

Зоогеографическая структура фауны клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae) Северного Кавказа и возможные пути ее формирования

Zoogeographical structure of the lace bugs (Heteroptera: Tingidae) fauna of the North Caucasus and possible ways of its formation

В.Б. Голуб
V.B. Golub

Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, Воронеж 394006 Россия
Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh 394006 Russia. E-mail: v.golub@inbox.ru

Ключевые слова: клопы-кружевницы, Heteroptera, Tingidae, Северный Кавказ, зоогеографическая структура.
Key words: lace bugs, Heteroptera, Tingidae, North Caucasus, zoogeographical structure.

Резюме. Фауна Tingidae Северного Кавказа включает 59 аборигенных видов из 19 родов и 1 инвазионный вид. Она состоит из двух крупных и не равноценных зоогеографических комплексов разного происхождения. Основное ядро фауны составляет аридный комплекс в широком смысле, включающий 44 вида (74.6% всей северокавказской аборигенной фауны Tingidae). Большая часть ареалов видов этого комплекса располагается на территории Древнего Средиземья. Комплекс включает следующие зоогеографические элементы: субаридный широкопалеарктический (20 видов, или 33.9% всей фауны Tingidae), средиземноморский с большим преобладанием выходцев сухих субтропиков (15 видов; 25.4%), субаридный западнопалеарктический (5 видов; 8.5%), пустынно-степной (3 вида; 5.1%), тропическо-субтропический Старого Света (1 вид; 1.7%). Виды данного комплекса заселяют в основном открытые биотопы равнинной части Северного Кавказа и хорошо инсолированные участки склонов и лесные опушки низкогорий, редко – среднегорий. Гумидный зоогеографический комплекс по объему в 3 раза меньше (15 видов; 25.4%). Большая или значительная часть ареалов видов этого комплекса находится за пределами области Древнего Средиземноморья. В аридной части Палеарктики они заселяют биотопы интразонального типа и не аридные участки склонов гор. Некоторые виды этого комплекса поднимаются до высоты 2000 м над уровнем моря. Большинство этих видов очень широко распространено в долготном направлении; часть видов – имеет транспалеарктическое распространение или близкое к таковому. В составе рассматриваемой фауны в этот комплекс входит единственный эндемик Кавказа и Понтийских гор – *Stephanitis caucasica* Kiritshenko, 1951. В составе фауны Северного Кавказа имеются два третичных реликта – *Cantacader quadricornis* (Lepeletier et Serville, 1828) и *Stephanitis caucasica*.

Abstract. The fauna of Tingidae (Hemiptera: Heteroptera) of the North Caucasus includes 59 native species of 19 genera and one invasive species. This fauna consists of two large and not equivalent zoogeographical complexes of a different origin. The main body of the fauna is formed by arid complex, in the wide sense, including 44 species (74.6% of all Tingidae native fauna of the North Caucasus). The most part of species areas of this complex is located on territory of the Ancient Mediterranean. The complex includes the following zoogeographical elements: subarid wide palaeartic (20 species, or 33.9% of all Tingidae fauna), mediterranean with great prevalence of originates from dry subtropics (15 species; 25.4%), subarid west palaeartic (5 species; 8.5%), deserted-steppe (3 species; 5.1%), tropic-subtropical of the Old World (1 species; 1.7%). Species of this complex inhabit open biotopes of the flat part of the North Caucasus and good isolated parts of slopes and forest edges of low mountains and rarely somewhat more lofty.

A humid zoogeographical complex is in 3 times smaller on volume (15 species; 25.4%) than arid one. The bigger or considerable part of species areas of this complex is outside of area of the Ancient Mediterranean. In arid part of Palaeartic they inhabit biotopes intrazonal type and not arid lots of mountains slopes. Some species of this complex rise up to altitude of 2000 m. The majority of these species are very widespread in a longitudinal direction, a part of species have the transpalaeartic distribution or almost that. Unique endemic of Caucasus and Pontian mountains, *Stephanitis caucasica* Kiritshenko, 1951, enters into this complex of the North Caucasus fauna. There are two tertiary relicts into the North Caucasus fauna – *Cantacader quadricornis* (Lepeletier et Serville, 1828) and *Stephanitis caucasica*.

Статья посвящается памяти ученого с мировым именем, Г.С. Медведева, внесшего огромный вклад в развитие российской энтомологической науки.

