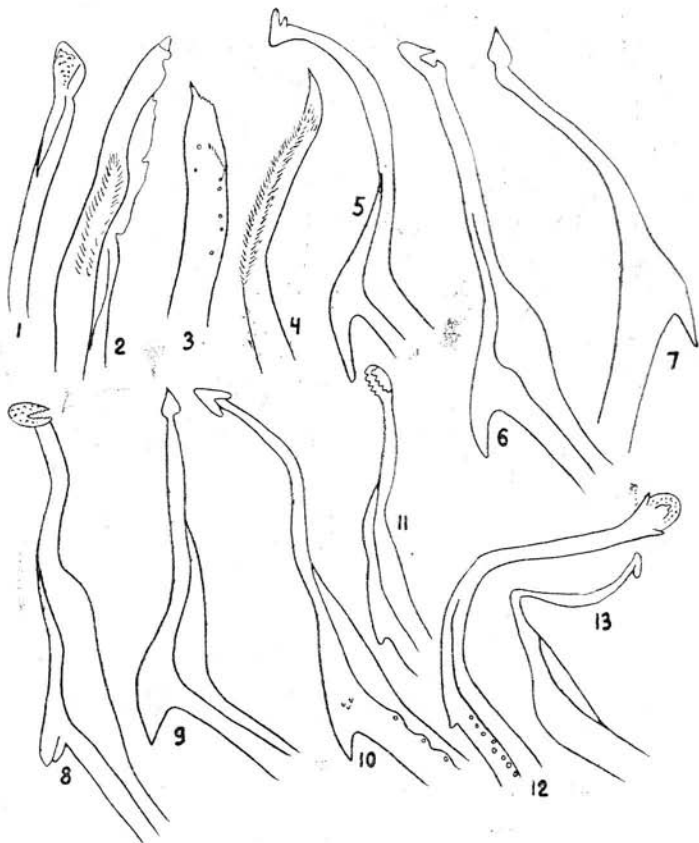


Рис. 39. Строение дистального конца сифона генитального аппарата: 1 — *Hyperaspis desertorum*; 2 — *Oxynychus terrea*; 3 — *Pharoscyrnus auricomus*; 4 — *Ph. balkhashensis*; 5 — *Scymnus ornatus*, 6 — *S. quadrivulneratus*; 7 — *S. frontalis*, 8 — *S. flavicollis*; 9 — *S. rufipes*; 10 — *S. mesasiaticus*; 11 — *S. pusillus*; 12 — *S. inderiensis*; 13 — *S. apetzi*

Форма наличника существенна для определения триб *Chilocorini*, *Platynaspini*, *Telsimiini*.

Подсемейство. В диагностике подсемейств личинок определяющее значение имеет небольшое число признаков: общий тип строения усиков, мандибул, галеа, а также общее направление развития щитков на переднегруди.

Для диагностики подсемейств по имаго используется группа признаков, в их числе строение мандибул, галеа, форма переднего края эпистерн заднегруди, наличие или отсутствие шпор на голених лапок, длина ствола и ветвей медэндостернита, расположение стилуса на генитальной пластинке самок.

