

на правах рукописи

**ЯКОВЛЕВ Роман Викторович**

**ДРЕВОТОЧЦЫ (LEPIDOPTERA, COSSIDAE)  
СТАРОГО СВЕТА**

03.02.05 – ЭНТОМОЛОГИЯ

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
доктора биологических наук

Барнаул – 2014

Работа выполнена в Алтайском государственном университете

Научный консультант – доктор биологических наук **Владимир Викторович Дубатов**.

Официальные оппоненты:

**Синев Сергей Юрьевич**, доктор биологических наук, профессор, Зоологический институт РАН, заведующий лабораторией систематики насекомых;

**Аникин Василий Викторович**, доктор биологических наук, профессор, Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, профессор кафедры морфологии и экологии животных;

**Камелин Рудольф Владимирович**, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Ботанический институт РАН, заведующий Гербарием высших растений.

Ведущее учреждение: **Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений**.

Защита диссертации состоится «27» ноября 2014 г. в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.232.08 в по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. М. Горького СПбГУ

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2014 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета,  
кандидат биологических наук \_\_\_\_\_ **Балева Н. В.**

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Древоточцы (Cossidae) – сравнительно небольшое семейство чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera), распространенное практически всесветно. Актуальность исследования данной группы насекомых продиктована рядом причин:

1. Система семейства разработана очень слабо. Для большинства таксонов видового ранга не были изучены типовые материалы; не были ревизованы многие роды; систематическое положение многих таксонов оставалось неуточненным.
2. Изученность распространения Cossidae в большинстве регионов, особенно в тропиках Азии и Африки, была поверхностной.
3. Актуальность изучения древоточцев определяется также их приуроченностью к аридным местообитаниям, так как пустынные группы чешуекрылых на данный момент исследованы недостаточно.
4. Многие виды Cossidae – вредители сельского и лесного хозяйства.

**Цель и задачи исследования.** Целью проводимого исследования является *установление фауны, ревизия системы и определение закономерностей распространения древоточцев Старого Света*. Для достижения поставленной цели соискателем решены следующие задачи.

1. Ревизовать таксономическое разнообразие древоточцев на уровне подсемейств, родов и видов (с обязательным изучением всех доступных типовых материалов таксонов видового ранга Cossidae изучаемого региона).
2. Разработать систему древоточцев Старого Света.
3. Построить модель филогении древоточцев с использованием метода SYNAP.
4. Выявить фаунистический состав Cossidae Старого Света (мировой фауны, кроме Северной и Южной Америки) с составлением списков локальных фаун и определить закономерности распространения видов, родов и надродовых таксонов Cossidae на территории Старого Света.
5. Определить основные особенности трофических связей в семействе.

**Научная новизна, теоретическая ценность и практическая значимость.** Произведена ревизия большинства типовых материалов древоточцев Старого Света и иных коллекционных материалов. Описаны 253 валидных вида, 51 род и 4 подсемейства. Типовой материал был изучен у 282 видов коссид, описанных другими специалистами (типовой материал подвидов и синонимов здесь не учтен, хотя в большинстве случаев они тоже исследованы). Изучены номенклатурные типы для 98 типовых видов родов, что составляет 83% от общего числа родов Старого Света. Для 20 родов типовые экземпляры типовых видов утеряны. Таким образом, из 739 видов известных на сегодня древоточцев по типовому материалу изучены 535 видов, что составляет более 70% фауны Старого Света.

Получены оригинальные данные по распространению Cossidae, проиллюстрированные точечными картами ареалов для каждого вида. Выявлены центры видового разнообразия и эндемизма. На основании сравнения 143-х локальных фаун древоточцев выявлены тенденции плавного перехода палеарктической фауны к палеотропической с переходными зонами на территории Аравийского полуострова и Восточного Китая (долина р. Янцзы). Впервые проведен подробный анализ фауны Cossidae Палеотропики. Описаны оригинальные особенности распространения коссид в пустынях Палеарктики. Установлена высокая оригинальность фауны древоточцев восточной части Гоби с предложением выделения данного региона в ранг зоогеографической подобласти.

Создана оригинальная система Cossidae. Произведена филогенетическая реконструкция (с использованием метода SYNAP) формирования подсемейств древоточцев и родов в подсемействе Cossinae.

Составлен подробный список известных кормовых растений древоточцев.

С помощью опубликованных соискателем работ стало возможным определение большинства видов Cossidae Старого Света, что чрезвычайно важно для точной разработки мер борьбы с видами-вредителями сельского и лесного хозяйства.

На защиту выносятся следующие **положения**:

1. Оригинальная система Cossidae Старого Света включает 739 видов, объединяемых в 118 родов из 7 подсемейств.
2. Ранее обособление Zeuzerinae показано на основании разработанного методом SYNAP филогенетического сценария.
3. В номинативном подсемействе древоточцев выделены пять групп, из которых 2 выделились на основании синапоморфий в строении антенн, а 3 на основании модификаций в вооружении вальв.
4. Центры видового разнообразия и эндемизма Cossidae в Старом Свете: в Палеарктике – Иран и Гималайско-Тибетский регион; в Ориентальной области – Северный Индокитай и о. Новая Гвинея; в Афротропической области – экваториальные области Африки и о. Мадагаскар.
5. Фауна Cossidae на территории Старого Света подразделяется на 16 типов фауны, объединенных в 6 надтипов.
6. Восточная Гоби представляет собой отдельную зоогеографическую надпровинцию.

**Апробация и публикация результатов.** Материалы исследования докладывались на Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004, 2006), съезде ассоциации лепидоптерологов Ирана (Тегеран, 2005), Съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012), Международной научной конференции «Животный мир Казахстана и сопредельных территорий» (Алматы, 2012).

Результаты опубликованы в 86 статьях (из них в журналах, рекомендованных ВАК РФ – 25, в журналах, входящих в интернет-базы цитирования Web of Science – 11, в Scopus – 13), двух авторских монографиях и разделах в двух коллективных монографиях.

Основная часть работы состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 739 источников, из них 145 на русском языке и 594 на иностранных языках. Кроме основной части, работа включает 7 приложений. Объем основной части диссертации – 313 страниц, общий объем приложений – 449 страниц.

**Благодарности.** Автор благодарен д.б.н. В.В. Дубатолу (Новосибирск) за помощь на всех этапах исследования. Автор сердечно благодарит своего друга П.Я. Устюжанина (Новосибирск) за постоянную помощь и ценный совет заняться изучением Cossidae. Постоянные консультации и помощь я получал от д.б.н. В.В. Золотухина (Ульяновск). Мне хотелось бы поблагодарить руководство Алтайского государственного университета и Южно-Сибирского ботанического сада АлтГУ (ректора С.В. Землюкова, профессоров А.И. Шмакова и А.А. Тишкина, моих коллег и напарников по экспедициям С.В. Смирнова, П.А. Косачева, А. Кечайкина, А. Шалимова, Д.А. Германа, С.А. Дьяченко и многих других). Работа была бы невозможна без помощи кураторов коллекций чешуекрылых музеев России и других стран. Это А.Л. Львовский, В.Г. Миронов, А.Ю. Матов и С.В. Барышникова (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург); Е.А. Беляев и М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток); А.В. Свиридов (Зоологический музей МГУ, Москва); А.Н. Стрельцову (Благовещенск), М. Хани, Д. Мартин (Британский музей, Великобритания), Б. Густаффсон

(Museum Natural History, Стокгольм, Швеция), С. Гааль и М. Лёдль (Museum Natural History, Вена, Австрия), М. Гедике (Deutsches Entomologisches Institut, Мюнхенберг, Германия), Т. Витт (Музей Т. Витта, Мюнхен, Германия), А. Гаусманн (Zoologische Sammlung der Bayerischen Staates, Мюнхен, Германия), В. Май (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Берлин, Германия), Д. Штронинг (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Бонн, Германия), В. Хогенес (Instituut voor Taxonomisch Zoologie, Universiteit van Amsterdam, Амстердам, Нидерланды), Р. де Йонг и Э. ван Ньюкеркин (Nationaal Natuurhistorisch Museum, Лейден, Нидерланды), М. Нусс (Landessammlungen für Naturkunde, Карлсруэ, Германия), Л. Ронкаи, Ж. Балинт и О. Пекарский (Museum of Natural History, Будапешт, Венгрия), Э. Дидманидзе (Музей Симона Джанашия, Тбилиси, Грузия), Ж. Минэ (Museum National d'Histoire Naturelle, Париж, Франция), У. Даль-Аста (Museum Royal of Central Africa, Тервюрен, Бельгия), М. Овада (National History Museum, Токио, Япония), И. Костюк, И. Плющ и А. Бидзиля (Зоологический музей Киевского университета). А.П. Расницын (Москва) консультировал соискателя по вопросам систематики ископаемых Cossidae.

Работа была бы абсолютно невозможна без помощи и понимания со стороны моей жены Елены Владимировны Гуськовой и моих родителей Виктора Васильевича и Галины Николаевны Яковлевых.

## **Глава 1. История изучения древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) Старого Света**

**1.1. Периоды изучения древоточцев Старого Света.** Историю изучения древоточцев (Cossidae) Старого Света можно разделить на несколько периодов: начальный этап (1758–1855 гг.); этап первых крупных обобщающих сводок и каталогов (1856–1928 гг.); начальный этап специального исследования Cossidae (1929–1989) и этап современных исследований древоточцев (с 1990 г. до наших дней).

**1.2. Динамика описания новых таксонов.** Прослеживается три всплеска активности изучения систематики Cossidae: конец XIX – начало XX вв. – время активного изучения биологического разнообразия мировой фауны. Середина XX в. – время активной работы Ф. Даниэля. И последнее десятилетие – активное изучение древоточцев Старого Света соискателем.

В разделе 1.3. **История изучения региональных фаун** подробно описаны фаунистические исследования древоточцев на территории Старого Света.

Раздел 1.4. **Фоссилии** посвящен анализу ископаемых древоточцев. Минимальный фактический материал и спорность его отношения к Cossidae не позволяют использовать палеонтологические данные в анализе филогении группы.

## **Глава 2. Материал и методы**

Основой для данного исследования послужили коллекционные материалы, собранные соискателем в более чем 50 экспедициях на территории России (Алтайский край, Республики Алтай, Хакасия и Тува, Амурская область, Хабаровский край, Приморский край), Казахстана (Восточно-Казахстанская и Алматинская области), Монголии (аймаки Улэгейский, Кобдоский, Гоби-Алтайский и Дзэбханский), СВ Китая (пров. Хэйлуцзян), Египта, Южно-Африканской Республики, Зимбабве, Мозамбика, Малави и Перу, так и обработанные музейные коллекции. Отлов древоточцев проводился на источники света (лампы накаливания, лампы ДРВ Phillips–250 W и Philips TL 8W/05). Использовались аккумуляторные ловушки. Соискателем было собрано около 2000 экземпляров Cossidae, хранящихся в коллекции автора в Барнауле (RYB) – позже будет передана Зоологическому институту в Санкт-Петербурге. Также были обработаны коллекции коссид следующих музеев: Россия (Зоологический институт РАН в Санкт-Петербурге, Сибирский зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН в Новосибирске,

Зоологический музей МГУ в Москве, Биолого-почвенный институт ДВО РАН во Владивостоке, Зоологический музей ТГУ в Томске); Украина (Зоологический музей КДУ в Киеве; Германия (Зоологический музей Гумбольдтовского университета в Берлине, Энтомологический музей Томаса Витта в Мюнхене, Зоологический музей Баварского зоологического общества в Мюнхене, Зоологический музей в г. Карлсруэ, Зоологический музей Института им. А. Кёнига в Бонне, Немецкого энтомологического института в Мюнхеберге; Венгрия (Музей натуральной истории АН Венгрии в Будапеште); Австрия (Музей натуральной истории в Вене); Нидерланды (Институт зоологии в Амстердаме, Музей натуральной истории в Лейдене); Бельгия (Музей Центральной Африки в Тервюрене, Музей натуральной истории в Брюсселе); Франция (Музей натуральной истории им. Ж. Бюффона в Париже); Великобритания (Музей натуральной истории в Лондоне, Зоологический музей Оксфордского университета в Оксфорде, Линнеевское общество); Швеция (Музей натуральной истории в Стокгольме); Япония (Национальный научный музей в Токио, Зоологический музей Токийского сельскохозяйственного университета в Атуги и Зоологический музей Института эволюционных проблем в Токио) и ряд крупных частных коллекций в России, Украине, Литве и Германии (коллекции А. Салдайтиса, А Хауенштейна, М. Штрёле, З. Иле, И. Плюща, В. Ивонина и др.). Помимо персональной работы в музеях, материал был получен из Музея натуральной истории в Дрездене, Музея им. Симона Джканашия в Тбилиси, Музея насекомых Хайка Мирзаянца в Тегеране. Кроме того, фотографии типового материала из ряда музеев США (American Museum of Natural History, Нью-Йорк; Carnegie Museum of Natural History, Питтсбург; Entomologisches Museum Dr. Ulf Eitschberger, Marktleuthen, Forschungsinstitut des McGuire Center for Lepidoptera & Biodiversity в Гейнсвилле; United States National Museum (сейчас National Museum of Natural History, Smithsonian Institution в Вашингтоне) были исследованы благодаря содействию В.В. Золотухина (Ульяновск) и У. Эйчбергера (Марктлеутен). В.В. Золотухин по моей просьбе исследовал типы древоточцев в музее Университета Саппоро. Тысячи экземпляров коssid были получены в результате обмена или покупки материала, а так же в дар. Таким образом, всего было обработано не менее 50 тысяч экземпляров Cossidae мировой фауны.

Были ревизованы все доступные типовые экземпляры коssid, в необходимых случаях выделены лектоипы. Все исследованные номенклатурные типы были сфотографированы, у большинства – изучены гениталии. Были выявлены новые для науки виды в неразобранных коллекциях. Также проводилась работа в библиотеках для проверки и уточнения библиографической информации. Данные по пагинации, типовой местности, типовому материалу и месту его хранения выверялись только по оригинальным описаниям. Фотографирование коллекционного материала осуществлялось камерой Olympus Camedia C-740 при использовании осветительной системы Lightbox.

Были подготовлены более 2000 временных и постоянных (в эупарале на стекле) генитальных препаратов. Структуры окрашивались красителем Evans Blue. Микроскопирование проводилось с помощью стереоскопических микрокопов МБС-10, Zeiss Stemi 2000 С и др. Препараты зарисовывались при помощи рисовальных аппаратов, а также фотографировались дигитальными камерами: Olympus XC 50, Olympus Camedia C-740.