Введение

Сведения о фауне клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae) Северного Кавказа содержатся во многих публикациях, начиная с фундаментальной сводки Кириченко [1918]. Более полно видовой состав Tingidae данной территории отражен в определителях полужесткокрылых европейской части СССР [Кириченко, 1951; Кержнер, 1964] и монографии Пучкова [1974]. Позже список видов Tingidae Северного Кавказа дополнялся [Голуб, 1977; Golub, 1997 и др.]. При этом полный к настоящему времени фаунистический список, детальный зоогеографический анализ фауны Tingidae Северного Кавказа и попытки объяснить источники ее формирования в литературе до настоящего времени отсутствовали.

Фауна кружевниц Северного Кавказа рассматривается здесь в его традиционно принимаемых физико-географических границах [Гвоздецкий, 1958] – от Кубано-Приазовской низменности на западе до Каспийского моря на востоке и от Кумо-Маньчской впадины на севере до Главного Кавказского хребта на юге. В пределах Северного Кавказа находятся горные и равнинные территории Краснодарского и Ставропольского краев, Адыгейской, Карачаево-Черкесской, Кабардино-Балкарской, Североосетинской, Ингушской, Чеченской и Дагестанской республик, а также южная окраина Ростовской области.

Материалы и методы

Статья основана на изученных автором материалах с Северного Кавказа, хранящихся в Зоологическом институте РАН (ЗИН, Санкт-Петербург) и Зоологическом музее МГУ, а также материалах собственных сборов в 1978, 2000, 2004–2006 годах, проводившихся в Краснодарском крае (на склонах гор от Адлера до Красной Поляны и в ее окрестностях, Южным отделом Кавказского биосферного заповедника, окрестностях города Горячий Ключ), Ставропольском крае (Тебердинском биосферном заповеднике) и Северной Осетии (Северо-Осетинском государственном заповеднике). Всего изучено около 1500 экз.

Результаты и обсуждение

На основании изученных материалов установлено, что фауна Tingidae Северного Кавказа включает 61 вид из 20 родов, относящийся к двум неравноценным по объему подсемействам – Cantacaderinae Stål, 1873 (1 вид) и Tinginae Laporte, 1832 (60 видов). Для обоснования результатов зоогеографического анализа ниже приводится полный в настоящее время список видов Tingidae фауны данной территории без указания многочисленных местонахождений. При этом автором пересмотрены и частично скорректированы прежние фаунистические указания. Полные сведения об общем распространении видов содержатся в работах Перикара [Péricart, 1983] и Перикара и Голуба [Péricart, Golub, 1996].

Список видов семейства Tingidae Laporte, 1832 фауны Северного Кавказа

Подсемейство Cantacaderinae Stål, 1873

Cantacader quadricornis (Lepeletier et Serville, 1828).

Подсемейство Tinginae Laporte, 1832

Campylosteira orientalis Horváth, 1881; *Acalypta uniseriata* (Puton, 1879); *A. marginata* (Wolff, 1804); *A. nigrina* (Fallén, 1807); *Dictyonota strichnocera* Fieber, 1844; *Kalama tricornis* (Schränk, 1801); *K. henschi* (Puton, 1892); *K. beckeri* (Jakovlev, 1871); *Derephysia (Derephysia) foliacea* (Fallén, 1807); *D. (Paraderephysia) cristata* (Panzer, 1806); *Hyalochiton komaroffii* (Jakovlev, 1880); *Galeatus inermis* (Jakovlev, 1874); *G. sinuatus* (Herrich-Schaeffer, 1838); *G. affinis* (Herrich-Schaeffer, 1835); *Stephanitis pyri* (Fabricius, 1775); *S. caucasica* Kiritschenko, 1951; *Corythucha ciliata* (Say, 1832); *Elasmotropis testacea* (Herrich-Schaeffer, 1830); *Lasiacantha capucina* (Germar, 1837); *L. gracilis* (Herrich-Schaeffer, 1830); *Tingis (Tropidocheila) reticulata* Herrich-Schaeffer, 1835; *T. (Tr.) ciliaris* (Puton, 1879); *T. (Tr.) ragusana* (Fieber, 1861); *T. (Tr.) sideritis* Štusák, 1973; *T. (Tr.) geniculata* (Fieber, 1844); *T. (Tr.) caucasica* (Jakovlev, 1880); *T. (Tr.) maculata* (Herrich-Schaeffer, 1838); *T. (Tingis) ampliata* (Herrich-Schaeffer, 1838); *T. (T.) cardui* (Linnaeus, 1758); *T. (T.) auriculata* (Costa, 1847); *T. (T.) crispata* (Herrich-Schaeffer, 1838); *T. (T.) grisea* Germar, 1835; *Tingis (T.) sinuaticollis* (Jakovlev, 1883); *T. (T.) rotundicollis* (Jakovlev, 1883); *T. (Neolasiotropis) pilosa* Hummel, 1825; *T. (N.) pauperata* (Puton, 1879); *Copium clavicorne* (Linnaeus, 1758); *C. teucarii* (Host, 1788); *C. brevicorne* (Jakovlev, 1879); *Catoplatus crassipes* (1861); *C. distinctus* Montandon, 1895; *C. nigriceps* Horváth, 1905; *C. carthusianus* (Goeze, 1778); *Physatocheila distinguenda* (Jakovlev, 1880); *Ph. dumetorum* (Herrich-Schaeffer, 1838); *Ph. smreczynskii* China, 1952; *Oncochila simplex* (Herrich-Schaeffer, 1830); *O. scapularis* (Fieber, 1844); *Dictyla montandoni* Horváth, 1885; *D. platyoma* (Fieber, 1861); *D. humuli* (Fabricius, 1794); *D. lupuli* (Herrich-Schaeffer, 1837); *D. nassata* (Puton, 1874); *D. echii* (Schränk, 1782); *D. rotundata* (Herrich-Schaeffer, 1835); *Monosteira unicastata* (Mulsant et Rey, 1852); *Agramma atricapillum* (Spinola, 1837); *A. confusum* (Puton, 1879); *A. blandulum* (Horváth, 1905); *A. minutum* Horváth, 1874.