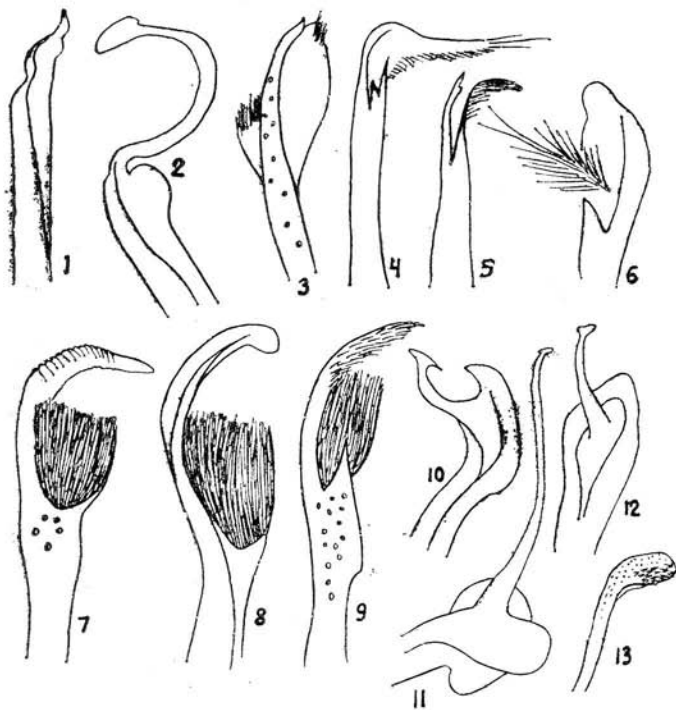


Рис. 40. Строение дистального конца сифона генитального аппарата: 1 — *Scymnus interruptus*; 2 — *S. nigrinus*; 3 — *S. rubromaculatus*; 4 — *Nephus jedtshenkoi*; 5 — *N. desertus*; 6 — *N. intermedius*; 7 — *Scymnus zaisanensis*; 8 — *Sidis biflammulatus*; 9 — *S. depressus*; 10 — *Pullus subvillosus*; 11 — *P. ferrugatus*; 12 — *P. argutus*; 13 — *Henosepilachna chrysomelina*

Из таксономического анализа признаков следует, что строение одного и того же органа или структуры может быть использовано для характеристики таксонов различного ранга. Однако здесь отчетливо выступает следующая закономерность: для обоснования надродовых таксонов — подсемейств, триб — используется общий тип строения органа или структуры, для рода и особенно вида — конкретные признаки в пределах этого типа.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА

Большинство колеоптерологов разделяют семейство *Coccinellidae* на 3 подсемейства — *Epilachninae*, *Lithophilinae* и *Coccinellinae*. Эта классификация была предложена L. Ganglbauer (1899) и сохранилась до наших дней. Первые 2 подсемейства включают лишь по одной трибе; все остальные трибы сгруппированы в подсемействе *Coccinellinae*.

В настоящее время специалисты по кокцинеллидам (Bielawski, 1959a; Fürsch, 1960; Каруг, 1948a, b, 1950, 1955, 1963), как правило, следуют системе семейства, принятой в работе L. Mader (1926—1937, 1955) по кокцинеллидам Палеарктики и явившейся дальнейшим усовершенствованием классификации R. Korschefski (1931, 1932). До последнего времени при разработке систематики семейства учитывались особенности морфологии имаго, хотя еще в 1917 г. A. Böving (1917) для разрешения этих вопросов привлек данные по морфологии личинок. В более широком аспекте морфология личинок для выяснения филогении и классификации кокцинеллид была использована H. Sasaji (1968b), которая на основе сравнительного изучения 35 видов личинок и 152 видов имаго кокцинеллид из Японии предлагает новую систему семейства. Система H. Sasaji (1968b) представляет значительный прогресс в разработке классификации и филогении кокцинеллид, хотя бы по той причине, что автор при разрешении проблемы использовал особенности морфологии личинок и имаго. Тем не менее предложенная система семейства вызывает ряд возражений. Ввиду важности вопроса, затрагивающего основы классификации и филогении кокцинеллид, остановимся на нем подробнее. В своих суждениях и выводах мы основывались на данных, полученных нами при сравнительном изучении морфологии как личинок, так и имаго кокцинеллид. Нами было предпринято исследование морфологии кокцинеллид, включая строение генитальных аппаратов имаго, что позволило соста-

вить определительные таблицы для 174 видов по имаго и 133 видов по личинкам (Савойская, 1972; 1973а, б; 1974а).

Н. Sasaji (1968b) разделяет семейство на 6 подсемейств: *Sticholotinae*, *Chilocorinae*, *Epilachninae*, *Coccidulinae*, *Coccinellinae*, *Scymninae*. Первое подсемейство объединяет три трибы — *Sticholotini* (*Coelopterini*), *Sukunahikonini* и *Serangiini*. По личинкам оно характеризуется очень короткими усиками, простыми мандибулами, плоскими апикальными щетинками на вершине тибготарзуса и отсутствием восковидных нитей на теле. Однако далеко не по всем перечисленным признакам обнаруживается сходство. Так, общий план строения усиков, не говоря уже о деталях, совершенно различен: у *Sukunahikonini* они очень низкие, с узкими кольцевидными члениками. У *Serangiini* второй членик довольно высокий; усики 3-члениковые. У личинок *Coelopterini* усики 2-члениковые и второй членик цилиндрический, его длина в 2,5—3 раза больше ширины. У личинок первых двух триб мандибулы 1-зубчатые, апикальные щетинки тибготарзуса плоские и расширенные, а третьей — мандибулы с 2 зубцами на вершине, апикальные щетинки расширены лишь слегка и очень длинные. И, наконец, для подавляющего большинства триб семейства характерно отсутствие на дорзальной поверхности тела восковидных нитей. Вместе с тем у личинок *Coelopterini* тело покрыто отчетливым, хотя и тонким налетом из воска, который отсутствует у *Serangiini* и *Sukunahikonini*.