Географические рубежи оценивались по методике И.В. Стебаева и М.Г. Сергеева [Стебаев, Сергеев, 1983; Сергеев, 1986, 1988]. Карты были изготовлены с помощью программ Corel Photo-Paint X3 и Microsoft Encarta World Atlas. Сходство выделов определялось по коэффициенту Жаккара [Jaccard, 1902]. Матрицы данных обрабатывались методом кластерного анализа (программа факторной классификации KLAFA) из пакета программ лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН; анализировались методом корреляционных плеяд [Терентьев, 1959; Равкин, 1973; Шадрина, 1980]).

Исследование филогении проводилось по методу SYNAP [Байков, 1999].

### Глава 3. Морфология семейства Cossidae

В главе подробно описывается морфология преимагинальных стадий и имаго древооточцев.

### Глава 4. Система Cossidae Старого Света

4.1. **История развития взглядов на систематическое положение и систему семейства древооточцев (Cossidae).** К. Линней [Linnaeus, 1758] включал представителей семейства в род *Phalaena* L. П. Латрейль [Latreille, 1809] рассматривал коssid в составе группы Bombycites в рамках подотряда Nocturna. Впервые древооточцы выделены в качестве отдельной группы “Cossida” В. Личем [Leach, 1815]. Первой попыткой систематизировать Cossidae стала работа Ж. Буадюваля [Boisduval, 1829 1834], который включил роды: *Cossus* F., *Zeuzera* Latr., *Stygia* Latr., *Endagria* Bsd. и *Hepialus* F. в “tribus” Zeuzeridi. Е. Ньюман [Newman, 1832] отмечал “Cossi”, как группу из отдельных семейств Stygiidae, Zeuzeridae и Cossidae. П. Снеллен [Snellen, 1867] разместил Cossidae в подотряде Heterocera, расположив семейство между Sesiidae и Hepialidae. Б. Ньюмоген и Х. Дьяр [Newmoegen, Dyar, 1894] предложили рассматривать древооточцев как комплекс 3-х подсемейств: Cossinae, Zeuzerina и Hypoptinae (включив в новое, эндемичное для Неарктики подсемейство два рода: *Hypopta* Hb. и *Cossula* Bailey). Е. Мейрик [Meirick, 1895] различал в качестве отдельных семейств Zeuzeridae с родами: *Zeuzera* Latr. и *Phragmataecia* New., и Trypanidae с родом *Trypanus* Ram. (= *Cossus* F.). Е. Мейрик [Meirick, 1928] сохранил Zeuzeridae, поместив туда и *Trypanus* Ram. в составе подотряда Psychina. Г. Хэмпсон [Hampson, 1918] поместил Cossidae в одной группе с Ratardidae и Metarbelidae, что уже соответствует современному пониманию надсемейства Cossoidea. Позже он [Hampson, 1920] выделил монотипное семейство Engyophlebidae (для рода *Engyophlebus* Karsch, который, как известно, является младшим субъективным синонимом рода *Eulophonotus* Felder). А. Тюрнер [Turner, 1946] впервые обозначил надсемейство Cossoidea, объединяющее 2 семейства: Cossidae и Arbelidae (младший субъективный синоним Metarbelidae). Эту концепцию поддержал И. Коммон [Common, 1970]. Надсемейство Cossoidea он рассматривал как наиболее примитивное в составе подотряда Ditrysia. В. Форбес [Forbes, 1923] включил коssid вместе с листовертками (Tortricidae) в Tortricoidea. А. Хандлирш [Handlirsch, 1925] рассматривал древооточцев в составе надсемейства Tineoidea подотряда Frenatae. Cossidae он понимал в широком смысле, включающем ряд подсемейств: Cossinae, Argyrotypinae, Metarbelinae и Ratardinae. Он синонимизировал Engyophlebidae с Cossidae и выделил ряд триб в Cossinae: Cossini, Zeuzerini, Engyophlebini и Stygiini. Л. Бергер [Berger, 1957] описал семейство Dudgeonidae для рода *Dudgeonia* Hampson, 1900. Д. Брок [Brock, 1971] включил в Cossoidea Cossidae, Ratardidae, Metarbelidae, Megalopygidae, Dalceridae, Limacodidae и Chrysopolomidae. Р. Ходжесом [Hodges, 1983] было предложено подсемейство Cossulinae для рода *Cossula* Bailey. Д. Хэппнером [Heppner, 1984] было выделено подсемейство Pseudocossinae, куда он включил роды *Pseudocossus* Kenr., *Chilecomadia* Dyar и *Rhizocossus* Clench. Ж. Минэ [Minet, 1986, 1987, 1991, 1994] рассматривал в составе Cossidae в качестве подсемейств Metarbelinae и Ratardinae. Древооточцев вместе с Dudgeoneidae он объединил в надсемейство Cossoidea, включенное в подотряд Glossata, инфраотряд Eulepidoptera и в секцию Ditrysia.

Важной работой для понимания системы Cossidae стала диссертация голландского энтомолога П. Шорля [Schoorl, 1990]. Он исследовал филогенетические взаимоотношения древооточцев мировой фауны на основании наружного строения имаго: строения антенн, жилкования крыльев и особенностей строения торакса. Шорль выделял 5 подсемейств: Chilecomadinae, Cossinae, Pseudocossinae, Hypoptinae и Zeuzerinae; описал 27 новых родов. Недостатком работы является полное игнорирование строения гениталий, что привело к ряду некорректных решений, таких как: исключение из состава семейства родов *Meharia* Chrétien и

*Culama* Wlk.; синонимизация *Holcoceroides* Strand и *Holcocerus* Stgr.; включение в состав рода *Holcocerus* Stgr. видов *Cossus kinabaluensis* Gaede и *Cossus verbeeki* Roepke.

Э. Эдвардс с соавторами [Edwards et al., 1998] рассматривал Cossidae (подсемейства Cossinae, Zeuzerinae, Hupoptinae, Ratardinae и Metarbelinae) и Dudgeonidae в составе Cossoidea. М. Овада [Owada, 1993] рассматривал Ratardidae как отдельное семейство.

В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым [2001], приведено описание мышц копулятивного аппарата самцов нескольких видов Cossidae. Важными результатами исследования стали: обнаружение трех пар мышц, апоморфных для Cossidae; архаичные мышцы  $m_{13}$  обнаружены лишь у представителей подсемейства Zeuzerinae. Metarbelidae рассмотрены как сестринская группа Cossidae. В.И. Кузнецов и А.А. Стекольников [2001] рассматривали Cossoidea в составе трех семейств: Cossidae, Metarbelidae и Dudgeoneidae, со ссылкой на Ж. Мине [Minet, 1987, 1991] об отнесении к надсемейству семейства Ratardidae.

Исследования молекулярной филогении макротаксонов чешуекрылых активно проводятся многими исследователями, однако полученные данные часто не вполне соответствуют классическим, основанным на морфологических данных, систематическим схемам. Например, в нескольких современных работах показано, что надсемейства Cossoidea и Sesioidea не являются монофилетическими группами [Regier et al., 2009; Mutanen et al., 2010]. Несмотря на сомнительность такого решения, ряд соавторов статьи Э. Ньюкеркина и др. [Nieukerken et al., 2011] предложили объединение Cossoidea и Sesioidea в одно надсемейство. По мнению Мутанена, Ньюкеркина и др., надсемейство Cossoidea Leach, 1815 включает в себя следующие 7 семейств: Brachodidae Agenjo, 1966, Cossidae Leach, 1815, Dudgeoneidae Berger, 1958, Metarbelidae Strand, 1909, Ratardidae Hampson, 1898, Castniidae Boisduval, 1828, Sesiidae Boisduval, 1828.

В серии опубликованных соискателем работ [Яковлев, 2003–2013; Yakovlev, 2003–2013] изложены основные взгляды на объем родов, выделены 2 трибы: Zeuzerocossini Yak. и Holcocerini Yak., описаны 4 подсемейства: Catoptinae, Stygiinae, Politzariellinae и Mehariinae. В каталоге [Yakovlev, 2011] приведен взгляд на объем подсемейств древоточцев. За основу было взято мнение П. Шорля [Schoorl, 1990] об объеме семейства древоточцев, с изменениями, с учетом полученных оригинальных данных по морфологии ряда родов. Семейство включает 10 подсемейств: Chilecomadinae, Catoptinae, Stygiinae, Cossinae, Politzariellinae, Zeuzerinae, Hupoptinae, Cossulinae, Pseudocossinae и Mehariinae, из которых в фауне Старого Света представлены 7 (эндемичны для Нового Света Chilecomadinae, Cossulinae и Hupoptinae). Систематическое положение двух родов древоточцев: *Dieida* Strand и *Culama* Wlk. остается не вполне понятным.

В разделе **4.2. Морфологическая характеристика подсемейств и родов древоточцев Старого Света** приводятся подробные переописания и диагнозы всех подсемейств Cossidae мировой фауны, а также всех родов древоточцев Старого Света, дополненные подробным описанием генитального аппарата самцов и самок (если они известны). Каталог древоточцев Старого Света дан в Приложении 1.

**4.3. Модель филогенеза для подсемейств древоточцев (Cossidae) и родов с неуточненным систематическим положением.** Для разработки модели филогенеза соискателем использован метод SYNAP, разработанный К.С. Байковым [1999]; для этого была применена программа SYNAP-420. Положительные стороны использования именно этого метода филогенетической реконструкции подробно изложены В.В. Дубатовым [2006]. Для разработки филогенетической модели для 12 таксонов Cossidae: подсемейств (10) и родов с неуточненным систематическим положением (2) проанализировано распределение



плезиоморфных и апоморфных состояний 35 признаков. В качестве внешней группы вне Cossoidea взято семейство Brachodidae. В качестве внешней группы внутри Cossoidea использовано дочернее семейство Metarbelidae. Признаки, их плезио- и апоморфные состояния, вес признака и обоснование эволюционного состояния представлены в приложении 2, а распределение апоморфных и плезиоморфных признаков в подсемействах и родах с неуточненным систематическим положением представлено в приложении 3.

Возможный вариант эволюционного сценария для подсемейств древоточцев мировой фауны, представлен на рис. 1. Cossidae делятся на два кластера, первый – Zeuzerinae, имеющие истинную бокальчатую антенну; второй – остальные таксоны с общей синапоморфией (редукцией буллы в гениталиях самок). Далее обособляется подсемейство Pseudocossinae (апоморфии: наличие прототимпанального органа, выемка на вершине ункуса). Следующим этапом произошло расхождение Cossidae на 6 кластеров.

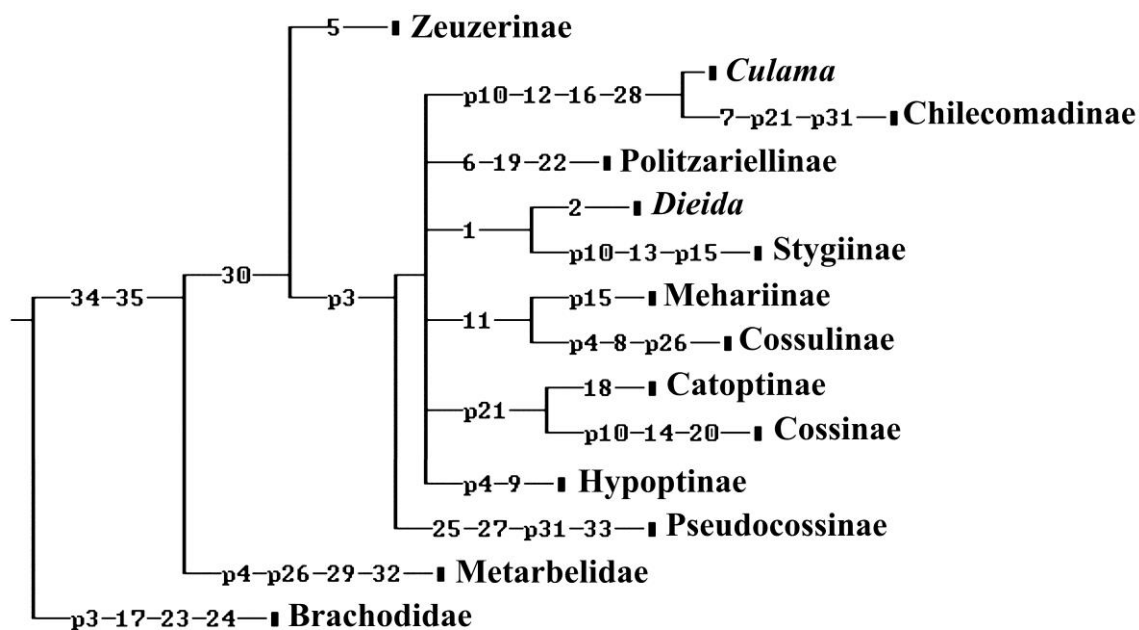


Рис. 1 Модель филогенеза подсемейств и родов с неуточненным систематическим положением семейства древоточцев (Cossidae).

1. *Culama* и Chilecomadinae (синапоморфии: пластинчатые структуры в основании вальв и специфические разрастания эдеагуса в области основания везики).
2. Politzariellinae (сложное вооружения на внутренней поверхности вальв).
3. *Dieida* и Stygiinae (дневной образ жизни).
4. Mehariinae и Cossulinae (синапоморфия – сильное укорочение вальвы).
5. Catoptinae и Cossinae (синапоморфия – модифицированный костальный край вальвы).
6. Huroptinae (редукция яйцеклада и развитие субункусов).

**4.4. Модель филогенеза для номинативного подсемейства древоточцев.** Данные для разработки филогенетической модели удалось получить по номинативному подсемейству. Для построения модели филогенеза в Cossinae (рис. 2) были использованы 110 признаков (признаки, их плезио- и апоморфные состояния, вес признака и обоснование эволюционного состояния представлены в приложении 4, а распределение апоморфных и плезиоморфных признаков в родах номинативного подсемейства представлено в приложении 5. Из схемы видно, что предковые формы Cossinae эволюционировали по нескольким направлениям, причем морфологические изменения на уровне триб шли либо в направлении модификации строения

антенн, либо в усложнении строения вальвы. Роды Cossinae сформировали 5 групп. Если принять за плезиоморфное состояние двугребенчатую антенну (I-1 – *Stygioides* и I-2 – *Acossus*), то можно видеть следующие варианты изменения ее модификации (рис. 3). У представителей внешних групп Brachodidae, Metarbelidae – антенны у самцов двугребенчатые.

1. Редукция гребешков на дистальном отделе стержня усика (II-1 – *Zeuzerocossus*). Такое строение антенны характерно для палеотропических родов: *Zeuzerocossus* Yak., *Ronaldocossus* Yak. и *Assegaj* Yak., объединяемых в трибу Zeuzerocossini Yak.