Примечания к списку видов. 1. Неарктический по происхождению *Corythucha ciliata* (платановая коритуха) на Северо-Западном Кавказе является инвазионным видом [Voigt, 2001; Калинин и др., 2002]. 2. *Tingis (T.) sinuaticollis* известен из Дербента только по голотипу (хранится в ЗИН РАН), который представляет собой, очевидно, лишь недоокрашенную и деформированную особь *T. grisea*. Оба вида в зоогеографическом аспекте ниже не рассматриваются. Аборигенная фауна Северного Кавказа, включает, таким образом, 59 видов из 19 родов.

Распределение ареалов Tingidae фауны Северного Кавказа по типам и группам представлено в таблице 1. В основу типологии ареалов положена поясная-зональная, секторная и провинциальная дифференцировка биоты Палеарктики, предложенная Емельяновым [1974] и использованная, в значительной мере, Крыжановским [2002].

Таблица 1. Распределение видов Tingidae фауны Северного Кавказа по типам и группам ареалов.
Table 1. Distribution of Tingidae species of the North Caucasus fauna by types and groups of areas.

Типы и группы ареалов Types and groups of areas	Относящиеся к ним виды Species concerning them
<p>I. Голарктический Holarctic (2)</p> <p>1. Полизоная (эбореально-субтропическая) Polyzonal (euboreal-subtropical) (1)</p> <p>2. Суббореальная Subboreal (1)</p>	<p><i>Derephysia foliacea</i></p> <p><i>Galeatus affinis</i></p>
<p>II. Транспалеарктический Transpalaeartic (8)</p> <p>1. Полизоная Polyzonal (4)</p> <p>2. Бореальная (эбореально-суббореальная) Boreal (euboreal-subboreal) (4)</p>	<p><i>Acalypta marginata, Tingis cardui, T. pilosa, Oncochila simplex</i></p> <p><i>Acalypta nigrina, Tingis ampliata, T. crispata, Physatocheila smreczynskii</i></p>
<p>III. Суператлантический (евросибирский, на востоке до Енисея, Забайкалья и Монголии или Сев.-Вост. Китая) Superatlantic (european-siberian, in the east to Yenisei, Transbaikalia and Mongolia or NW China) (7)</p> <p>1. Полизоная Polyzonal (2)</p> <p>2. Суббореальная Subboreal (2)</p> <p>3. Южная (суббореально-субтропическая) Southern (subboreal-subtropical) (3)</p>	<p><i>Kalama tricornis, Dictyla echii</i></p> <p><i>Oncochila scapularis, Dictyla humuli</i></p> <p><i>Tingis pauperata, Monosteira unicastata, Agramma atricapillum</i></p>
<p>IV. Западнопалеарктический (евросибирский, на востоке до Оби и Центрального Казахстана) Western palaeartic (european-siberian, in the east to Ob and the Central Kazakhstan) (4)</p> <p>1. Суббореальная Subboreal (2)</p> <p>2. Южная Southern (2)</p>	<p><i>Lasiacantha capucina, Agramma minutum</i></p> <p><i>Elasmotropis testacea, Tingis pauperata</i></p>
<p>V. Ширококонтинентальный (субтранспалеарктический, вне атлантического и тихоокеанского секторов) Wide-continental (subtranspalaeartic, out of Atlantic and Pacific sectors) (10)</p> <p>1. Бореальная Boreal (1)</p> <p>2. Суббореальная западнопанконтинентальная Subboreal western pancontinental (2)</p> <p>3. Южная западнопанконтинентальная Southern western pancontinental (7)</p>	<p><i>Dictyla lupuli</i></p> <p><i>Derephysia cristata, Galeatus sinuatus</i></p> <p><i>Kalama henschi, Lasiacantha gracilis, Tingis grisea, Catoplatus nigriceps, Physatocheila dumetorum, Dictyla platyoma, D. rotundata</i></p>
<p>VI. Панатлантический (на востоке до Урала и Западного Казахстана) Panatlantic (in the east to Urals Mountains and the Western Kazakhstan) (7)</p> <p>1. Суббореальная Subboreal (2)</p> <p>2. Южная Southern (5)</p>	<p><i>Dictyonota strichnocera, Tingis reticulata</i></p> <p><i>Stephanitis pyri, Tingis maculata, T. geniculata, Catoplatus carthusianus, Agramma confusum</i></p>
<p>VII. Суббореальный восточнопалеарктический Subboreal eastern palaeartic (1)</p>	<p><i>Physatocheila distinguenda</i></p>