Из четырех признаков, указанных Н. Sasaji (1968b) для характеристики личинок подсемейства *Sticholotinae*, ни один не является универсальным и не может быть использован для этой цели. Мало того, можно отметить и другие черты морфологии личинок этих триб, свидетельствующие о различных типах их строения, в особенности *Serangiini* — *Sukunahikonini*, с одной стороны, и *Coelopterini* — с другой. У личинок первых двух триб голова поперечная, фронтальный шов короткий и широко округлый, апикальный членик максиллярных щупиков хотя и цилиндрический, но не более чем в 3 раза превышает собственную ширину, тело сверху густо покрыто гранулами, каждая из которых несет щетинку. Кроме того, у *Serangiini* очень своеобразно строение переднегруди: щитки занимают лишь переднюю медиальную часть тергита, остальная поверхность его разделена на 2 латеральных и базальную доли.

У *Coelopterini* голова удлинена или ее длина равна ширине, фронтальный шов длинный, вначале суженный, а затем широко расходящийся; апикальный членик максиллярных щупиков очень тонкий и длинный, его длина в 5—6 раз больше ширины; тело покрыто немногочисленными длинными щетинками, тергиты с крупными порами секреторных желез.

Морфология имаго этих триб весьма своеобразна, что подчеркивает Н. Sasaji (1968b), хотя и объединяет их в одно подсемейство по наличию конического или продолговато-овального апикального членика максиллярных щупиков, узкому сочленению субментума и ментума, широкому и компактному сочленению средне- и заднегруди, широко расходящимся передним ветвям метэндостернита и плоскому IX стерниту самцов. Однако большинство этих признаков не может быть принято без оговорок, что особенно хорошо заметно при рассмотрении определительных таблиц, составленных Н. Sasaji (1968b). Даже строение апикального членика максиллярных щупиков оговорено в антитезе. Далее, у *Pharoscygnus*, например, субментум и ментум соединены широко, а не узко. Широкое расхождение ветвей метэндостернита наблюдается также в других трибах семейства. К тому же общее направление развития гениталий у представителей этих триб идет разными путями: у самцов *Serangiini* они асимметричны, *Coelopterini* — очень узкие и удлиненные. Семяприемник имеет разное строение, у *Coelopterini* он слабо склеротизован, в виде прозрачного пузырька.

По нашему мнению, триба *Serangiini* родственна *Hyperaspini*. Имаго этих триб могут быть сближены по наличию асимметричных гениталий самцов (что вообще неизвестно в других трибах семейства) и сильно выраженной олигомеризации усиков. Личинок объединяет форма головы, присутствие гранул и мелких щетинок на дорзуме тела, а также мощно развитые плевриты. Вероятно, близка к этой группе и триба *Sukunahikonini*.

Итак, мы приходим к выводу, что нет предпосылок для выделения триб *Sticholotini* (*Coelopterini*), *Serangiini*, *Sukunahikonini* в самостоятельное подсемейство, и отмечаем связь двух последних триб с трибой *Hyperaspini*.

Подсемейство *Chilocorinae* в трактовке Н. Sasaji (1968b), представляется нам искусственным таксоном. Все трибы, входящие в его состав (*Platynaspini*, *Chilocorini*, *Telsimiini*), объединяются преимущественно сходным строением наличника и переднеспинки у имаго, а также другими менее значительными признаками. Вместе с тем и личинки, и имаго этих триб различаются весьма существенными чертами.

Триба *Platynaspini* вообще крайне своеобразна. Личинки имеют широко овальное, почти круглое тело, настолько слабо выпуклое сверху и плоское снизу, что приобретают листовидную форму, совершенно не свойственную личинкам семейства, известную лишь у личинок *Cryptogonus* трибы *Aspidimerini* (Sasaji, 1971). Фронтальный шов отсутствует, хетотаксия тела чрезвычайно обеднена, щетинки располагаются лишь по бокам сегментов. Личинки *Platynaspini* не обладают

ни одной общей чертой строения, ни с *Chilocorini*, ни с *Telsimiini* и стоят особняком в семействе. По очертаниям тела, головы и хетотаксии они могут быть сближены лишь с *Aspidimerini*.