2. Полная редукция гребешков с переходом двугребенчатой антенны в стержневидную (II-2 – *Deserticossus*). У ряда родов наблюдается усложнение стержневидной антенны за счет разрастания дорсально-дистальной поверхности членика антенны (зубчатая форма антенны (II-3 – *Cossus*). Дальнейшие преобразования выростов члеников стержня антенны – появление выемки (от малозаметной у *Cossulus* до очень глубокой у *Dysspessacossus*) на вершине выроста гребенки (II-4 – *Dysspessacossus*). Полная редукция гребенки свойственна представителям ряда родов, которые объединяются в 4 группы. Одна из них описана, как Holcocerini Yak. Три рода, объединенные в Holcocerini (*Barchaniella* Yak., *Holcocerus* Stgr. и *Plyustchiella* Yak.) распространены в пустынных регионах Палеарктики и характеризуются формированием специфического изгиба на костальном крае вальвы. 3 группы, вероятно, представляющие собой неописанные трибы, характеризуются следующим. Обособленный род *Vartiania* Yak. имеет сращение вальв плотной мембраной, препятствующей их развороту, сильно модифицированный эдеагус. Прочие роды со стержневидной антенной (*Deserticossus* Yak., *Streltziella* Yak., *Yakudza* Yak., *Cryptoholcocerus* Yak., *Hollowiella* Yak., *Groenendaelia* Yak. и *Frantsdaniella* Yak.) образуют отдельный кластер, характеризующийся формированием бугра на костальном крае вальвы, четким разделением вальвы на базальную (склеротизованную) и дистальную (мембранозную) части. Данная группа распространена в Азии (Палеарктика и Палеотропика), причем наиболее продвинутые роды встречаются в Палеотропике. Третью группу образуют роды с зубчатой антенной. По всей видимости, формирование выемки на вершине зубца антенны не является с одной стороны весьма молодым признаком, а с другой – признаком, подверженным параллелизму. Аргументацией для подобных выводов является: для первого – у рода *Cossulus* Stgr. форма вершины зубца антенны варьирует от глубоко расщепленной, до уплощенной; для второго – чрезвычайно близкий морфологически и внешне к *Cossus* F. (классический вариант зубчатой антенны) род *Dysspessacossus* Dan. (характеризуется глубоким расщеплением зубца) образует отдельную группу от других родов с выемкой на зубце антенны (*Cossulus* Stgr., *Parahypopta* Dan. и *Mormogystia* Schoorl). Представители группы распространены в Палеарктике и Палеотропике (преимущественно в Азии). В Афротропику заходит один род – *Mormogystia* Schoorl. Наиболее обособленный род – *Pugmeocossus* Yak., отличающийся расщеплением склеротизованной части вальвы и вильчатыми шпорами на задней голени.

У родов с двугребенчатой антенной важное значение имеет строение вальвы. По данным признакам сформированы следующие три группировки.

3. Роды с ровным костальным краем вальвы, без выраженного субапикального гребня. В эту группу объединены три африканских рода: *Brachygystia* Schoorl, *Rethona* Wlk. и *Arctiocossus* Fld.

4. Роды с выраженным субапикальным гребнем и модифицированным костальным краем вальвы (в виде формирования зубца в зоне перехода склеротизованной части вальвы в мембранозную). Данная группа наиболее разнообразна и включает 21 род. Выделяется 2 наиболее обособленных рода: *Afroarabiella* Yak. (распространение от Аравии до ЮАР), имеющий апоморфии (игловидный корнутус, длинный тонкий саккус и др.) и *Wiltshirocossus* Yak. (Аравия, Сахара, крайний юг Испании), с апоморфиями: утолщенный толстый эдеагус и

укороченные вальвы. Остальные 19 родов объединены двумя синапоморфиями: хорошо выраженным субапикальным гребнем на внутренней поверхности вальвы и модифицированным костальным краем вальвы. Наиболее эволюционно продвинутыми родами являются южно-палеарктические *Dervishiya* Yak. и *Chinocossus* Yak. с редуцированными выростами транстиллы, и развитием крупных корнутусов пирамидальной формы. Одной из четко очерченных групп является комплекс из пяти палеарктических родов (*Paracossulus* Schoorl, *Semagystia* Schoorl, *Isoceras* Trti, *Dyspessa* Bkh. и *Stygioides* Bruand), связанных со степными и полупустынными местообитаниями. Для двух родов (*Dyspessa* и *Semagystia*) известно, что трофически они связаны с побегами луков (*Allium*). Для *Paracossulus thrips* приводилось в качестве кормового растения базальные прикорневые участки стеблей полыни (*Artemisia*). Питание травянистыми растениями является нехарактерной особенностью представителей подсемейства Cossinae, что можно рассматривать в качестве апоморфий. Комплекс трех родов: *Eremocossus* Hmp., *Alcterogystia* Schoorl и *Paropta* Stgr., распространенных на крайнем юге Западной Палеарктики, объединен следующим синапоморфным признаком – утолщение дистального конца эдеагуса с формированием на нем небольших латеральных отростков. Представители четвертой клады распространены широко в пределах Палеарктики и Палеотропики (в пределах Африки на юг до Хартума). Один род *Planctogystia* Schoorl эндемичен для фауны Мадагаскара. Один из родов *Acossus* Dyar, имеет неарктический ареал и широко распространен в умеренных регионах Евразии и С. Америки.

5. 13 родов с зубчатым гребнем на внутренней поверхности вальвы. Наиболее примитивен род *Brachylia* Wlk., а наиболее специализированы *Gumilevia* Yak. со своеобразной волосистой «подушкой» на брюшке у самок, *Rambuusalama* Yak. с сильно вытянутым передним крылом и оттянутым анальным углом заднего крыла, *Paracossus* Hmp. с бифуркацией ункуса и *Aholcocerus* Yak. с редукцией выростов гребенки (параллелизм с родами из второй группы). Распространение трибы палеотропическое: большинство родов эндемики Африки и Мадагаскара.

## Глава 5. Анализ распространения Cossidae Старого Света

**5.1. Основные типы ареалов древооточцев Старого Света.** В разделе приводятся сведения об ареалах Cossidae. Точечные карты ареалов всех видов Cossidae Старого Света представлены в приложении 6. Наиболее представительными являются среднеазиатские (41 вид из 10 родов), средиземноморские (36 видов из 14 родов), малоазиатско-кавказско-иранские (52 вида из 16 родов), малайско-западноиндонезийские (43 вида из 19 родов), австралийские (74 эндемичных вида из 8 родов), восточно-африканские (34 вида из 15 родов), мальгашские (33 вида из 7 родов).

**5.2. Закономерности географического распределения Cossidae.** В параграфе рассмотрены основные закономерности распределения коssid в различных регионах.

### 5.2.1. Закономерности географического распределения коssid в Палеарктике

#### Зоогеографические рубежи в Палеарктике

Основные эвфитоценоотические рубежи в Палеарктике:

1. Граница степных и экстрааридных комплексов. Мощность с севера на юг – 11 видов, с юга на север – 36 видов. Эффективность рубежа – 90%.
2. Северная граница субтропических лесов в восточной Азии. Мощность с севера на юг – 2 вида, с юга на север 22 вида. Эффективность рубежа – 83%.

В отличие от эвфитоценоотических геоморфолого-фитоценоотические рубежи приурочены к какому-либо геоморфологическому препятствию: хребту, пустыне, водной преграде и не всегда связаны с зональными границами. Зоогеографическими рубежами в

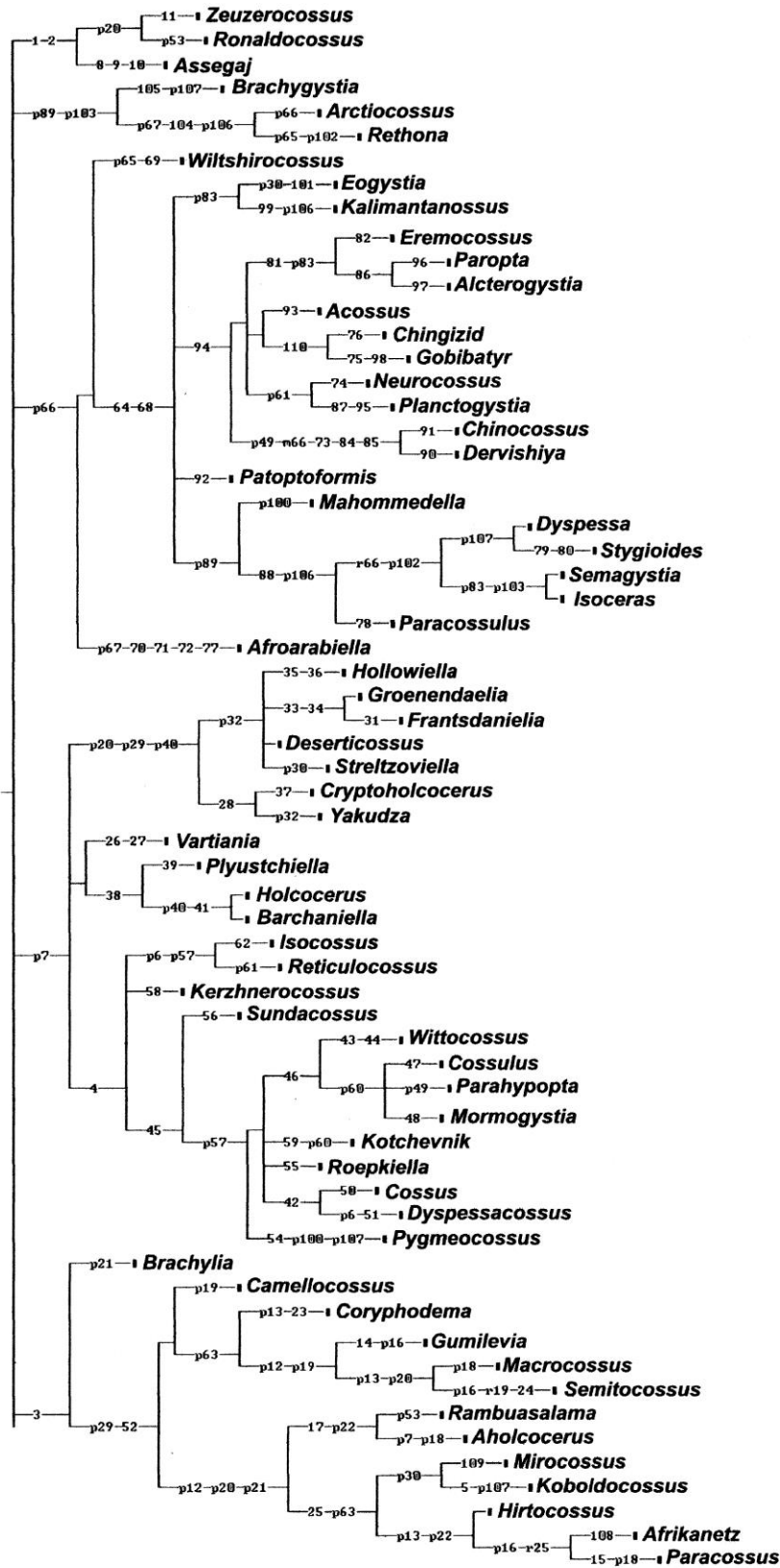


Рис. 2. Модель филогенеза для родов подсемейства Cossinae

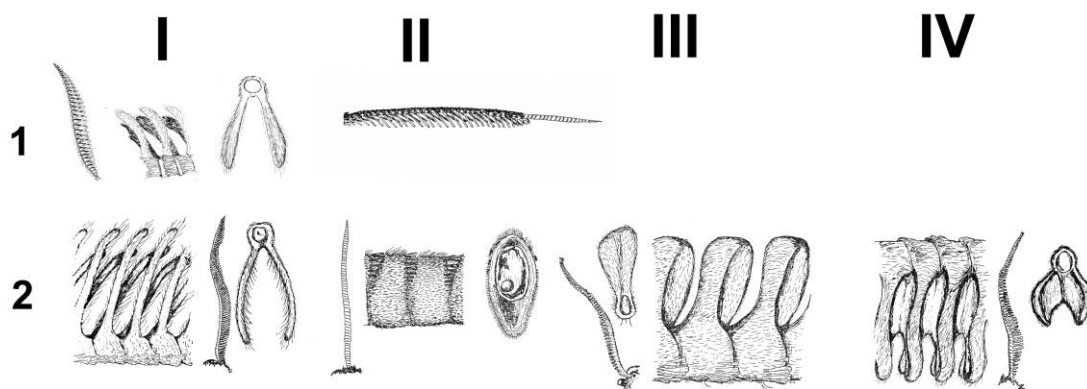


Рис. 3. Этапы модификации двугребенчатой антенны у представителей Cossinae (по Daniel и ориг.). Пояснения в тексте

распространении коссид являются такие горные системы, как Кавказ, Загрос, Копетдаг, Алтай, горы Средней Азии (Тянь-Шань, Гиссар, Дарваз, Памироалай). Естественно, что в каждой из этих горных систем присутствует и специфический комплекс эндемичных видов. Важно отметить, что коссиды являются группой, не освоившей в достаточной мере (за исключением рода *Catopta* Stgr.) высокогорья, потому комплекс горных эндемиков представлен, в основном, среднегорными видами, не заходящими за пределы 1500–1800 м в русской части Алтае-Саянской горной системы, выше 2500 м в Монгольском Алтае, и 2500–2700 м в горах Средней Азии, Ирана и Турции. Этим объясняется бедность коссидофауны таких горных стран, как Памироалай или Тибетское нагорье.

Коссиды – одна из весьма немногих групп Lepidoptera, где весьма отчетливо проявляется региональный пустынный эндемизм. Даже сравнительно небольшие горные хребты являются непреодолимыми препятствиями для ряда пустынных видов. Например, хр. Байтаг-Богдо, разграничивающий пустыню Джунгарская Гоби на две весьма однородных части (монгольскую – Барун-Хурай) и китайскую (собственно Джунгарскую пустыню) стал препятствием для двух пар викарных видов коссид: *Deserticossus pullus* Hue et al. и *D. beketi* Yak., *Phragmataecia roborowskyi* Alph. и *P. anikini* Yak. В расчленении пустынной биоты важнейшими зоогеографическими рубежами являются хребты Загрос, Копетдаг, Тянь-Шань и Алтай. Мощност и эффективность Тянь-Шаня, как зоогеографического рубежа, в настоящий момент нам весьма сложно оценить из-за недостатка материалов из Такла-Макана и Турфанской впадины. Загрос ограничивает распространение многих видов Cossidae между фаунами Междуречья и пустынями Восточного Ирана (эффективность Загроса – 82%, мощност с запада на восток 11 видов, с востока на запад – 12 видов). Эффективност Копетдага (сравнение фауны Каракумов и песков северо-восточной части Ирана) равна 60%, мощност с севера на юг – 13 видов, с юга на север 4 вида. Алтай разграничивает фауну пустынь Джунгарии и более восточных районов Гоби. Эффективност – 81%, мощност с запада на восток 20 видов, с востока на запад – 11 видов. Значительным зоогеографическим рубежом является Кавказ (эффективност – 59%, мощност с севера на юг 3 вида, в обратном направлении 13 видов)..