VIII. Средиземноморский Mediterranean (15)	<i>Cantacader quadricornis</i> , <i>Campylosteira orientalis</i> , <i>Acalypta uniseriata</i> , <i>Hyalochiton komaroffii</i> , <i>Tingis ragusana</i> , <i>T. siderites</i> , <i>T. caucasica</i> , <i>T. ciliaris</i> , <i>T. rotundicollis</i> , <i>Catoplatus crassipes</i> , <i>C. distinctus</i> , <i>Copium clavicorne</i> , <i>C. teucarii</i> , <i>C. brevicorne</i> , <i>Agramma blandulum</i>
IX. Кавказские эндемики Caucasian endemics (1)	<i>Stephanitis caucasica</i>
X. Скифско-иранотуранско-средиземноморский Scythian iranian-turanian- mediterranean (3)	<i>Kalama beckeri</i> , <i>Galeatus inermis</i> , <i>Dictyla montandoni</i>
XI. Субтропическо-тропический Старого Света Subtropical-tropical the Old World (1)	<i>Dictyla nassata</i>

Примечания. 1. Римскими цифрами обозначены типы ареалов, арабскими – относящиеся к ним группы ареалов. 2. В скобках указано число видов.

На разнообразии типов, широту и характер исторически сложившихся ареалов Tingidae на Северном Кавказе влияют следующие основные факторы.

1. Большое разнообразие ландшафтов и фитоценозов в пределах данной территории.

2. Прямая зависимость широты видовых ареалов большинства видов Tingidae как олигофагов покрытосеменных растений от широты трофических связей и родовых ареалов их кормовых растений. Исключение составляет полифитофаг *Stephanitis pyri* (грушевая кружевница), ограниченный в своем распространении, в основном, югом Западной Палеарктики.

3. Зависимость широты ареала вида от характера занимаемых им биотопов: у видов, заселяющих биотопы интразонального и аazonального типов (экотонные, гумидные), распространение более широкое, чем у видов, приуроченных к биотопам зонального типа, особенно у обитателей ксерофитных стадий.

Два последних фактора сказываются на широте ареалов Tingidae как взаимно дополняющие. Так, *Derephysia foliacea*, заселяющий увлажненные биотопы интразонального и аazonального типов, в которых обычно встречается в подстилке и на мхах, имеет наиболее широкий голарктический полизональный ареал. Голарктическое распространение *Galeatus affinis* в пределах суббореального пояса во многом связано с его приуроченностью к довольно широкому кругу видов Asteraceae (*Helichrisum arenarium* DC, *Achillea* spp., *Artemisia* spp.), произрастающих в экотонных биотопах – на опушках и полянах лесных насаждений. Напротив, *Copium clavicorne* и *C. teucarii*, обитающие в ксерофитных стадиях на каменистых грунтах и развивающиеся только в галлах *Teucrium* spp., распространены, в основном, в Средиземноморье и выходят к северу за его пределы только по щебнистым меловым обнажениям.

Основные зоогеографические особенности фауны Tingidae Северного Кавказа заключаются в следующем.

Несмотря на значительное разнообразие типов ареалов по протяженности в долготном и меридиональном направлениях (см. таблицу), можно выделить две основные группы видов по приуроченности ареалов преимущественно к аридной или гумидной части Палеарктики. Виды каждой из этих групп обладают определенной экологической общностью.