Для имаго *Platynaspini* характерны густое опушение тела, вытянутое поперечное основание максилл, массивная сифональная капсула, внутренняя лопасть которой слабо развита, толстые ложкообразные парамеры с густыми волосками на вершине, сильно изогнутый крупный семяприемник, напоминающий по форме гусеницу бражника, глубоко вырезанный по середине переднего края метэндостернит. Эти черты отсутствуют как у *Chilocorini*, так и у *Telsimiini*.

Личинки трибы *Chilocorini* имеют не только фронтальный, но часто и эпикраниальный шов. Мандибулы с 1—2 зубцами на вершине. Тело с разветвленными сентусами, наличие которых, однако, еще не дает основания для выделения трибы в отдельное подсемейство, так как подобные структуры встречаются в некоторых родах трибы *Coccinellini*, например у *Anatis* и *Aniscalvia*.

У личинок *Telsimiini* в отличие от *Platynaspini* и *Chilocorini* тело покрыто белыми восковидными нитями, фронтальный шов имеется, мандибулы с 1 зубцом на вершине. Структурные образования покровов обеднены: dl и d группы представлены мало развитыми бородавками. Личинки этой трибы по общим очертаниям тела, наличию восковидных нитей, слабо развитым структурным образованиям покровов, строению мандибул и вершины тибготарзуса более всего близки к сцимнинам.

У имаго *Telsimiini*, как и у *Scymnini*, тело небольших размеров (длина до 2 мм), сверху опушено. Однако от *Scymnini* (и от *Chilocorini*) *Telsimiini* отличаются своеобразным строением усиков: маленьким апикальным члеником, находящимся в углублении преапикального, очень большим базальным, составляющим почти 1/2 длины всего усика, а также суженным на вершине апикальным члеником максиллярных щупиков и коротким стволем метэндостернита.

Трибу *Telsimiini* по строению личинок и имаго мы сближаем со *Scymnini* и считаем, что она, как и *Platynaspini*, не родственна *Chilocorini*. Таким образом, подсемейство *Chilocorinae* в трактовке Н. Sasaji (1968b) объединяет трибы, обладающие глубокими морфологическими различиями.

Подсемейство *Coccidulinae* в понимании Н. Sasaji, (1968b) включает трибы *Coccidulini*, *Lithophilini*, *Noviini* и *Exoplectrini*, которые, как это будет показано далее, имеют различное строение и происхождение. Личинки трибы *Coccidulini* по морфологическим особенностям ротовых частей, тибготарзуса, структур покровов тела настолько близки к *Coccinellini*, что иногда с трудом разграничиваются. Так, признаки, ука-

занные F. I. Emden (1949) для диагностики трибы *Coccidulini* — притупленная вершина IX тергита брюшка и краевое расположение здесь крупных халаз — не являются универсальными. В частности, притупленная вершина IX тергита характерна для личинок *Spiladelpa* из трибы *Coccinellini*. Другие черты личинок *Coccidulini* во многом аналогичны *Coccinellini*: 3-члениковые усики с коническим апикальным члеником — как у *Adonia*, *Hippodamia* и *Semiadalia*, мандибулы с 2 зубцами на вершине — как у *Coccinellini*; тергиты брюшка со струмами — как у *Coccinula* и др. Все это свидетельствует об общем типе строения, характерном для личинок *Coccinellini* и *Coccidulini*. У имаго *Coccidulini* слабо выпуклое удлиненное тело, длинные усики и ротовые части также весьма схожи с таковыми у некоторых *Coccinellini* (например, *Hippodamia*).

Трибу *Lithophilini* большинство специалистов по кокцинеллидам относят к самостоятельному подсемейству, имаго и личинки которого обладают своеобразными особенностями морфологии. Самостоятельность этого подсемейства подтверждают ряд авторов (Кариг, 1970; Klausnitzer, 1971). Вместе с тем С. М. Яблоков-Хизорян (1976) считает возможным расценивать этот таксон как трибу.

У личинок трибы *Noviini* широкая, поперечная голова, 2-члениковые усики и максиллярные щупики, широкоовальная галеа с 4 короткими крепкими щетинками, тергиты брюшка с невысокими цилиндрическими бородавками — ни одного этого признака нет у личинок *Coccidulini*. Имаго этих триб также имеют различное строение: у *Noviini* тело более или менее выпуклое, усики короткие, 8-члениковые, булава не выражена, глаза состоят из мелких фасеток, апикальный членик максиллярных щупиков на вершине сильно расширен, топоровидный, семяприемник ретортовидный, передние выступы метэндостерна не развиты. Для *Coccidulini* характерны противоположные черты.