В распространении коссид наиболее значимым являются пески Джунгарии, отграничивающие фауны Алтая от фауны Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня (эффективност – 90%, мощност с севера на юг 9 видов, с юга на север 19 видов.). Таджикская депрессия и впадина Деште-Лут, отделяют Гиссаро-Дарваз от Паропамиза (эффективност – 87%, мощност с севера на юг 18 видов, с юга на север 10 видов).

Каспий преграда между пустынями Юго-Западного Казахстана, Западного Узбекистана и Туркмении и Южным Поволжьем, Кавказом и Закавказьем (эффективност – 80%, мощност

с запада на восток – 14 видов, с востока на запад – 21 вид). Средиземное море – один из важнейших рубежей в Палеарктике (эффективность – 90%, мощность с севера на юг – 9 видов, с юга на север 27 видов. Наибольшая общность фаун наблюдается в районе Гибралтара, где на территории Южной Испании встречается *Wiltshirocossus aries* Pngl. и викарный сахарскому *Eremocossus vaulogeri* Stgr. – *E. almeriana* de Freina & Witt. Черное море существенный рубеж в распространении коssid (эффективность – 56%, мощность с севера на юг 5 видов, с юга на север 9 видов).

#### *Центры видового и родового разнообразия в Палеарктике*

При анализе локальных фаун (см. раздел 5.4.) выяснилось, что в бореальном поясе почти везде встречается одинаковое число видов в Европе и Азии (по 3 вида, местами до 1 вида). Суббореальная фауна в Западной Палеарктике – 7 видов (как в Приамурье, но несколько меньше, чем в Приморье и Северном Китае), против 4-х видов в степях Западной Сибири. Несколько богаче фауна коssid в горах Алтая и Саян – 12 видов (включая Монгольский Алтай).

Распределение видового богатства в пограничных между субтропическим и тропическим поясах Палеарктики происходит следующим образом: запад Сахары – 19 видов, центральная часть Сахары – 21 вид, восток Сахары – 16 видов. Максимум обилия в Малой Азии (45 видов) и палеарктическом Иране (69 видов – максимальное разнообразие видов коssid в Палеарктике), уменьшение видового разнообразия можно отметить восточнее – в Туране (37 видов), в Гоби (17 видов).

Островные фауны Западной Палеарктики обеднены. На Канарах 3 вида [Saldaitis, Yakovlev, 2008], на Крите 5 видов, на Карпатосе 1 вид, на Кипре 2 вида, на Сицилии 4 вида.

Богаты горные страны Центральной и Передней Азии, коssidы демонстрируют высокое разнообразие в низко- и среднегорном поясах. Загрос – 16 видов коssid, Копетдаг – 25, Тянь-Шань – 27, Гиссар – 29, Дарваз – 14, на Алай – 16, Паропамиз – 19, . Беднее Заалай – 7 видов, Памир и Бадахшан – по 6, Гиндукуш – 10. В палеарктической части Тибета 2 вида, а ориентальная часть Тибета пока не изучена. Четко прослеживается тенденция к обеднению видового состава в наиболее приподнятых горных странах.

В Среднем Приамурье 7 видов, в Приморье – 10, в Корее 7, в Северном Китае – 9, что несколько богаче, чем в суббореальных широтах Западной Палеарктики. Южнее отмечается нарастание видового богатства. В Юньнани – 23 вида, в Сычуани – 12. Фауна Гималаев разнородна (Кашмир и Ладак – 4 вида, Непал – 14, восточная часть Гималаев – 30). В Японии (без Рюкю) 6 видов, что незначительно меньше, чем в континентальных районах Кореи и Северного Китая. На Сахалине 2 вида, что заметно меньше, чем в Приамурье и Приморье. На Курилах коssidы не обнаружены.

Таким образом, видовое богатство древоточцев в Палеарктике привязано к аридным регионам и горным системам, где аридные ландшафты представлены в полной мере (Загрос, Тянь-Шань, Гиссар). Факторами снижения видового богатства коssid являются – увеличение влажности и увеличение высоты над уровнем моря. Нарастание видового многообразия в Сино-Тибетских горах наблюдается за счет эндемиков и включения субтропических элементов. Сходная тенденция наблюдается и в плане родового разнообразия. Увеличение родового многообразия от 2–3 в бореальном поясе, 4–5 в суббореальном до 10–13 в субтропическом, достигает максимума в Юньнани (20 родов).

#### *Центры эндемизма в Палеарктике*

В высоких широтах эндемизм у древоточцев не выражен. В суббореальном поясе эндемизм отмечается в Южном Поволжье (4 вида) и Алтае-Саянской горной стране (6 видов). В субтропическом поясе эндемиков больше (Кавказ – 5 видов, Копетдаг – 5, Загрос – 6, Тянь-Шань – 9, Паропамиз – 10, Гиссаро-Дарваз – 14, горы Малой Азии – 20, Гималайско-Тибетский регион – 41, 4 эндемика в Восточной Гоби, 5 в Джунгарской Гоби, 2 в южных районах Заалтайской и

Захуйин Гоби, 6 в Кызылкумах, 2 в Каракумах, 4 в Междуречье, 6 в Северной Сахаре. На Канарах, Сицилии, Кипре и Японии по 1 эндемику, на Крите – 3. В пустынях Монголии и Западной Сахаре по 2 эндемичных рода в Гималайско-Тибетском регионе – 3 рода.

### 5.2.2. Закономерности географического распределения коssid в Ориентальной и Папуасской областях

Граница Палеарктики и Ориентальной области традиционно принимается по южному макросклону Гималаев. Эффективность Гималайского рубежа 100%. Сложнее установить границу для юго-востока Ирана, юга Пакистана и Восточного Китая. Корректнее говорить о переходной зоне, где число ориентальных и палеарктических видов примерно равно. Распределение видов по фаунистическим группировкам в Юго-Восточном Иране и Южном Пакистане представлено в таблице 1.

Таблица 1. Соотношение числа Палеарктических и тропических элементов в Юго-Восточного Ирана и Южного Пакистане

Ориентальные	Палеарктические	Афротропические
<i>Chinocossus acronyctoides</i> Moore, <i>Dervishiya cadambae</i> Moore	<i>Cossus cossus</i> L., <i>Holcocerus gloriosus</i> Ersch., <i>H. zarudnyi</i> Gr.-Gr., <i>H. holosericeus</i> Stgr., <i>Vartiania zaratustra</i> Yak., <i>V. senganensis</i> Dan., <i>Eremocossus vaulogeri</i> Stgr., <i>E. foedus</i> Hps., <i>Cossulus zoroastres</i> Gr.-Gr., <i>Barchaniella mus</i> Gr.-Gr., <i>Isoseras bipunctatum</i> Stgr., <i>Phragmacossia territa</i> Stgr., <i>Meharia incurvariella persica</i> Wiltsh.	<i>Azygophleps scalaris</i> H.-Sch. <i>Azygophleps larseni</i> Yak. & Sald.
Всего 2 вида.	Всего 13 видов	Всего 2 вида

Анализ показывает, что в фауне юго-восточного Ирана и Южного Пакистана присутствуют 17 видов Cossidae, из которых преобладают палеарктические виды 13 (76,5%), а ориентальных и афротропических значительно меньше (по 2 вида, 23,5 %).

Анализ фауны коssid низкогорий и равнин Восточного Китая, Кореи и Юго-Восточной России представлен в таблице 2. Данные по распространению древоточцев в Восточной Азии практически полностью совпадают с данными по распространению арктид [Дубатов, 2007]. Переходная зона между Палеарктикой и Ориентальной областью – северная часть бассейна Янцзы. Здесь сохраняется незначительный перевес в пользу палеарктических видов, южнее доля палеарктов резко снижается (с 5 до 2 видов), а число тропических видов нарастает (с 4 до 7 видов). Эндемичные виды также относятся к родам, имеющим ориентальное происхождение.

#### Зоогеографические рубежи в Ориентальной и Папуасской областях

Основными **эвфитоценоотическими** рубежами, влияющими на распространение Cossidae в Ориентальном регионе являются:

1. Граница экваториальных лесов на полуострове Малакка (эффективность – 62,5%, мощность с севера на юг 22 вида, с юга на север 3 вида)..

2. Граница саванн Северо-Западной Индии с увлажненными регионами северо-востока и юга Индии (эффективность – 66,6%, мощность с северо-запада на юго-восток 3 вида, с юго-востока на северо-запад – 7).

Из **геоморфолого-фитоценоотических** рубежей можно выделить Шаньские горы (эффективность – 82,5%, мощность с запада на восток – 23 вида, с востока на запад – 10). В расчленении биоты Юго-Восточной Азии велико значение водных преград. Пролив Палк отделяет фауну Южной Индии от Цейлона (эффективность – 61,1%, мощность со стороны Индии – 7 видов, со стороны Шри-Ланки – 6). Малаккский пролив между полуостровом Малакка и Суматрой (эффективность – 40,7%, мощность со стороны Малакки – 1 вид, со

Таблица 2. Соотношение числа палеарктических и ориентальных видов в Восточной Азии

Регион	Палеарктические виды	Ориентальные виды	Эндемичные виды
Южное Приамурье (Хабаровский край и Амурская область), Хэйлунцзян (Китай) и Приморье (РФ) и Корея. Всего 11 видов	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Acosus terebrus</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeui</i> , <i>C. orientalis</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltzoviella insularis</i> , <i>Eogystia sibirica</i> , <i>Phragmataecia geisha</i> , <i>Ph. pygmaea</i> . Всего 10 видов.	<i>Zeuzera multistrigata</i> . 1 вид.	нет
Северо-Восточный Китай (Гирич, Ляонин, Хэбэй, Шаньдун, Шаньси), Корея. Всего 10 видов.	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Acosus terebrus</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeui</i> , <i>C. orientalis</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltzoviella insularis</i> , <i>Eogystia sibirica</i> , <i>Phragmataecia pygmaea</i> . Всего 9 видов.	<i>Zeuzera multistrigata</i> . 1 вид.	нет
север бассейна Янцзы: Цзянсу, Аньхой, Хэнань, Хубэй. Всего 10 видов	<i>Catopta albonubila</i> , <i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeui</i> , <i>Deserticossus tsingtauana</i> , <i>Streltzoviella insularis</i> . Всего 5 видов	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Yakudza vicarius</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> . Всего 4 вида.	<i>Chinocossus humanensis</i> . 1 вид.
юг бассейна Янцзы: Чжэцзян, Фуцзянь, Цзянси, Хунань. Всего 12 видов.	<i>Cossus cossus</i> , <i>C. siniaeui</i> . Всего 2 вида.	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Yakudza vicarius</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> , <i>Phragmataecia innotata</i> , <i>Ph. cinnamomea</i> , <i>Xyleutes persona</i> . Всего 7 видов	<i>Paracossus longispinalis</i> , <i>Chinocossus humanensis</i> , <i>Azygophleps confucianus</i> . Всего 3 вида.
Южный Китай: Гуанси и Гуандун. Всего 14 видов.	нет	<i>Chinocossus acronyctoides</i> , <i>Frantsdanielia likiangi</i> , <i>Wittocossus mokanshenensis</i> , <i>Phragmataecia innotata</i> , <i>Ph. impura</i> , <i>Ph. gummata</i> , <i>Zeuzera multistrigata</i> , <i>Zeurrora indica</i> , <i>Polyphagozerra coffeae</i> , <i>Xyleutes strix</i> , <i>X. persona</i> , <i>Chalcidica minea</i> . Всего 12 видов	<i>Chinocossus humanensis</i> , <i>Neurozerra flavicera</i> . Всего 2 вида.

стороны Суматры – 10. Пролив Каримата между Суматрой и Борнео (эффективность рубежа – 51,1%, мощность от Суматры – 9 видов, со стороны Борнео – 14). Пролив Макаassar (северная часть линии Уоллеса), разделяющий Борнео и Сулавеси (эффективность – 85,4%, мощность со стороны Борнео – 26 видов, со стороны Сулавеси – 15). Южная часть линии Уоллеса – Ломбокский пролив между Бали и Ломбокком (эффективность – 87,5%, мощность от Явы 19



видов, со стороны Малых Зондских островов 9 видов). Моря Церам и Хальмахера преграда между Молуккскими островами и Новой Гвинеей (эффективность 83,3%, мощность со стороны Молуккских островов – 11 видов, а от Новой Гвинеей – 19). Молуккское море между Сулавеси и Молукками (эффективность 83,7%, мощность со стороны Сулавеси 19 видов, а от Молуккских островов – 12).

*Центры видового и родового разнообразия в Ориентальной и Папуасской области*

1. Горы Северного Индокитая. Здесь отмечен 41 вид из 27 родов древоотцев.
2. В Южном Индокитае 35 видов.
3. На полуострове Малакка 18 видов.
4. На Индостане 14 видов).
5. Острова северной части Ориентальной области небогаты (на Филиппинах 17 видов, на Цейлоне 11, на Тайване и Андаманских островах по 9, на Рюкю 3).
6. Гораздо богаче фауна крупных островов юго-восточной части региона. На Борнео 33 вида, на Суматре 27, на Яве и Бали – 23, на Сулавеси 25.
7. На Зондских островах (от Ломбока до Сумбавы включительно) 7, на Комодо, Флоресе и Сумбе 9, на Молуккских островах 18.
8. На Новой Гвинее 27 видов.

Следует отметить уменьшение числа родов в островных фаунах по направлению к Новой Гвинее. На Борнео число родов коssid максимально (21, 6 родов номинативного подсемейства), на Сулавеси число родов меньше (15, 3 относятся к *Cossinae*), на Флоресе и Сумбе лишь один род относится к *Cossinae* (общее число родов – 7), на Молуккских островах (всего 9) и на Новой Гвинее (всего 10) отмечены только представители *Zeuzerinae*. Таким образом, в материковой части Ориентальной области наиболее богатым является Северный Индокитай, а в островной – фауны Борнео, Суматры, Сулавеси и Новой Гвинее. Отмечается уменьшение родового разнообразия древоотцев по направлению от Борнео к Новой Гвинее более чем в 2 раза.

*Центры эндемизма в Ориентальной и Папуасской областях*

В горах Северного Индокитая (20 видов, 48,7% от фауны). Основные центры эндемизма располагаются на островах. Тайвань – 1 вид, 11% от фауны; Хайнань – 1 вид, 14% от фауны, Андаманские острова – 3 вида, 30,3% от общего числа видов. Эндемизм увеличивается на юге региона (Цейлон – 5 видов, 45% от фауны; Филиппины – 7, 41%; Ява – 4, 17%; Суматра – 4, 15%; Борнео – 11, 33%). Наиболее выражен эндемизм на Сулавеси (15 видов, 60% от фауны), Молуккских о-вах (11, 55%), на о-вах Сумба, Флорес и Тимор (6, 54,5%) и на Новой Гвинее (19, 70%).