I. Аридный в широком смысле, или тетийский, комплекс, включающий 44 вида, что составляет 74.6% всей северокавказской аборигенной фауны Tingidae. Их ареалы располагаются, в основном, в аридной части Палеарктики – области Древнего Средиземья (Тетии), а в гумидную ее часть они заходят по пригодным остепненным или, по крайней мере, хорошо инсолированным и неувлажненным местообитаниям. Этот комплекс неоднороден и включает следующие элементы.

1. Субаридный широкопалеарктический элемент, включающий 20 видов (33.9% всей фауны) с очень широкими ареалами (евразийскими, транспалеарктическими и даже голарктическими) и, преимущественно, степным экологическим обликом. В эту группу входят виды с ареалами, относящимися к полизональной (частично), суббореальной и южной группам I–V типов ареалов: *Kalama tricornis*, *K. henschi*, *Derephysia cristata*, *Galeatus affinis*, *Lasiacantha gracilis*, *L. capucina*, *Elasmotropis testacea*, *Tingis auriculata*, *T. grisea*, *T. pauperata*, *Catoplatus nigriceps*, *Physatocheila dumetorum*, *Dictyla platyoma*, *D. rotundata*, *D. echii*, *Oncochila simplex*, *O. scapularis*, *Monosteira unicolorata*, *Agramma atricapillum*, *A. minutum*. Почти все они – мезоксерофилы или ксерофилы, кроме *Physatocheila dumetorum*, которого правомернее считать мезофилом, судя по обитанию на нижней стороне листьев розоцветных деревьев и липы как в своеобразной микростадии.

2. Субаридный западнопалеарктический элемент, включающий 5 видов южной группы VI типа ареалов (8.5% всей фауны), которые не заходят в своем распространении в Сибирь. Они также мезоксерофилы, кроме *S. pyri* (грушевого клопика), живущего, преимущественно, на нижней стороне листьев кормовых растений, главным образом, розоцветных деревьев и липы.

На Северном Кавказе представители обоих субаридных элементов (всего 25 видов, или 42.4% всей аборигенной фауны) заселяют, в основном, открытые биотопы равнинной части Северного Кавказа и хорошо инсолированные участки склонов и лесные опушки низкогорий, редко – среднегорий, с произрастающими на них кормовыми растениями из числа мезоксероксерофитов и ксерофитов. В частности, *Lasiacantha capucina* живет на *Thymus* spp., *Dictyla* spp. – на *Echinosperrum lappula* Lehm, *Onosma* spp. и других Boraginaceae, и т.д.

Начало формирования субаридных элементов в составе фауны Tingidae Северного Кавказа было положено, очевидно, выходами субаридной

древнесредиземноморской фауны. Она широким фронтом наступала на север почти по всей Евразии, начиная, по крайней мере, с олигоцена и, особенно, в миоцене, по мере освобождения территории от отступавшего моря. Доказательством этого соображения является представленность в ископаемой фауне Tingidae олигоцена запада Евразии (Испания) и ее востока (Дальний Восток России) рецентных родов *Dictyonota* Curtis, 1827 и *Derephysia* Spinola, 1837 [Golub, Popov, 2000]. Большинство представителей этих родов, а также *Kalama* Puton, 1876 (близкого рода к *Dictyonota*), имеет субаридный и аридный и экологический облик.

3. Хорошо выраженный в фауне Tingidae Северного Кавказа средиземноморский элемент (VIII тип ареалов) (25.4% всей фауны) представляет собой разнородную по экологическим особенностям группировку видов. Большая часть их ареалов расположена либо в пределах всего Средиземноморья, либо только его восточной части. При этом некоторые из видов в своем распространении выходят довольно далеко к северу за пределы Средиземноморья, как, например *Copium teuscii*, встречающийся на меловых обнажениях Нижнего Дона.

Большинство видов Tingidae с ареалами средиземноморского типа можно, очевидно, рассматривать как выходцев аридной древнесредиземноморской фауны, сохранивших, в основных чертах, свой первичный ареал. Большинство из них трофически связаны с представителями Asteraceae, Lamiaceae и Apiaceae, являющимися эдификаторами и субэдификаторами ксерофитных ассоциаций. *Cantacader quadricornis* и *Campylosteira orientalis*, живущие на мхах, также заселяют ксерофитные станции. В пределах Северного Кавказа эти ксерофильные и мезоксерофильные виды кружевниц распространены на равнине, в предгорьях и низкогорьях. Только *Acalypta uniseriata*, судя по обитанию на мхах в более или менее увлажненных станциях (на почве и мхах, покрывающих ветви густых насаждений самшита), представляет собой, очевидно, выходца фауны влажных субтропиков.