Мы полагаем, что для объединения рассмотренных выше триб в одно подсемейство нет оснований. Например, трибы *Coccidulini* и, возможно, *Noviini* мы сближаем с трибой *Coccinellini*. Суждения о родственных связях трибы *Exoplectrini*, вероятно, пока преждевременные из-за весьма ограниченных данных по морфологии имаго и их отсутствия по личинкам.

Подсемейство *Scymninae*, по H. Sasaji (1968b), включает трибы — *Scymnini*, *Stethorini*, *Hyperaspini*, *Aspidimerini* и *Ortaliini*, и довольно гетерогенно. Лишь *Scymnini* и *Stethorini* — близко родственные группы, и некоторые авторы до сих пор относят род *Stethorus* к *Scymnini*. Однако различия между этими таксонами довольно существенны, особенно у личинок. Так, у *Stethorini* тело не покрыто восковидными нитями, усеяно многочисленными склеротизованными участками, на ко-

торых располагаются щетинки, фронтальный шов имеется, усики 1-члениковые, грудные щитки и бородавки тергитов брюшка хорошо развиты. У личинок *Scymnini*, напротив, тело покрыто густыми восковидными нитями, склеротизовано слабо, грудные щитки и бородавки брюшка часто совсем не развиты, усики 2—3-члениковые, фронтальный шов у личинок старших возрастов отсутствует. Несомненно, что эти признаки пригодны для таксономической характеристики триб, но не родов. К тому же у имаго *Stethorus* весьма своеобразно строение переднегруди и семяприемника, что и дало возможность Ф. Г. Добржанскому (1924) справедливо выделить род *Stethorus* в самостоятельную трибу.

Триба *Hyperaspini* по строению личинок довольно резко отличается от *Scymnini*. Голова сильно поперечная, усики 2-члениковые, низкие, максиллы и лабиум слиты в один комплекс, тергиты груди и брюшка покрыты халазами и щетинками, расположенными поперечными рядами. У имаго хипераспин в отличие от сцимнин тело блестящее, не опушено волосками, на эпиплеврах надкрылий имеются ямки для колен, гениталии самцов асимметричны, семяприемник необычной формы, наперстковидный.

У личинок трибы *Ortaliini* голова удлинённая, трапециевидная, суженная спереди, усики очень длинные за счет цилиндрического базального членика, тергиты груди и брюшка медиально, дорзолатерально и латерально имеют полусферические выросты, тибготарзус с пучком апикальных булавовидных щетинок. Нам не удалось обнаружить подобных черт у личинок кокцинеллид других триб, известных в настоящее время. Имаго *Ortaliini* также весьма своеобразны, у них очень крупные глаза, разделенные узким и длинным постантеннальным отростком, слабо булавовидные усики, у самок генитальные пластинки поперечные и короткие. Сближение этой трибы с такими трибами, как *Hyperaspini* и *Aspidimerini*, нам кажется затруднительным, хотя со *Scymnini* и *Stethorini* их объединяют некоторые общие черты.

Сведения о личинках трибы *Aspidimerini* пока весьма ограничены. Тем не менее уже сейчас очевидно, что габитус и структуры покровов тела проявляют несомненное сходство с личинками *Platynaspini*. Имаго *Aspidimerini* также близки к *Platynaspini*, строение усиков, ротовых частей, метэндостернита, сегментация брюшка имеют много общих черт. Это позволяет сблизить трибу *Aspidimerini* с *Platynaspini*.

Н. Sasaji (1968b) подсемейство *Scymninae* отделяет от прочих выделенных ею подсемейств по наличию восковидных нитей на дорзуме тела личинок, округлой или усеченной галеа и менее чем 10 булавовидных апикальных щетинок на тибготарзусе. Однако у личинок *Amida tricolor* Harol трибы *Orta-*

iiini тибнотарзус имеет гораздо больше 10 булавовидных щетинок, что, вероятно, характерно и для других личинок этого рода, а возможно, и трибы. Развитие восковидных нитей на дорзальной поверхности личинок, по всей вероятности, имеет адаптивный характер и встречается преимущественно у личинок, обитающих в странах с жарким климатом, особенно в аридных и семиаридных зонах, или ведущих свое происхождение из этих областей, и не свидетельствует об общности их происхождения. Доказательством этому служит хотя бы то, что у личинок *Scymnini* тело покрыто восковидными нитями, а у *Stethorini*, родственных *Scymnini* и часто объединяемых с ними в одну трибу, их нет. Использование этой особенности морфологии кокциnellид для выяснения филогенетических взаимоотношений в пределах семейства должно иметь ограниченный характер, хотя некоторые авторы придерживаются иной точки зрения (Sasaji, 1968b; Pope, 1979).