### **5.2.3. Закономерности географического распределения *Cossidae* в Австралии**

В Австралии 74 вида из 9 родов 2-х подсемейств. Данные по фаунистике коssid Австралии фрагментарны и могут быть пока представлены в виде очень коротких выводов. Наиболее богатыми являются прибрежные леса Северо-Восточной Австралии, из которых наиболее богаты территории Квинсленда (53 вида). Данных о пустынных регионах крайне мало. Пока известны лишь 3 вида коssid из рода *Endoxyla* Hb., относящегося к *Zeuzerinae*. Очевидно, что наиболее значимым рубежом, сдерживающим распространение коssid внутрь Австралийского континента является градиент влажности, что отличает данную территорию от Африки и Палеарктики, где многочисленные представители *Cossinae* и *Megariinae* приспособлены к аридным условиям. Для лесов юга и запада Австралии известно 30 видов, для Нового Южного Уэльса (юго-восточная часть Австралии) – 15 видов. Австралия является центром эндемизма. Из 8 родов – 5 эндемичны. Эффективность морей Тимор, Арафура и

Торресова пролива, как рубежей, равна 100%. Мощность со стороны Малых Зондских островов и Новой Гвинеи 38 видов, от Австралии – 82 вида.

#### 5.2.4. Закономерности географического распределения коssid в Афротропической области

##### Граница Палеарктики и Афротропической области

Граница Палеарктики в Аравии дискуссионна. Мы считаем, что северная и центральная части полуострова относятся к Палеарктике, а южное и западное побережья – к Афротропической области (таблица 3). Ядро фауны представляет эремическая группа, свойственная Сахаре, Аравии и Ближнему Востоку. В Южной Аравии заметно увеличение доли афротропических элементов (представители 4-х афротропических родов, таких как *Aethalopteryx* Schoorl, *Afroarabiella* Yak., *Camellocossus* Yak. и *Afrikanetz* Yak.).

##### Зоогеографические рубежи в Афротропике

Основными **эвфитоценоотическими** рубежами, определяющими распространение коssid в Афротропике являются северная и южная граница экваториальных лесов. Северная граница экваториальных лесов является важным рубежом, южнее нее не проходят сахельские виды, а севернее в Сахель не проникают лесные виды Западной и Центральной Африки (эффективность 91%, мощность с севера на юг всего 8 видов, с юга на север 58 видов). Южная граница экваториальных лесов – барьером в распространении лесных влаголюбивых видов на юг в саванны Южной Африки, а виды саванн не проникают в леса на севере (эффективность – 66%, мощность с севера на юг 35 видов, с юга на север 23 вида).

Таблица 3. Соотношение числа палеарктических и афротропических элементов в фауне Аравийского полуострова

Регион	Палеарктические	Афротропические	Эремические (пустынные виды, распространенные от Сахары до Аравии или Южного Ирана)
Центральная и Северная Аравия. Всего 13 видов	<i>Paropta paradoxa</i> , <i>Holcocerus gloriosus</i> , <i>H. holo-sericeus</i> , <i>Eremocossus vaulogeri</i> , <i>Dys-pessa kabyllaria</i> 5 видов (38,5%)	<i>Afroarabiella tahamae</i> 1 вид (7,7%)	<i>Wiltshirocossus aries</i> , <i>Alcterogystia l-nigra</i> , <i>A. frater</i> , <i>Mormogystia reibelli</i> , <i>Azygophleps larseni</i> , <i>A. sheikh</i> , <i>Meharia semilactea</i> 7 видов (53,8%)
Юго-Восточная Аравия (Оман). Всего 10 видов.	<i>Holcocerus holosericeus</i> , <i>Eremocossus vaulogeri</i> 2 вида (20%)	нет	<i>Vartiania zaratustra</i> , <i>Mormogystia reibelli</i> , <i>Azygophleps larseni</i> , <i>A. sheikh</i> , <i>Meharia semilactea</i> , <i>M. phylbyi</i> , <i>M. acuta</i> , <i>Neostygia postaurantiaca</i> 8 видов (80%)
Юго-Западная Аравия (Йемен). Всего 15 видов	<i>Holcocerus gloriosus</i> , <i>Eremocossus vaulogeri</i> 2 вида (13,3%)	<i>Camellocossus abyssinica</i> , <i>Afroarabiella tahamae</i> , <i>Afrikanetz makumazan</i> , <i>Aethalopteryx wiltshirei</i> 4 вида (26,7%)	<i>Holcocerus zarudnyi</i> , <i>Alcterogystia l-nigra</i> , <i>A. frater</i> , <i>Mormogystia reibelli</i> , <i>Azygophleps larseni</i> , <i>A. sheikh</i> , <i>Meharia semilactea</i> , <i>M. phylbyi</i> , <i>M. acuta</i> 9 видов (60%)
Остров Сокотра. Всего 5 видов		<i>Aethalopteryx dixami</i> 1 вид (20%)	<i>Azygophleps larseni</i> , <i>Mormogystia branshteteri</i> , <i>Meharia yakovlevi</i> , <i>M. hackeri</i> 4 вида (80%)

**Геоморфолого-фитоценологические** рубежи в Африке. Хребет Рувензори с гидрографическими преградами (оз. Виктория, Альберт, Эдуард, Киву и Танганьика) – барьер для обмена фаунами Западной и Центральной Африки и более засушливыми регионами Восточной Африки (эффективность – 77,5%, мощность с запада 33 вида, с востока 32 вида). Эффективность Сахары и Мадагаскарского пролива – 100%.

*Центры видового и родового разнообразия в Афротропике*

В Западной Африке – 40 видов, Центральной и Восточной Африке по 51 виду, в Намибе и Калахари 25 видов (эндемики пустынь Южной Африки представлены видами подсемейства *Cossinae*), в Намаквалэнде – 21, в Драконовых Горах – 25, на Эфиопском нагорье – 20, на Мадагаскаре – 33. Наиболее богата родами фауна экваториальной (21 род) и Южной Африки (11 родов). В фауне Мадагаскара 7 родов.

*Центры эндемизма в Афротропике*

В экваториальном поясе Африки эндемичны 1 подсемейство и 7 родов. По регионам: Западная Африка – эндемичны 13 видов, 1 род; экваториальный сектор Восточной Африки – 28 видов, 1 род; Центральная Африка (Конго) – 20 видов. В Калахари и Намибе 9 видов, причем 5 из них – эндемики пустынь Берега скелетов. В Дракенсберге 4 вида, в Намаквалэнде – 3. На Мадагаскаре 33 вида (100% эндемики), 4 эндемичных рода (из 7 известных) и 1 эндемичное подсемейство – *Pseudocossinae* Nepp.

### **5.3. Типологический анализ неоднородности фауны *Cossidae* Старого Света**

Для выявления неоднородности фауны древоточцев в Старом Свете регион был разбит на 143 относительно небольших участка, для которых оказалось возможным выявить достоверный набор обитающих видов древоточцев. Эти участки выделялись с учетом нескольких факторов: их территория должна быть как можно меньшего размера, но изученность фауны коssid в каждом из них должна быть достаточно полной [Дубатолов, 2007].

### **5.4. Результаты кластерного анализа неоднородности фауны древоточцев (*Cossidae*) в Старом Свете**

Для проведения кластерного анализа использовался коэффициент Жаккара [Jaccard, 1902] и его модификации (коэффициент Жаккара-Наумова), являющиеся традиционным средством изучения неоднородности фаун. Для этого были проведены три различных анализа: распределение типов фауны на уровне видов, родов и надродовых таксонов (монотипных подсемейств, триб и групп родов, выделенных в главе 4), причем проводился анализ не только по сходству родового или подсемейственного состава между локальными фаунами, но с учётом богатства видов каждого рода или трибы в той или иной локальной фауне.

*Результаты кластерного анализа неоднородности фауны древоточцев (*Cossidae*) в Старом Свете (уровень видов и родов)*

Все продемонстрированные выше 143 локальные фауны древоточцев Старого Света на основании распределения видов и родов при использовании программы KLAFA оказались объединены в 16 кластеров (рис. 4). Данные группы далее обозначены как типы фауны: NAfr-Ar – северо-африканско-аравийский, Afr – африканский, Mdg – мальгашский, Aust – австралийский, Ts – тасманийский, Tmp – температурный, NEur-SSib – северо-европейско-южно-сибирский, MMAs – передне-средне-азиатский, Pm-Bd – памиро-бадахшанский, SEAfgh-NPk – юго-восточно-афганско-северо-пакистанский, WMng-Dzh – джунгарско-западно-монгольский, EGb – восточно-гобийский, OrAs – ориентальный континентальный и ориентальный северный островной, NYz-Gs – янцзы-ганьсуйский, OrIs – ориентальный островной, Gm – гималайский.

Объединение типов фаун в единый граф проведено методом корреляционных плеяд, который позволяет игнорировать слабые связи между классами и рассматривать только наиболее значимые [Терентьев, 1959]. В качестве порога значимости связей между типами фаун

принято значение в 12% сходства. При наличии меньших связей, использованы наибольшие запороговые величины. Выделение надтипов фаун проводилось при наличии сгущений на графе при значении связей выше 15% коэффициента сходства локальных фаун (точечные линии разных размеров).

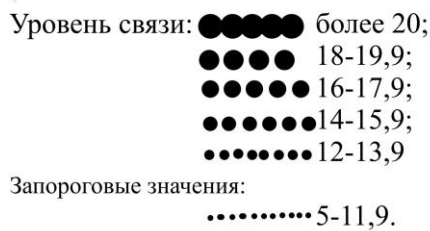
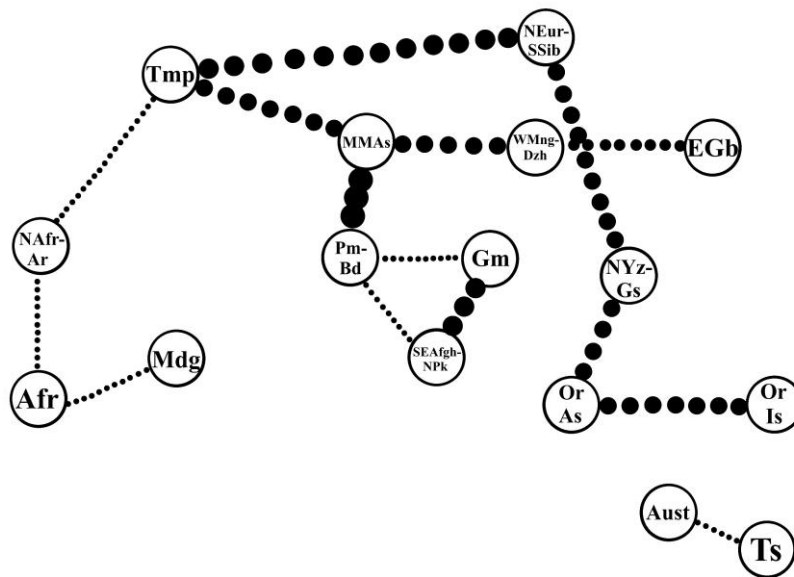


Рис. 4. Неоднородность фауны Cossidae Старого Света. Уровень видов

Из анализа структурного графа, следует, что фауна древоточцев (Cossidae) Старого Света распадается на шесть надтипов (на видовом и родовом уровнях) (рис. 5).

I. Транстемператный надтип включает сходные между собой фауны Европы, Кавказа, Закавказья, Северного Казахстана, Южной Сибири, Северной Монголии, Дальнего Востока и Японии (без Рюкю).

II. Сахаро-центрально-азиатский надтип объединяет фауны Сахары, Северной Аравии, Ирана (кроме крайнего юго-запада), Средней Азии, объединяемых в один кластер и тесно связанных с ними джунгарских и западно-гобийских элементов и значительно обособленной как на видовом, так и на родовом уровнях локальной фауной Восточной Гоби.

III. Африканский надтип имеет связи с Южной Аравией.

IV. Мальгашский надтип сильно обособлен.

V. Ориентальный надтип (с четким обособлением северного (от Южного Китая до Аннамского нагорья, Тайвань и Рюкю) и южного конгломератов (от Малакки до Зондского архипелага, с включением Флореса, Тимора, Новой Гвинеи, Соломоновых островов и Новой Британии).

VI. Австралийско-гасманийский надтип фауны сильно обособлен на видовом уровне, однако имеет значительное сходство на уровне родов и надродовых таксонов с фауной ориентального кластера.

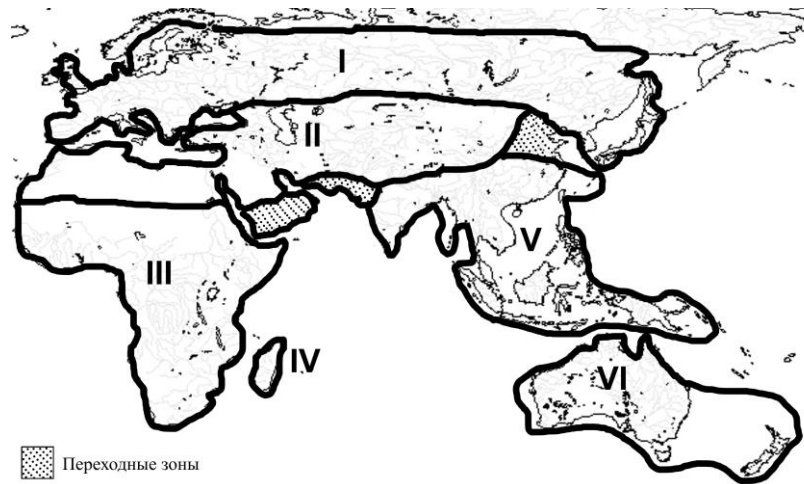


Рис. 5. Надтипы фауны Старого Света на основании распределения видов и родов древооточцев (Cossidae): I – трансстемператный, II – сахаро-центрально-азиатский, III – африканский, IV – мальгашский, V – ориентальный, VI – австралийско-тасманийский.

Анализ распространения видов Cossidae в двенадцати локальных пустынных палеарктических фаунах (рис. 6), проведенный по методу KLAFA, показал формирование 4-х типов фауны: сахаро-аравийско-южноиранскую, среднеазиатско-казахстанскую, западно-гобийскую и восточно-гобийскую. Наиболее изолирована фауна Восточной Гоби (7% сходства с фауной Джунгарской, Заалтайской и Захуйин-Гоби и 9% сходства с фауной Долины Великих Озер). Такие отличия позволяют рассмотреть фауну Cossidae восточной части Гоби в ранге отдельного надтипа.

*Результаты кластерного анализа неоднородности фауны древооточцев (Cossidae) в Старом Свете (уровень надродовых таксонов) и их обсуждение*

Для анализа были взяты трибы и подсемейства, в которых трибы не выделены и проанализировано их распространение по 143 вышеупомянутым локальным фаунам. В результате анализа выделилось 7 кластеров (рис. 7): N Afr-Ar-Pk – северо-африканско-аравийско-пакистанский, PPTg – панпалеотропический, Mg – мадагаскарский, TrTmpSbTr – трансстемператно-субтропический, Gm – гималайский, EGb – восточно-гобийский, Au – австралийско-тасманийско-новозеландский.