3. Пустынно-степной элемент включает всего 3 вида: *Galeatus inermis*, *Dictyla montandoni*, *Kalama beckeri* (5.1% всей рассматриваемой фауны). Они распространены лишь в степных районах Центрального Предкавказья (Ставропольский край) и в Дагестане (окрестности Дербента). Большая часть ареала двух первых видов располагается в полупустынях и пустынях Средней и Центральной Азии. Основная часть ареала *K. beckeri* относится к северу Иранского нагорья.

Ареал широко распространенного в тропиках и субтропиках Старого Света *Dictyla nassata* на Северном Кавказе имеет участок своей северной границы. Как зоогеографический элемент (1.7%) в рассматриваемой фауне он имеет малое значение.

II. Гумидный, или гиадийский, комплекс, включающий 15 видов, что составляет 25.4% всей аборигенной фауны. В него входят 12 видов с очень широкими ареалами в составе полизональной, эвбореально-суббореальной и суббореальной групп I-V и VII типов: *Acalypta nigrina*, *A. marginata*, *Derephysia foliacea*, *Galeatus sinuatus*, *Tingis ampliata*, *T. cardui*, *T. crispata*, *T. pilosa*, *Physatocheila smreczynskii*, *Ph. distinguenda*, *Dictyla humuli*, *D. lupuli*. Их ареалы располагаются, в основном, в гумидной части Палеарктики, а в аридной ее части их распространение

приурочено к биотопам интразонального типа и не аридным участкам склонов гор. Кроме того, в этот комплекс входят два западнопалеарктических вида: *Dictyonota strichnocera* и *Tingis reticulata*, – и эндемик Кавказа и Понтийских гор – *Stephanitis caucasica*.

Поскольку эти виды, как правило, приурочены в своем обитании к экосистемам интразонального и азонального характера (экотонным, прибрежным, пойменным луговым, лесным), их ареалы в широтном направлении часто охватывают несколько зон. Они живут на представителях луговых, болотно-луговых и лесных травянистых ассоциаций, преимущественно на их эдификаторах (*Tingis ampliata* – на *Cirsium* spp., *T. pilosa* – на *Leonurus quinquelobatus* Gilib. и других Lamiaceae, *Dictyla humuli* – на *Symphytum officinale* L. и т.д.), а также на деревьях (*Physatocheila smreczynskii* – на *Padus avium* Mill., *Sorbus* spp., *Ph. distinguenda* – на *Salix* spp.). Обитатели мхов в составе этого комплекса, *Acalypta marginata* и *A. nigrina*, имеют наиболее продвинутое на север ареалы, который у второго вида заходит к северу за Северный Полярный круг [Golub, 1998]. На Северном Кавказе *A. nigrina* поднимается до высоты 2000 м над уровнем моря.

Формирование на Северном Кавказе гиадийского, преимущественно бореального, зоогеографического элемента происходило, очевидно, в разные эпохи, и лишь частично его можно увязать с определенным историческим временем. В гляциальный период в рефугиумах предгорий и низкогорий могли освоиться (или сохраниться с доледникового времени) бриобионты *Acalypta nigrina*, *A. marginata*, *Derephysia foliacea*, мезогигрофил *Dictyla humuli*, гигрофил *D. lupuli* (два последних вида живут на бурачниковых в сильно увлажненных биотопах). Появление здесь дендробионтов *Physatocheila smreczynskii* (транспалеаркт) и *Ph. distinguenda* (субтранспалеаркт), как представителей неморальной фауны, целесообразно связать с одним из периодов формирования единого пояса лесов в Евразии с участием широколиственных пород – в конце плейстоцена (казанцевский период) и голоцене (атлантический период).

Особый интерес представляет присутствие и история в данной фауне двух, несомненно, третичных реликтов.

1. *Cantacader quadricornis* – единственный современный представитель подсемейства Cantacaderinae в Центральной Палеарктике и последний сохранившийся представитель обширной эоценовой фауны подсемейства Cantacaderinae Средней Европы [Golub, Popov, 1998, 1999]. В современном распространении этого субтропическо-тропического подсемейства предгорья и низкогорья Северного Кавказа представляют собой северо-восточный форпост. Развитие личинок *C. quadricornis* на мхах (указывается здесь впервые), наблюдавшееся мной в конце июля 2006 года в низкогорьях Северо-Западного Кавказа (12 км севернее Адлера), свидетельствует о принадлежности его к комплексу видов – выходцев сухих субтропиков Древнего Средиземья (см. выше).