Таким образом, мы приходим к выводу, что Н. Sasaji (1968b) в подсемейство *Scymninae* включены такие неродственные этому комплексу трибы, как *Hyperaspini* и *Aspidimerini*, из которых первую мы сближаем с *Serangiini* — *Sukunahikonini*, вторую — с *Platynaspini*. Полагаем, что за всеми таксонами, объединенными Н. Sasaji (1968b) в данное подсемейство, целесообразно сохранить статус триб, в том числе и за *Stethorini*.

Подсемейство *Coccinellinae* в трактовке Н. Sasaji (1968b) состоит из 2 триб — *Coccinellini* и *Psylloborini*, общность строения и происхождения которых не вызывает сомнений. Подсемейство *Epilachninae* сохраняется без изменений, но автор считает, что оно очень близко к *Coccinellinae*, хотя и не объединяет их. Однако различия между подсемействами *Coccinellinae* (в прежнем, и в новом понимании) и *Epilachninae* весьма существенны и затрагивают таксономические признаки, характерные для подсемейств, а не триб.

Следует отметить, что предложенная Н. Sasaji (1968b) система семейства кокциnellид была повторена в работах ряда авторов с незначительными изменениями (Kovar, 1973; Gordon, 1975; 1977). Сравнительное изучение морфологии и систематики личинок и имаго кокциnellид убеждает нас в том, что нет оснований для столь дробного деления семейства на подсемейства. Мы предлагаем сохранить традиционную систему семейства с разделением его на три подсемейства. В пользу этого соображения свидетельствует прежде всего то, что все три подсемейства обладают ярко выраженными морфологическими особенностями, проявляющимися как у имаго, так и у личинок, различаются между собой по биологии, границы между ними четки и определены. Вероятно, эволюция семейства *Coccinellidae* шла в трех направлениях,

что нашло свое отражение в четком разграничении его на три подсемейства — *Coccinellinae*, *Epilachninae* и *Lithophilinae*. При этом наибольшего разнообразия достигло подсемейство *Coccinellinae*, виды которого — преимущественно хищники. Приводим краткую характеристику подсемейства по личинкам и имаго.

Подсемейство *Lithophilinae*. Включает единственную трибу *Lithophilini*. Тело личинок цилиндрическое, почти равномерно узкое. Эпикраниальный и фронто-клипеальный швы отсутствуют, фронтальный — чашеобразный. Переднегрудь с 6 склеротизованными щитками, тергиты брюшка с небольшими бородавками, развитыми в различной степени. Последние 2/3 тергита IX сегмента сильно склеротизованы.

У имаго 4-члениковая лапка, третий членик хорошо развит. Метэндостернит впереди вырезан полого, основание очень короткое, широкое, его длина составляет 1/4 ширины, ветви первой и второй пары короткие, частично налегают друг на друга. Передние отростки тоже короткие и сильно сближены.

Следует подчеркнуть, что 4-члениковая лапка и короткий метэндостернит с неразвитыми ветвями не встречаются у остальных кокциnellид. В систематике жуков строение лапки и метэндостернита используется для разграничения высших таксонов. Именно тарзальная формула является одним из наиболее характерных признаков многих семейств жуков. Личинки *Lithophilini* тоже чрезвычайно своеобразны: форма тела, особенности склеротизации и структур его покровов не встречаются у личинок других подсемейств кокциnellид.

Подсемейство *Epilachninae*. Единственная триба *Epilachnini*. У личинок тело овальное. Эпикраниальный и фронто-клипеальный швы хорошо развиты, фронтальный шов Y-образной формы. Мандибулы с 4—5 большими зубцами. Галеа очень крупная, на вершине усечена, со множеством мелких волосков. Тело покрыто длинными многоветвистыми сколиями. У имаго мандибулы тоже многозубчатые. Эпистерны заднегруды впереди косо срезаны. Все голени со шпорами. Метэндостернит с удлинненным основанием и хорошо развитыми ветвями. Лапки скрыто 4-члениковые. У самок стилус расположен далеко от внутреннего края генитальной пластинки. Все виды растительноядны.