Таким образом, наиболее обособлены фауны Палеарктики и Панпалеотропики (с фаунами Австралии, Тасмании, Новой Зеландии и Мадагаскара). Гималаи и Аравийско-Северо-Африканско-Пакистанский кластер могут быть рассмотрены как переходные зоны от Палеарктического надтипа фауны к Панпалеотропическому. В фауне Палеарктики наиболее обособлена фауна Восточной Гоби. Отличие на всех уровнях фауны Восточной Гоби позволяет говорить о необходимости выделения Восточной Гоби в отдельную зоогеографическую подобласть.

Основными выявленными тенденциями являются:

- бедность и однородность бореальной фауны,
- родство европейской умеренной и западно-палеарктической субтропической фауны,
- выделение в Палеарктике кластеров, таких как передне-среднеазиатский, джунгарско-западномонгольский и, особенно, восточно-гобийский тип фауны,
- подразделение ориентальной фауны на северный (от южных склонов Гималаев и Юго-Восточного Тибета, включая Аруначал-Прадеш, до Аннамских гор в Центральном Индокитае) и южный кластер (от Малакки и Южной Бирмы) до Новой Гвинеи,

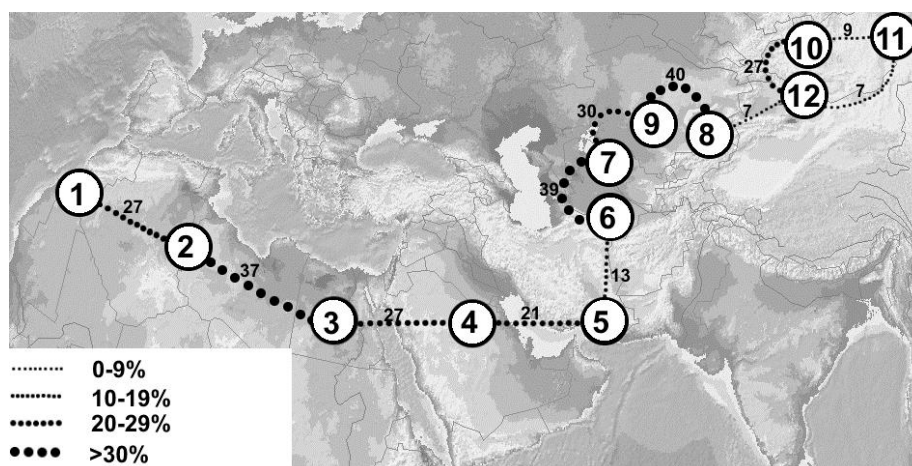


Рис. 6. Граф неоднородности фауны древоточцев пустынь Палеарктики (уровень видов). Регионы: 1. западная часть Сахары (Марокко, северная Мавритания, Западная Сахара); 2. центральная часть Сахары (Алжир, Ливия, Тунис); 3. восточная часть Сахары (Египет); 4. Аравийская пустыня; 5. пустыни Южного Ирана; 6. Каракумы; 7. Кзылкумы; 8. пустыни Восточного Казахстана (Сары-Ишикотреау, Таукумы, пески долины р. Или); 9. пустыни Южного и Центрального Казахстана (Бетпак-Дала, Моюнкумы); 10. пустыни долины Великих Озер; 11. Восточная Гоби и Ордос; 12. Джунгарская Гоби с котловиной Барун-Хурай, Заалтайская и Захуйин-Гоби.

- включение Восточных Малых Зондских, Молуккских о-вов и Новой Гвинеи в ориентальный кластер,
- выделение на высоком уровне (надтип) фауны Мадагаскара,
- выделение на высоком уровне (надтип) фауны Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, с высокой обособленностью фауны Квинсленда, Южной Австралии и аридных районов Австралии,
- наличие ряда переходных фаун между Палеарктикой и Панпалеотропикой (Аравия, Сахара, юг Пакистана, юго-восток Афганистана, юг Ирана, Гималаи, долина р. Янцзы),
- наличие слабо очерченного переходного кластера между ориентальным и афротропическим конгломератами в южных районах Пакистана и Ирана.

### 5.5. Характеристика фаун древоточцев (Cossidae) зоогеографических областей Земли

Использована схема зоогеографического деления суши [Крыжановский, 2002]. С учетом специфики группы внесены некоторые изменения:

- включение Папуасского хорона в Индо-Малайскую область Палеотропики в качестве подобласти;
- включение Австралийского и Новозеландского хоронов в Палеотропическое царство в качестве области;
- некоторое уточнение границы между Палеарктической и Индо-Малайской областями – она дана по В.В. Дубатолову [2007];
- выделение Восточно-Гобийского хорона в отдельную надпровинцию.

**1. Голарктическое царство.** В фауне коссид Голарктики около 320 видов 60 родов из 6 подсемейств. 31 род (26 палеарктические) и примерно 290 видов – эндемики Голарктики. Наиболее крупные эндемичные палеарктические роды: *Dyspessa* Hb. (59 видов), *Cossulus* Stgr. (26) и *Deserticossus* Yak. (19).

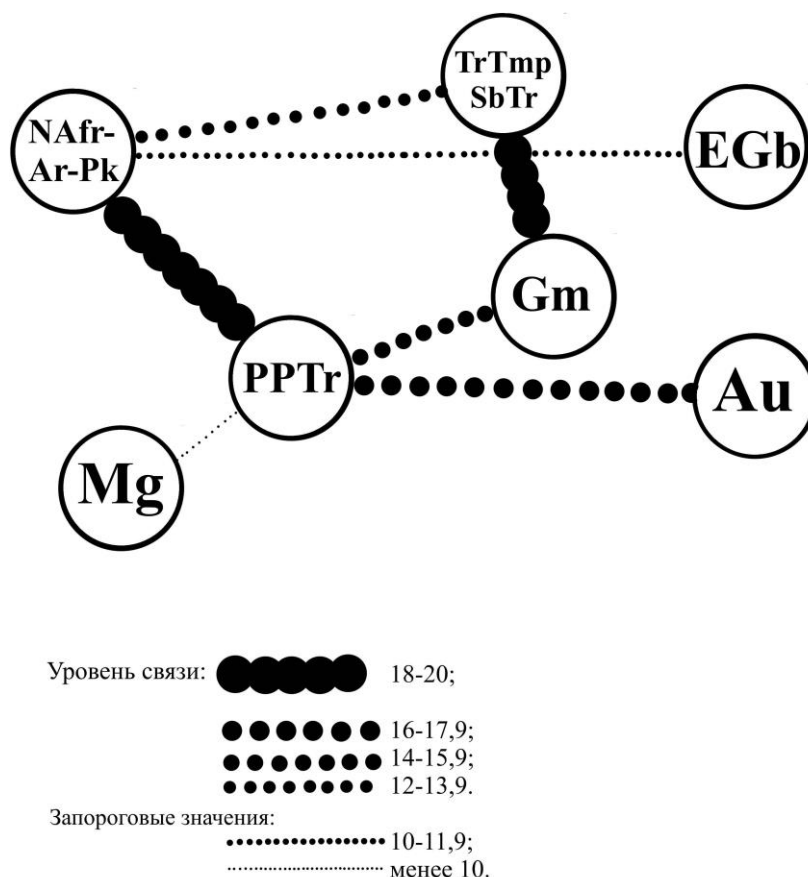


Рис. 7. Неоднородность фауны Cossidae Старого Света. Уровень надродовых групп.

1.1. **Бореальная** область бедна по фауне Cossidae (11 видов (4 эндемика) из 7 родов из 3-х подсемейств). Единственным специфический род в Бореальной области (субэндемично) *Acosinus* Dyar.

1.2. Область **Древнего Средиземья** своеобразна по фауне Cossidae (244 вида (232 – эндемики) из 39 родов (22 эндемичны) 5 подсемейств).

1.2.1. В **Средиземноморской** подобласти 45 видов 20 родов; эндемичные роды: *Semitocossus* Yak. и *Wiltshirocossus* Yak.

1.2.2. **Сахаро-Гобийская** подобласть наиболее богата по фауне Cossidae в Палеарктике, включает 8 эндемичных родов и более 60 эндемичных видов.

1.3. **Восточноазиатская** область. Границы восточноазиатской области по нашим данным вполне совпадают с таковыми, выделенными В.В. Дубатоловым [2006, 2007]. Южная граница выдела проходит по хр. Циньлин и по водоразделу рек Хуанхэ и Янцзы, где обитает переходная фауна между Палеарктикой и Палеотропикой, что показано в таблице 2. Северная граница области проходит по Среднему Приамурью. В Гималаях, судя по материалам из Непала, граница области идет по южному макросклону на высоте 3500–4000 м. Всего в области 18 видов (10 эндемики) из 12 родов.

1.4. **Сонорская** область. По литературным данным [Dyar, 1940; Hodges et al., 1983] на территории 40 видов из 15 родов 3-х подсемейств. Более 30 видов и 5 родов эндемичны.

2. **Палеотропическое царство**. Отмечены: 471 вид (450 эндемики) 88 родов (73 эндемики) из 7 подсемейств (2 эндемики).

2.1. В **Индо-Малайской** области 49 родов (38 эндемичны) из 3-х подсемейств. На основании распространения Cossidae в регионе, область разделяется на ряд подобластей.

2.1.1. **Малайская** подобласть весьма своеобразна по фауне Cossidae.

2.1.1.1. Фауна **Малаккской** надпровинции близка к фаунам Суматры и Борнео и с индокитайской фауной. Отмечено более 70% эндемичных видов.

2.1.1.2. Надпровинция **острова Борнео** хорошо изучена. Важной ее чертой является слабая представленность папуасскими элементами (отсутствие в фауне родов *Trismelasmus* Schoorl и *Endoxyla* Hb.), а также большая представленность представителей Cossinae (эндемичный род *Kalimantanossus* Yak. и ряд эндемичных видов *Isocossus* Rp.)

2.1.1.3. **Филиппинско-Западно-Зондская** надпровинция. Фауна региона характеризуется включением родов *Trismelasmus* Schoorl и *Endoxyla* Hb., представленных единичными эндемичными видами, и почти полным выпадением Cossinae. Фауна характеризуется высоким эндемизмом на крупных островах.

2.1.2. **Папуасская** подобласть характеризуется рядом эндемичных форм родового уровня, значительным обеднением представленности подсемейств – превалируют *Zeuzerinae*.

2.1.2.1. **Новогвинейская** надпровинция характеризуется полным выпадением Cossinae (27 видов из 10 родов, из которых 15 видов относится к роду *Trismelasmus* Schoorl). Эндемичных родов Cossidae на Новой Гвинее не выявлено.

2.1.2.2. **Целебесско-Молуккская** надпровинция (28 видов, 3 эндемичных рода на о. Сулавеси).

2.1.2.3. **Тимор-Флоресская** надпровинция (11 видов, 1 эндемичный род).

2.1.3. **Индийская** подобласть изучена слабо. Можно говорить об общности Южной Индии (Тамилнаду и Керала) и Цейлона, которые могут быть рассмотрены в качестве отдельной надпровинции (общие роды *Rugigegat* Schoorl и *Patoptoformis* Yak.). В качестве надпровинции можно выделить Андаманские острова, где отмечено около 50% эндемичных видов.

2.1.4. **Индокитайская** подобласть (47 видов, 35 эндемики). Обособлены горы Северного Вьетнама (массив Фансипан), где отмечены виды палеарктического происхождения: *Catopta tropicalis* Yak et Witt, *Streltziella owadai* Yak., а также гор южной Сычуани и Юньнани, изобилующими эндемичными видами. Обособлены горные районы севера Таиланда, Камбоджи и Лаоса, где обитает ряд эндемичных видов.

2.2. **Австралийская** область. В хорон, кроме Австралии, мы включаем Тасманию и Новую Зеландию. В фауне 75 видов, из которых 74 эндемики. Из 9 родов 5 эндемики. Древоточцы в Тасмании и Новой Зеландии представлены 2 видами из рода *Endoxyla* Hb.

2.3. **Афротропическая** область. 30 родов (22 эндемичны), 152 вида (144 эндемики). Одно эндемичное подсемейство – *Politzariellinae* Yak., включающее 2 монотипных рода.

2.3.1. **Западноафриканская** подобласть. 3 подсемейства, 5 эндемичных родов, 16 эндемичных видов.

2.3.2. **Судано-Замбезийская** подобласть. В фауне 2 эндемичных рода: *Koboldocossus* Yak. и *Acosma* Yak. Отмечены роды, имеющие палеарктическое или аравийское происхождение и один общий род с Мадагаскаром (*Zeuzeropecten* Schoorl).

2.3.3. **Южно-Африканская** подобласть. Эндемичные роды из номинативного подсемейства: *Rethona* Wlk., *Arctiocossus* Fld.

2.4. **Мадагаскарская** область. На Мадагаскаре 3 подсемейства (одно эндемичное – *Pseudocossinae*), 33 вида (все эндемики), относящиеся к 7 родам (5 эндемичны).

3. **Неотропическое царство.** Общие черты фауны:

- распространены 5 подсемейств, из которых одно (*Chilecomadinae*) эндемично, а два (*Hypoptinae* и *Cossulinae*) эндемичны для Нового Света, и не проходят севернее южных штатов США, имеющие, по всей видимости, неотропическое происхождение;

- число родов коssid в фауне Неотропики следующее: *Cossinae* – 3 рода, *Zeuzerinae* – 7, *Hypoptinae* – 8, *Chilecomadinae* – 2, *Cossulinae* – 5;



- число описанных видов около 100, что составляет, по нашему мнению, около четверти реально обитающих в Неотропике Cossidae.

В **Неотропической** области 4 эндемичных рода: *Allocryptobia* Viette, *Givarbella* Clench, *Psychogena* Shaus, *Puseyia* Dyar, а также субэндемичные *Langsdorfia* Hb., *Morpheis* Hb. и более 80 эндемичных видов. Наиболее богатыми являются роды *Langsdorfia* Hb. и *Morpheis* Hb., включающих более чем по 20 видов каждый.

В **Антильско-Центральноамериканской** области 3 эндемичных рода: *Psychidocossus* Fletcher, *Voousia* Schoorl, *Psychonoctua* Grote. Род *Voousia* Schoorl – эндемик Антильских островов.

В **Чилийско-Патагонской** области [Gentili, 1988, 1989] обитает эндемичное подсемейство Chilecomadinae, включающее 2 рода: *Chilecomadia* Dyar и *Rhizocossus* Clench, один эндемичный род *Philiodoron* Clench (Нуроптиае), а также около 20 эндемичных видов.