2. *Stephanitis caucasica* – реликт и единственный кавказский эндемик семейства Tingidae в пределах рассматриваемой территории. Его распространение приурочено к Главному Кавказскому хребту, где он живет на листьях *Rhododendron caucasicum* Pall. и *Rh. luteum* Sweet (Ericaceae).

Единственный центр видовой разнообразия

рода *Stephanitis* Stål, 1873 располагается на смежных, преимущественно горных и предгорных территориях юго-востока Палеарктики и северо-запада Ориентального царства. Отсюда известно в общей сложности более 60 видов рода [Drake, Ruhoff, 1965], живущих, в основном, на лавровых (Lauraceae), вересковых (Ericaceae, в частности, на *Rhododendron*) и лианах из семейства Menispermaceae; некоторые виды живут на деревьях из Rosaceae. В Палеарктике, кроме того, представлены еще 5 видов с разрозненными ареалами.

Исходя из очертаний современного ареала рода *Stephanitis*, трофических связей видов, палеоклиматических и палеоботанических данных [Синицын, 1980], можно сделать вывод о том, что род существовал уже в среднем олигоцене и был широко распространен в Восточной Азии на территориях, покрытых хвойно-широколиственными лесами с вечнозелеными и теплолюбивыми растениями. Именно в это время возможно проникновение отдельных видов рода в Европу после соединения ее с Азией, а также в Северную Америку, а позже – и в Южную Америку. В пользу данного предположения свидетельствует обнаружение в миоценовой фауне Центральной Америки (доминиканский янтарь) одного из представителей этого рода [Golub, Popov, 2003].

По мере дифференциации климата и распада флоры на тургайскую и полтавскую, начиная с середины олигоцене, большинство видов сохраняло трофические связи с Ericaceae. В плиоцене–плейстоцене, после отступления северной границы ареала рода далеко на юг и юго-восток, ареалы *S. caucasica* и трех других современных западно- и центральнопалеарктических видов рода оказались обособленными от основной части ареала рода, находящейся в Южной и Юго-Восточной Азии. Сохранение частей первичного ареала *S. caucasica* произошло на основе сохранения трофических связей с Ericaceae. При этом он как узкий олигофаг сохранился в качестве реликта лишь в довольно ограниченном фрагменте своего исходного ареала – в среднегорном поясе Главного Кавказского хребта и Понтийских гор.

Выводы

В составе фауны Tingidae Северного Кавказа, включающей 59 аборигенных видов, доминирует комплекс видов, приуроченных в своем распространении в основном к аридной части Палеарктики – Древнему Средиземью. Он неоднороден и включает зоогеографические элементы: субаридные широколиственный и западнотетийский, средиземноморский, пустынно-степной и тропическо-субтропический Старого Света. Виды данного комплекса заселяют преимущественно открытые биотопы равнинной части Северного Кавказа и остепненные местообитания предгорий и низкогорий. Подчиненное положение занимает гумидный комплекс видов, основная часть ареалов которых охватывает более северные территории, а сами виды приурочены к интразональным и аazonальным биотопам и лесным поясам в горах. В составе фауны 2 третичных реликта – *Cantacader quadricornis* и *Stephanitis caucasica*. Для первого из них Северный Кавказ – северо-восточная граница ареала вида и всего доминантного в эоцене подсемейства Cantacaderinae. Второй вид –

эндемик Кавказа и Понтийских гор, обособившийся, очевидно, в олигоцене, от основной части ареала рода, располагающейся в Юго-Восточной Азии. Результаты проведенного зоогеографического анализа в значительной мере применимы к зоогеографической структуре фауны Северного Кавказа всего отряда полужесткокрылых насекомых.

Благодарности

Автор выражает благодарность А.Ф. Емельянову (Зоологический институт РАН) за обсуждение вопросов исторической динамики фауны Тингидеи Евразии и Ю.А. Попову (Палеонтологический институт РАН, Москва) за совместное проведение анализа состава ископаемой и рецентной фауны семейства.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 09-04-00463-а).