По строению головы, ротовых частей личинок и имаго, развитию многоветвистых сколий у личинок, а также по образу жизни *Epilachnini* четко отграничены от других подсемейств кокциnellид.

Подсемейство *Coccinellinae*. Объединяет все остальные трибы и очень обширно. У личинок тело от продолговатого до широкоовального. Фронто-клипеальный и обычно эпикраниальный швы отсутствуют. Фронтальный шов V-образный.

Мандибулы на вершине с 1—2 зубцами, ниже которых иногда располагаются мелкие зубчики. Структурные образования покровов тела очень разнообразны, но многоветвистые сколии всегда отсутствуют. У имаго мандибулы с 1—2 зубцами, ниже которых иногда располагается еще 1 небольшой зубец или внутренний край мандибул зазубрен. Эпистерны заднегруди всегда прямые. Передние голени без шпор. Лапки скрыто 4-члениковые. Метэндостернит различного строения, но основание его удлиненное, а если более короткое, то впереди он глубоко вырезан. Ветви первой и второй пары развиты. У самок стилос располагается ближе к внутреннему краю генитальной пластинки или на вершине. Подавляющее большинство видов — хищники.

Из трех подсемейств два — *Epilachninae* и *Coccinellinae* — проявляют явное родство и, вероятно, ведут свое происхождение от общего предка, в дальнейшем их развитие пошло самостоятельными путями. Более древним, очевидно, является подсемейство *Epilachninae*, об этом свидетельствует наличие у личинок таких архаичных черт, как эпикраниальный шов, длинный фронтальный шов, всегда достигающий основания усиков, многозубчатые мандибулы, развитие сколий и растительоядный образ жизни.

Вопрос о положении *Lithophilinae* и его родственных связях в семействе представляет немало трудностей, что объясняется слабой изученностью этой группы. До сих пор имеются описания лишь в общих чертах двух видов личинок подсемейства (Liu, 1965; Klausnitzer, 1971). Слабо изучена морфология имаго. Биология видов *Lithophilinae* также исследована крайне недостаточно. С известной долей вероятности можно предположить, что *Lithophilinae* близки к *Coccinellinae*.

Подсемейства *Epilachninae* и *Lithophilinae* включают по одной трибе, все остальные трибы сосредоточены в подсемействе *Coccinellinae*. Объем и количество триб, входящих в состав подсемейства *Coccinellinae*, претерпевали изменения, часть триб объединяли друг с другом, выделены новые трибы. Особенно неопределенным было положение триб *Hippodamiini* и *Anisostictini*. Первая из них была описана еще в 1899 г. (Casey, 1899), и с тех пор статус этого таксона постоянно изменялся. R. Korschefsky (1931) объединил трибы *Coccinellini*, *Hippodamiini* и *Anisostictini* в одну трибу с первым названием, но W. Watson (1956) вновь разделил их. Несколько раз менялось также положение трибы *Synonychini*, которая трактовалась то как самостоятельный таксон (Mader, 1955), то объединялась с *Coccinellini* (Sasaji, 1968b).

В 1924 г. Ф. Г. Добржанский (1924) выделил род *Stethorus* в трибу *Stethorini*, однако многие авторы (Korschefsky, 1931, 1932; Mader, 1955; Bielawski, 1959) по-прежнему относят род

Stethorus к *Scymnini*. Н. Kamiya (1960) описала новую трибу *Sukunahikonini*, R. D. Gordon (1971) — трибу *Cryptognathini*.

Сравнительное изучение морфологии личинок и имаго кокциnellид позволило нам подтвердить самостоятельность трибы *Stethorini*, а также правильность объединения триб *Hippodamiini* и *Synonychini* с *Coccinellini*. Ранее положение этих триб обсуждалось лишь на основании особенностей морфологии имаго, нами дана их характеристика по личинкам. Кроме того, было выделено две новых трибы *Bulacini* и *Tythaspini* (Савойская, 1969в).

В настоящее время в подсемействе *Coccinellinae* насчитывается 17 палеарктических триб. Неизбежно возникает вопрос о родстве этих триб и возможных путях эволюции в пределах подсемейства. На основании сравнительно-морфологического анализа строения органов и структур личинок и имаго кокциnellид, а также исходя из нашего опыта работы по морфологии и систематике этой группы, можно наметить следующие вероятные пути эволюционного развития в подсемействе.