Таким образом, в мировой фауне наиболее богатым по числу таксонов всех рангов (подсемейства, роды и виды) является Палеотропическое царство (в рамках его лидирует Индо-Малайская область – из-за большей, чем Афротропика, изученности), на втором месте по таксономическому богатству находится Голарктика, на третьем – Неотропика, что связано с очень слабой изученностью древоотцев Южной и Центральной Америки.

## Глава 6. Трофические связи Cossidae Старого Света (первоначальные данные)

Список видов Cossidae Старого Света, чьи кормовые связи известны по литературным или оригинальным данным, приводится в приложении 7. Известны данные о трофических связях 60 видов Cossidae Старого Света (около 8% от общего числа известных видов) [Яковлев, 2012a]. Коссиды имеют разные спектры пищевой специализации – от монофагии до полифагии.

### ВЫВОДЫ

1. Проведена максимально полная таксономическая ревизия древоотцев. Был изучен типовой материал (номенклатурные типы) 282 видов, описанных другими авторами. В ходе таксономической ревизии установлено обитание на территории Старого Света 739 видов древоотцев, относящихся к 118 родам из 7 подсемейств. Из них автором описаны 4 подсемейства, 51 род и 254 вида, проведены ревизии 13 родов, сведены в синонимы 20 видов и подвидов, установлено несколько десятков новых комбинаций, установлено 3 старейших пригодных названия. Составлены подробные диагнозы всех родов Cossidae Старого Света.

2. Построена система Cossidae, основанная на морфологии имаго. Семейство подразделяется на 10 подсемейств. На территории Старого Света обитают представители семи подсемейств. Cossidae делятся на два крупных кластера, в один из которых включается подсемейство Zeuzerinae, имеющее истинную бокальчатую антенну; остальные таксоны объединены общей синапоморфией (редукцией буллы в гениталиях самок). Далее обособляется эндемичное для фауны Мадагаскара подсемейство Pseudocossinae, имеющее ряд апоморфий, из которых важнейшей является наличие прототимпанального органа и небольшая полукруглая выемка на вершине ункуса. Следующим этапом произошло расхождение Cossidae на 6 кластеров. *Culama* и Chilecomadinae объединены синапоморфиями: пластинчатыми структурами в основании вальв и специфическими разрастаниями эдеагуса в области отверстия везики. Politzariellinae, для которых наиболее значимой апоморфией является развитие специфического сложного вооружения внутренней поверхности вальв. *Dieida* и Stygiinae

объединены дневным образом жизни. *Mehariinae* и *Cossulinae* объединяются синапоморфией – сильным укорочением вальвы. *Catoptinae* и *Cossinae* объединены апоморфией – модифицированным костальным краем вальвы. Эндемичное в Новом Свете подсемейство *Nurortinae* имеет две аутапоморфии: редукция яйцеклада и развитие субункусов.

3. Установлено, что предковые формы *Cossinae* эволюционировали по нескольким направлениям, причем морфологические изменения на уровне триб шли либо в направлении модификации строения антенн, либо в усложнении строения вальвы. Роды номинативного подсемейства сформировали 5 групп, из которых 2 выделились на основании синапоморфий в строении антенн, а 3 на основании модификаций в вооружении вальв. 1) Три палеотропических рода, объединяемых в трибу *Zeuzerocossini* Yak. с редукцией гребешков на дистальном отделе стержня усика «псевдобокальчатой антенной». 2) Сложная по структуре группа из 24 палеарктических и палеотропических родов, объединенных модификацией антенны в сторону редукции гребешков и дальнейшей трансформацией стержневидной антенны за счет разрастания дорсально-дистальной поверхности членика антенны у ряда родов. Наиболее обособлен род *Vartiania* Yak., имеющий сращение вальв плотной мембраной, препятствующей их развороту и модифицированный эдеагус. Три рода, объединенные в *Holcocerini* Yak. характеризуются формированием специфического изгиба на костальном крае вальвы. Роды со стержневидной антенной (*Deserticossus* Yak., *Streltzoviella* Yak., *Yakudza* Yak., *Cryptoholcocerus* Yak., *Hollowiella* Yak., *Groenendaelia* Yak. и *Frantsdanielia* Yak.) образуют отдельный кластер, характеризующийся формированием бугра на костальном крае вальвы, четким разделением вальвы на базальную (склеротизованную) и дистальную (мембранозную) части. Роды с зубчатой антенной представляют отдельный кластер. 3) Группа, включающая три афро-тропических рода с ровным костальным краем вальвы, без выраженного субапикального гребня. 4) Сложная группа из 21 рода, два из которых (*Afroarabiella* Yak. и *Wiltshirocossus* Yak.) очень обособлены, а 19 родов объединены двумя синапоморфиями: хорошо выраженным субапикальным гребнем на внутренней поверхности вальвы и модифицированным костальным краем вальвы. Наиболее эволюционно продвинутыми родами являются южно-палеарктические *Dervishiya* Yak. и *Chinocossus* Yak. с редуцированными выростами транстиллы, и развитием крупных пирамидальной формы корнутусов. 5) Группа из тринадцати родов, характеризующаяся развитием гребневидной структуры на внутренней поверхности вальвы. Наиболее специализированными родами являются: *Gumilevia* Yak. со своеобразной волосистой «подушкой» на брюшке самок, *Rambuasalama* Yak. с сильно вытянутым передним крылом и оттянутым анальным углом заднего крыла и *Paracossus* Hmp. с бифуркацией ункуса.

4. Установлены центры видового разнообразия и эндемизма древоточцев в Старом Свете: Палеарктика – палеарктическая часть Ирана (69 видов, 16 эндемиков) и Гималайско-Тибетский регион (60 видов, 41 эндемик); Ориентальная и Папуасская области – Северный Индокитай (41 вид, 20 эндемиков) и о. Новая Гвинея (27 видов, 19 эндемиков); Афротропическая область – Центральная и Восточная Африка (по 51 виду), о. Мадагаскар (33 эндемичных вида).

5. Кластерный анализ 143-х локальных фаун *Cossidae* Старого Света показал неоднородность фауны. Фауна древоточцев (*Cossidae*) Старого Света распадается на шесть надтипов (на видовом и родовом уровнях). 1) Транстемператный надтип включает сходные между собой европейские локальные фауны, фауны Кавказа, Закавказья, Северного Казахстана, Южной Сибири, Северной Монголии, Дальнего Востока и

Японии (без Рюкю). 2) Сахаро-центрально-азиатский надтип объединяет фауны Сахары, севера Аравии, гор и пустынь Ирана (кроме южных районов), Средней Азии, Монголии и значительно обособленной как на видовом, так и на родовом уровнях локальной фауной Восточной Гоби. 3) Африканский надтип имеет связи с Аравией, которая, в свою очередь, имеет слабые связи с Трансстемператным надтипом. 4) Мальгашский надтип сильно обособлен от других надтипов фауны на уровне видов и родов. 5) Ориентальный надтип (с довольно четким обособлением северного (от Южного Китая до Аннамского нагорья, Тайвань и Рюкю) и южного конгломератов (от Малакки до Зондского архипелага, с включением Флореса, Тимора, Новой Гвинеи, Соломоновых островов и Новой Британии). Различия между африканским и ориентальным кластерами более заметны при анализе распределения видов и родов *Cossidae*. Эти различия в значительной степени стираются при проведении анализа распределения надродовых таксонов древоотцев. 6) Австралийско-гасманийский надтип фауны сильно обособлен на видовом уровне, однако имеет значительное сходство на уровне родов и надродовых таксонов с фауной ориентального кластера.

6. При кластерном анализе неоднородности фауны на уровне надродовых таксонов выделены 7 кластеров. Наиболее обособлены фауны Палеарктики и Панпалеотропики (и слабо связанных с последними фаунами Австралии, Гасмании и Новой Зеландии и Мадагаскара). Гималаи и Аравийско-Северо-Африканско-Пакистанский кластер могут быть рассмотрены, как переходные зоны от Палеарктического надтипа фауны к Панпалеотропическому. В фауне Палеарктики наиболее обособлена (что показано и при анализе распространения видов и родов) фауна Восточной Гоби. Отличие на всех уровнях фауны Восточной Гоби позволяет выделить отдельный восточно-гобийский надтип фауны и говорить о необходимости выделения Восточной Гоби в отдельную зоогеографическую подобласть.

7. В мировой фауне наиболее богатым по числу таксонов всех рангов (подсемейства, роды и виды) является Палеотропическое царство (в рамках его лидирует Индо-Малайская область), на втором месте по таксономическому богатству находится Голарктика. Замыкает список Неотропика, что, весьма вероятно, связано с очень слабой изученностью древоотцев Южной и Центральной Америки.

8. Зарегистрировано питание гусениц 60 видов *Cossidae* на 179 родах, относящихся к 71 семействам покрытосеменных растений и одному роду (*Cryptomeria*) голосеменных растений (*Taxodiaceae*). Наиболее используются древоотцами растения из семейств: бобовые (25 родов), розоцветные (11 родов), вербеновые (9 родов), мелиевые (7 родов), злаки (6 родов), сапиндовые (5 родов), березовые, баобабовые, буковые, лавровые, миртовые, маслиновые, мареновые (по 4 рода). Коссиды (*Cossidae*) демонстрируют полярные варианты широты пищевой специализации от монофагии до полифагии.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

*Статьи в журналах списка ВАК, рекомендованных для публикации основных материалов докторских диссертаций:*

1. **Яковлев Р.В.** Древоотцы (*Lepidoptera*, *Cossidae*) Сибири // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. Вып. 2. С.155–163.
2. **Yakovlev R.V.** Carpenter-moths (*Lepidoptera*, *Cossidae*) of Mongolia // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. Вып. 3. С. 217–224
3. **Яковлев Р.В.** Древоотцы (*Lepidoptera*, *Cossidae*) Корейского полуострова // Евразийский энтомологический журнал. 2005. Т. 4. Вып. 4. С. 341–344.

4. **Яковлев Р.В.** Древооточцы (Insecta: Lepidoptera, Cossidae) Южного Урала (Россия) // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. 2005. Сер. 10 (6). С. 46–53.
5. **Яковлев Р.В.** Новые замещающие названия в семействе древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) южной Азии // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 7. С. 893.
6. Лухтанов В.А., Вишневецкая М.С., Волынкин А.В., **Яковлев Р. В.** 2007. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Западного Алтая // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. LXXXVI. Вып. 2. С. 347–369.
7. **Яковлев Р.В.** Фаунистические группировки древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) Российской Федерации // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 5. С. 632–633.
8. **Яковлев Р.В.** Satoptinae Yakovlev subfam. n. – новое подсемейство древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. №10. С. 1207–1212.
9. **Яковлев Р.В.** Новые таксоны африканских и азиатских Cossidae (Lepidoptera) // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8. Вып. 3. С. 353–361.
10. **Яковлев Р.В.** О систематическом положении рода *Dieida* Strand, 1911 (Lepidoptera: Cossidae) // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. Биол. 2009. Т. 114. Вып. 6. С. 49–51.
11. **Яковлев Р.В.** Таксономическое положение рода *Culama* Walker, 1856 (Lepidoptera, Cossidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. Вып. 1. С. 101–102.
12. **Яковлев Р.В.** Stygiinae subfam. n. – новое подсемейство палеарктических древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90. Вып. 1. С. 216–222.
13. **Яковлев Р.В.** Краткий обзор рода *Cecryphalus* Schoorl, 1990 (Lepidoptera, Cossidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2011. Т. 10. Вып. 1. С. 19–21.
14. **Яковлев Р.В.** Новые данные о биологии древооточцев рода *Gobibatyr* Yakovlev, 2004 (Lepidoptera, Cossidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2011. Т. 10. Вып. 2. С. 251–252.
15. Borth R., Ivinskis P., Saldaitis A., **Yakovlev R.** Cossidae of the Socotra Archipelago (Yemen) // ZooKeys. 2011. Vol. 122. P. 45–69.
16. van Nieukerken E.J., Kaila L., Kitching I.J., Kristensen N.P., Lees D.C., Minet J., Mitter C., Mutanen M., Regier J.C., Simonsen T.J., Wahlberg N., Yen S.-H., Zahiri R., Adamski D., Baixeras J., Bartsch D., Bengtsson B.Å., Brown J.W., Bucheli S.R., Davis D.R., De Prins J., De Prins W., Epstein M.E., Gentili-Poole P., Gielis C., Hättenschwiler P., Hausmann A., Holloway J.D., Kallies A., Karsholt O., Kawahara A., Koster J.C., Kozlov M. V., Lafontaine J. D., Lamas G., Landry J.-F., Lee S., Nuss M., Park K.-T., Penz C., Rota J., Schmidt B. C., Schintlmeister A., Sohn J. C., Solis M. A., Tarmann G. M., Warren A. D., Weller S., **Yakovlev R.V.**, Zolotuhin V. V., Zwick A. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness // Zootaxa. 2011. Vol. 3148. P. 212–221.
17. **Яковлев Р.В.** Трофические связи древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) Старого Света // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 11. Вып. 1. С. 189–194.
18. **Яковлев Р.В.** Обзор рода *Chingizid* Yakovlev, 2011 (Lepidoptera, Cossidae) с описанием нового вида // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 11. Вып. 6. С. 513–516.
19. Ivinskis P., Rimsaite J., Saldaitis A., **Yakovlev R.** Description of two new species of Cossidae (Lepidoptera) from China // ZooKeys. 2012. Vol. 192. P. 35–49.
20. **Яковлев Р.В.** Первые сведения о Cossidae (Lepidoptera) штата Аруначал-Прадеш в Северо-Восточной Индии с описанием нового вида // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. Вып. 1. С. 98–102.

21. **Яковлев Р.В.**, Дубатовов В.В. Особенности распространения древооточцев (Lepidoptera, Cossidae) в пустынях Палеарктики // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 6. С. 682–694.

22. **Yakovlev R.**, Ivinskis P., Rimsaite J., Saldaitis A. Description of two new species of *Meharia* Chrétien, 1915 (Lepidoptera: Cossidae) from East Africa // Zootaxa. 2013. Vol. 3635 (5). P. 587–590.

23. **Yakovlev R.V.**, Lenz J. On the Fauna of Cossidae (Lepidoptera) of Zimbabwe with description of a new species // Zootaxa. 2013. Vol. 3718 (4). P. 387–397.

24. **Yakovlev R.V.**, Murphy R.J. The Cossidae (Lepidoptera) of Malawi with descriptions of two new species // Zootaxa. 2013. Vol. 3709 (4). P. 371–393.

25. **Yakovlev R.V.**, Saldaitis A., Kons H., Borth R. A brief review of genus *Catopta* Staudinger, 1899 (Lepidoptera: Cossidae) with description of a new species from China // Zootaxa. 2013. Vol. 3709 (4). P. 330–340.

*Переводные версии статей:*

5\*. **Yakovlev R.V.** New replacement names in the Family Cossidae (Lepidoptera) in Southern Asia // Entomological Review. 2007. Vol. 87. № 7. P. 919.

6\*. Lukhtanov V.A., Vishnevskaya M.S., Volynkin A.V., **Yakovlev R.V.** Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of West Altai // Entomological Review. 2007. Vol. 87. No. 5. P. 524–544.

7\*. **Yakovlev R.V.** Faunistic groups of Carpenter-Moths (Lepidoptera, Cossidae) in the Fauna of Russia // Entomological Review. 2008. Vol. 88. No. 4. P. 477–479.

8\*. **Yakovlev R.V.** Catoptinae Yakovlev subfam. n., a new subfamily of Carpenter-Moths (Lepidoptera, Cossidae) // Entomological Review. 2009. Vol. 88. No. 4. P. 477–479.

12\*. **Yakovlev R.V.** Stygiinae Yakovlev subfam. n., a new subfamily of palaeartic Carpenter-Moths (Lepidoptera, Cossidae) // Entomological Review. 2011. Vol. 91. No. 4. P. 508–512.

21\*. **Yakovlev R.V.**, Dubatolov V.V. Distribution of Carpenter-Moths (Lepidoptera, Cossidae) in the Palaeartic Deserts // Entomological Review. 2013. Vol. 93. No. 8. P. 991–1004.

*Монографии:*

26. **Яковлев Р. В.** Ревизия древооточцев рода *Holcocerus* Staudinger, 1884 (s. 1.) // Эверсманния. 2006. Отд. вып. 1. 104 с.

27. **Yakovlev R.V.** Catalogue of the Family Cossidae of the Old World (Lepidoptera) // Neue Entomologische Nachrichten. 2011. Bd. 66. P. 1–130.

*Разделы монографий:*

28. **Яковлев Р.В.** Cossidae В: Синев С.Ю. (ред.) Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. 2008. СПб–М: «КМК-Press». 424 с.

29. Аверин А.А., Антонов А.И., Барбарич А.А., Барма А.Ю., Безбородов В.Г., Беляев Е.А., Бурик В.Н., Будилов П.В., Вшивкова Т.С., Гуськова Е.В., Дубатовов В.В., Зинченко Ю.Н., Игнатенко Е.В., Калинин А.Ю., Капитонова Л.В., Ковтунович В.Н., Кошкин Е.С., Крюков В.Х., Лантухова И.А., Лелей А.С., Локтионов В.М., Львовский А.Л., Макаренко В.П., Маликова Е.И., Мартыненко О.Н., Михалева Е.В., Мугин В.А., Осипов П.Е., Питтиус У., Пономаренко М.Г., Прощалькин М.Ю., Ростова С.А., Рубцова Т.А., Стороженко С.Ю., Стрельцов А.Н., Устюжанин П.Я., **Яковлев Р.В.** Животный мир заповедника Бастак. Благовещенск: Изд-во Благовещенского государственного педагогического университета. 2012. 242 с.

*Статьи в журналах:*

30. **Yakovlev R.V.** Cossidae of Thailand. Part I. // Atalanta. 2004. Bd. 35. Hf. 3/4. S. 335–352.

31. **Yakovlev R.V.** New data about Carpenter-Moths (Cossidae) of China // Atalanta. 2004. Bd. 35. Hf. 3/4. S. 353–356.

32. **Yakovlev R.V.** Two new genera of Carpenter-Moths (Cossidae) from the Palaearctic // *Atalanta*. 2004. Bd. 35. Hf. 3/4. S. 357–368.
33. **Yakovlev R.V.** New taxa of Cossidae from SE Asia // *Atalanta*. 2004. Bd. 35. Hf. 3/4. S. 369–382.
34. **Yakovlev R.V.** Cossidae of Thailand. Part II // *Atalanta*. 2004. Bd. 35. Hf. 3/4. S. 383–389.
35. **Yakovlev R.V.** What is *Cossus sareptensis* Rothschild, 1912 (Cossidae)? // *Nota lepid.* 2004. Bd. 27. Hf. 2. S. 195–197.
36. **Яковлев Р.В.** Новые данные по распространению и систематике Cossidae (Lepidoptera) Европы и сопредельных территорий // *Эверсманния*. 2005. Вып. 3/4. С. 18–27.
37. Didmanidze E.A., **Yakovlev R.V.** New distribution records of *Isoceras huberi* Eitschberger & Ströhle, 1987 and *Semagystia cuhensis* de Freina, 1994 (Lepidoptera, Cossidae) // *Atalanta*. 2005. Bd. 36. Hf. 3/4. S. 575–576.
38. Freina J.J. de, **Yakovlev R.V.** Anmerkungen zu *Cossulus* Staudinger, 1887, mit Beschreibung einer neuen Art aus Ostanatolien (Lepidoptera, Cossidae) // *Entomologische Zeitschrift*. 2005. Bd. 115 (2). S. 81–84.
39. **Yakovlev R.V.** Cossidae (Lepidoptera) of Andaman Islands (India) // *Tinea*. 2005. Vol. 18. № 4. P. 257–260.
40. **Yakovlev R.V.** Type specimens of “Cossidae” described by W. Koshantschikov // *Nota lepid.* 2005. Vol. 28 (3). P. 159–161.
41. **Яковлев Р.В.** Краткая ревизия древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) рода *Cossulus* Staudinger, 1887 // *Эверсманния*. 2006. Вып. 7/8. С. 3–24.
42. **Yakovlev R.V.** New Cossidae (Lepidoptera) from Asia, Africa and Macronesia // *Tinea*. 2006. Vol. 19. № 3. P. 188–213.
43. **Яковлев Р.В.** Древоточцы (Lepidoptera: Cossidae) России // *Эверсманния*. 2007. Вып. 9. С. 11–33.
44. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических древоточцев (Lepidoptera: Cossidae) // *Эверсманния*. 2007. Вып. 10. С. 3–23.
45. **Яковлев Р.В.** Два новых рода древоточцев (Lepidoptera: Cossidae) из западной Палеарктики // *Эверсманния*. 2007. Вып. 11/12. С. 3–9.
46. **Яковлев Р.В.** Малоизвестные виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). I. *Cossus tibetanus* Hua, Chou, Fang et Chen, 1990 // *Эверсманния*. 2007. Вып. 11/12. С. 10–11.
47. **Яковлев Р.В.** Новые данные по систематике азиатских древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) // *Алтайский зоологический журнал*. 2007. Вып. 1. С. 57.
48. **Яковлев Р.В.** Новые сведения о древоточцах (Lepidoptera: Cossidae) Дальнего Востока России и Сибири // *Животный мир Дальнего Востока*. 2007. Вып. 6. С. 74.
49. **Яковлев Р.В.** Ревизия рода *Eogystia* Schoorl, 1990 (Lepidoptera: Cossidae) // *Животный мир Дальнего Востока*. 2007. Вып. 6. С. 75–77.
50. **Яковлев Р.В.** Новые сведения о древоточцах (Lepidoptera: Cossidae) Монголии // *Животный мир Дальнего Востока*. 2007. Вып. 6. С. 78–79.
51. **Яковлев Р.В.**, Салдаитис А. Малоизвестные виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). II. *Chiangmaiana qinlingensis* (Hua, Chou, Fang et Chen, 1990), comb. n. // *Эверсманния*. 2007. Вып. 11/12. С. 12–13.
52. Didmanidze E.A., **Yakovlev R.V.** Cossidae (Lepidoptera) of Georgia // *Entomofauna*. 2007. Bd. 28 (I). S. 1–16.
53. Saldaitis A., **Yakovlev R.V.**, Ivinskis P. Carpenter Moths (Insecta: Lepidoptera, Cossidae) of Lebanon // *Acta Zoologica Lithuanica*. 2007. Vol. 17. № 3. P. 191–197.

54. **Yakovlev R.V.** Taxonomic notes on *Acosus* Dyar and *Parahypopta* Daniel (Cossidae) // *Nota lepid.* 2007. Vol. 30 (2). P. 415–421.
55. **Yakovlev R.V.**, Lewandowski S. *Paropta paradoxus kathikas* subspec. nov., a new subspecies of the Genus *Paropta* from Cyprus // *Atalanta*. 2007. Bd. 38. Hf. 3/4. S. 217–219.
56. **Yakovlev R.V.**, Saldaitis A., Ivinskis P. *Holcocerus witti* – new species from NW Iran (Lepidoptera, Cossidae) // *Atalanta*. 2007. Bd. 38. Hf. 3/4. S. 381–383.
57. **Yakovlev R.V.**, Witt Th. *Dyspessa aphrodite* sp. n. from Greece (Cossidae) // *Nota lepid.* 2007. Vol. 30 (2). P. 411–414.
58. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). I. Два новых вида из рода *Cossulus* Staudinger, 1887 из Турции и Киргизии // *Эверсманния*. 2008. Вып. 15/16. С. 44–46.
59. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). II. Новый вид рода *Phragmataecia* Newman, 1850 из Туркменистана // *Эверсманния*. 2008. Вып. 15/16. С. 47–48.
60. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). IV. Новые таксоны рода *Dyspessa* Hübner, [1820] из Средиземноморско-Иранского региона // *Эверсманния*. 2008. Вып. 15/16. С. 53–68.
61. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). V. *Phragmacossia ihlei* Yakovlev, sp. n. – новый древоточец (Lepidoptera, Cossidae) из СЗ Таиланда // *Алтайский зоологический журнал*. 2008. Т. 2. С. 26–27.
62. **Яковлев Р.В.** Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). VI. Два новых вида из рода *Dyspessa* Hübner, [1820] 1816 (Lepidoptera, Cossidae) из Киргизии и Армении // *Алтайский зоологический журнал*. 2008. Т. 2. С. 28–30.
63. **Яковлев Р.В.**, Салдаитис А. Новые виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). III. Новый вид из рода *Meharia* Chrétien, 1915 из Марокко // *Эверсманния*. 2008. Вып. 15/16. С. 49–52.
64. Saldaitis A., **Yakovlev R.V.** Cossidae (Lepidoptera) of the Canary Island // *Atalanta*. 2008. Bd. 39. P. 396–398.
65. **Yakovlev R.V.** On distribution and systematics of Carpenter-moths of the genus *Relluna* Schoorl, 1990 (Cossidae) // *Tinea*. 2008. Vol. 20. № 2. P. 102–104.
66. **Yakovlev R.V.** *Zeuzerocossus* Yakovlev, gen. n., a new genus of Cossidae from south-eastern Asia // *Tinea*. 2008. Vol. 20. № 2. P. 105–107.
67. **Yakovlev R.V.** *Afroarabiella* gen. nov. – a new genus of Cossidae (Lepidoptera) from the African and Arabian Peninsula // *Atalanta*. 2008. Bd. 39. P. 389–395.
68. **Yakovlev R.V.** A new species of the genus *Sundacossus* Yakovlev, 2006 (Lepidoptera, Cossidae) // *Atalanta*. 2008. Bd. 39. P. 399–400.
69. **Yakovlev R.V.** Notes about the Genus *Eremocossus* Hampson, 1892 (Lepidoptera, Cossidae) // *Atalanta*. 2008. Bd. 39. P. 404–411.
70. **Yakovlev R.V.**, Saldaitis A. *Rambuascalama augustasi* gen. nov. et spec. nov. of Cossidae from Madagascar (Lepidoptera, Cossidae) // *Atalanta*. 2008. Bd. 39. P. 401–403.
71. **Яковлев Р.В.** Систематическая ревизия древоточца пахучего – *Cossus cossus* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Cossidae) // *Амурский зоол. журнал*. 2009. Т. 1. № 1. С. 58–71.
72. **Яковлев Р.В.** Малоизвестные виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). IV. *Phragmacossia ariana* (Grum-Grshimailo, 1899), comb. n. // *Амурский зоол. журнал*. 2009. Т. 1. № 1. С. 55.
73. **Яковлев Р.В.** *Dieida judith* Yakovlev, sp. n. – новый вид Cossidae (Lepidoptera) из Израиля и Иордании // *Амурский зоол. журнал*. 2009. Т. 1. № 1. С. 55.

74. **Яковлев Р.В.** Малоизвестные виды палеарктических и ориентальных Cossidae (Lepidoptera). III. *Catopta danieli* (Clench, 1958) // Эверсманния. 2009. Вып. 17–18. С. 15–17.
75. **Яковлев Р.В.** Новые для фауны Китая древоточцы (Lepidoptera: Cossidae) // Эверсманния. 2009. Вып. 17–18. С. 54–56.
76. **Яковлев Р.В.**, Жаков А.В. Новая находка *Stygioides colchicus* (Herrich-Schäffer, 1851) (Lepidoptera, Cossidae) в Европе // Алтайский зоологический журнал. 2009. Т. 3. С. 49.
77. **Yakovlev R.V.**, Witt Th. The Carpenter Moths (Lepidoptera, Cossidae) of Vietnam // Entomofauna. 2009. Suppl. 16. P. 11–32.
78. **Yakovlev R.V.** Cossidae of Israel // Atalanta. 2010. Bd. 41. Hf. 3/4. S. 465–469.
79. **Yakovlev R.**, Saldaitis A. *Aethalopteryx diksamii*, a new species (Lepidoptera, Cossidae) from Yemen, Sokotra Island // Esperiana Memoir. 2010. Bd. 5. S. 333–335.
80. **Яковлев Р.В.** Два новых вида древоточцев (Lepidoptera, Cossidae) из Новой Гвинеи // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3. № 3. С. 284–286.
81. Гуськова Е.В., **Яковлев Р.В.** Черно-Иртышский биогеографический район Алтайской горной страны. Мнение энтомолога (предварительные результаты) // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3. № 2. С. 196–198.
82. **Яковлев Р.В.**, Брейгаупт Р. Первые сведения о Cossidae (Lepidoptera) Восточных Эмиратов (Объединенные Арабские Эмираты) // Амурский зоологический журнал. 2013. Т. 5. № 2. С. 176.
- Материалы конференций:*
83. **Яковлев Р.В.** Фаунистические группировки древоточцев (Insecta, Lepidoptera, Cossidae) азиатской части России // Сибирская зоологическая конференция. Тезисы докладов. Новосибирск. 2004. С. 94.
84. **Yakovlev R.V.** Present-day situation in the study of Asian Cossidae (taxonomic and zoogeographic aspects) // The second meeting of Association Lepidoptera Iranica (A.L.I.). Tehran. 2005. P. 18–22.
85. **Яковлев Р.В.** О биогеографической структуре Монгольского Алтая // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоологической конференции). Новосибирск. 2006. С. 165–168.
86. **Яковлев Р. В.**, Волынкин А. В., Тюмасева З. И. Среднеазиатские элементы в энтомофауне Западной Монголии // Материалы Международной научной конференции «Животный мир Казахстана и сопредельных территорий» 22–23.11.2012. Алматы. С. 33–34.