Ключевое положение занимает триба *Coccinellini*. К ней близки по своему строению и ведут от нее происхождение трибы *Bulacini*, *Tythaspini*, *Psylloborini*, *Coccidulini* и, вероятно, *Noviini*. Личинки этих триб обладают одинаковым габитусом, общим типом строения головы и структурных образований покровов. Различия в строении ротовых частей личинок *Bulacini*, *Tythaspini*, *Psylloborini*, с одной стороны, и *Coccinellini*, *Coccidulini* — с другой, связаны с растительноядным образом жизни первых трех триб, возникшим вторично. Имаго всех этих триб также близки морфологически.

Вероятна связь трибы *Chilocorini* с этим комплексом, хотя ее самостоятельность вполне очевидна. Имаго, а также личинки родов *Brumus* и *Exochomus* близки к *Coccinellini*. Сентусы личинок этих родов еще весьма сходны с парасколиями *Coccinella*, в дальнейшем они дали столь совершенные сентусы рода *Chilocorus*. Возможна и иная точка зрения: род *Chilocorus* по строению сентусов близок к *Anatis* и можно предположить, что эти роды имеют общее происхождение. Однако этот путь развития представляется нам менее вероятным. Следует дополнить, что не только личинки триб *Chilocorini* и *Coccinellini* имеют много общих морфологических черт, но и биология отдельных видов служит подтверждением родства этих триб: виды рода *Brumus* исключительно афидофаги, что свойственно также подавляющему числу родов *Coccinellini*, виды рода *Exochomus* питаются тлями или кокцидами, либо теми и другими, но род *Chilocorus* объединяет уже специализированных кокцидофагов.

Следующий комплекс, по нашему мнению, образуют трибы *Stethorini*, *Scymnini*, *Telsimiini*, *Coelopterini* и, возможно, *Or-*

taliini. Для их личинок характерны, как правило, 1-зубчатые мандибулы, едва склеротизованные щитки на тергитах груди, слабо развитые структурные образования покровов брюшных сегментов, представленные бородавками, халазами, щетинками. Личинки *Stethorini* по многим чертам еще не утратили связь с *Coccinellini*, в частности, они, как и *Coccinellini*, имеют в достаточной степени склеротизованные щитки на тергитах груди и хорошо развитые бородавки на тергитах брюшка. Для имаго этого комплекса триб характерен общий габитуальный тип.

Несколько отклоняются по своему строению личинки *Coelopterini*, у которых 2-зубчатые мандибулы, хорошо развитый эпикраниальный шов, отсутствующий у личинок старших возрастов *Scymnini* и *Telsimiini*. Однако по особенностям структурных образований покровов брюшка, представленных халазами и слабо развитыми бородавками, эта триба близка к *Scymnini*.

Связь *Hyperaspini*, составляющей основное ядро другого комплекса триб *Hyperaspini*—*Serangiini*—*Sukunahikonini*, со *Scymnini* не столь очевидна, но есть основания для сближения этих триб по особенностям строения головной капсулы, мандибул, хетотаксии личинок. Общность между трибами *Hyperaspini* — *Serangiini* — *Sukunahikonini* проявляется менее отчетливо, чем в других группировках триб, хотя для личинок их свойственны такие черты, как отсутствие эпикраниального шва на голове и склеротизованных щитков на тергитах груди, обедненная хетотаксия брюшка в виде халаз и щетинок.

Имаго *Hyperaspini* и *Serangiini* близки по асимметричности гениталий самцов и общему типу строения.

Трибу *Platynaspini* мы сближаем с *Aspidimerini* по габиту-су личинок, 1-зубчатым мандибулам и особенностям хетотаксии.

Имаго *Aspidimerini* и *Platynaspini* имеют общие особенности строения усиков, метэндостернита, сегментации брюшка. Можно предположить, что эти трибы в своем происхождении связаны с *Hyperaspini*, однако являются совершенно самостоятельной и весьма своеобразной ветвью в эволюции подсемейства.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ, ТРИБ, РОДОВ И ВИДОВ СОЦЦИНЕЛЛИДАЕ ПО ЛИЧИНКАМ

- 1 (92). Фронтальный шов отсутствует или развит, V-образный, без эпикраниального шва. Если эпикраниальный шов имеется, то усики низкие, второй членик примерно одинаковой ширины и длины. Мандибулы на вершине с 1 или 2 крупными зубцами, ниже которых