Литература

- Гвоздецкий Н.А. 1958. Физическая география Кавказа. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ. 265 с.
- Голуб В.Б. 1977. Новые и малоизвестные клопы-кружевницы (Heteroptera, Tingidae) из европейской части СССР // Новые и малоизвестные виды насекомых европейской части СССР. Л.: Наука: 12–17.
- Емельянов А.Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомолог. обозр. 53(3): 497–522.
- Кержнер И.М. 1964. Сем. Tingidae – Кружевницы // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.-Л.: Наука. Т. 1: 765–774.
- Калинкин В.М., Голуб В.Б., Мазеева Р.Н. 2002. Распространение и особенности биологии неарктического вида *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera, Tingidae) на юге России // Евразийский энтомолог. журн. 1(1): 25–29.
- Кириченко А.Н. 1918. Полужесткокрылые (Hemiptera–Heteroptera) Кавказского края // Записки Кавказского Музея. Ч. 1. Сер. А. (6): 1–177.
- Кириченко А.Н. 1951. Настоящие полужесткокрылые европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, № 42. М.–Л. 423 с.
- Крыжановский О.А. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Пучков В.Г. 1974. Тингиды // Фауна Украины. Т. 21. Вып. 4: 131–304.
- Синицын В.М. 1980. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое / Под редакцией Н.Н. Верзилина. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 104 с.
- Drake C.J, Ruhoff F.A. 1965. Lace Bugs of the World, a Catalogue (Hemiptera: Tingidae) // U.S. Nat. Mus. Bull. Vol. 243, viii+634 p.
- Golub V.B. 1997. Lacebugs of the genus *Dictyla* Stål of the Central and East Palaearctic (Heteroptera, Tingidae) // Zoosyst. Rossica. 6(1–2): 193–212.
- Golub V.B. 1998. New and little known lacebugs of the genera *Acalypta* Westw. and *Dictyonota* Curt. from the East and Central Palaearctic (Heteroptera: Tingidae) // Zoosyst. Rossica. 7(1): 163–170.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1998. Cantacaderid lace bugs from the Baltic Amber (Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae) // Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg. 81: 223–250.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1999. Composition and evolution of Cretaceous and Cenozoic faunas of bugs of the superfamily Tingoidea (Heteroptera: Cimicomorpha). Proc. of 1-st Int. Palaeontological Conference, Moscow, 1998. Bratislava: 33–39.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000. New Cenozoic lace bugs (Heteroptera: Tingidae) // Paleontol. Journ. 34 (suppl. 3): 290–297.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2003. Two new species of the lace bugs from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae, Tinginae) // Annals of the Upper Silesian Museum (Entomology). 12: 101–110. (Bytom).
- Péricart J. 1983. Hémiptères Tingidae euro-méditerranéens // Faune de France. 69. 620 p.
- Péricart J., Golub V.B. 1996. Superfamily Tingoidea Laporte, 1832 // Catalogue of the Heteroptera of Palaearctic Region (B. Aukema, Chr. Rieger eds.). Vol. 2. Cimicomorpha I. Wageningen: 3–83.
- Voigt K. 2001. The first Russian record of *Corythucha ciliata* (Say) from Krasnodar (Heteroptera, Tingidae) // Zoosyst. Rossica. 10(1): 76.

References

- Drake C.J., Ruhoff F.A. 1965. Lace Bugs of the World, a Catalogue (Hemiptera: Tingidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 243: 1–634 + viii.
- Emeljanov A.F. 1974. Suggestions for classification and nomenclature of ranges. *Entomologicheskoe obozrenie*. 53(3): 497–522 (in Russian).
- Golub V.B. 1977. New and rare lace bugs (Heteroptera, Tingidae) of the European part of the USSR. *In: Novye i maloizvestnye vidy nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR* [New and little known species of insects of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka: 12–17 (in Russian).
- Golub V.B. 1997. Lacebugs of the genus *Dictyla* Stal of the Central and East Palaearctic (Heteroptera, Tingidae). *Zoosystematica Rossica*. 6(1–2): 193–212.
- Golub V.B. 1998. New and little known lacebugs of the genera *Acalypta* Westw. and *Dictyonota* Curt. from the East and Central Palaearctic (Heteroptera: Tingidae). *Zoosystematica Rossica*. 7(1): 163–170.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1998. Cantacaderid lace bugs from the Baltic Amber (Heteroptera: Tingidae, Cantacaderinae). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*. 81: 223–250.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1999. Composition and evolution of Cretaceous and Cenozoic faunas of bugs of the superfamily Tingoidea (Heteroptera: Cimicomorpha). *In: Proceedings of the First International Palaeoentomological Conference* (Moscow, Russia, 30 August – 4 September 1998). Bratislava: 33–39.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000. New Cenozoic lace bugs (Heteroptera: Tingidae). *Paleontological Journal*. 34 (suppl. 3): 290–297.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2003. Two new species of the lace bugs from Dominican amber (Heteroptera: Tingidae, Tinginae). *Annals of the Upper Silesian Museum (Entomology)*. 12: 101–110.
- Gvozdzkiy N.A. 1958. Fizicheskaya geografiya Kavkaza [Physical geography of the Caucasus]. Iss. 2. Moscow: Moscow State University Publ. 265 p. (in Russian).
- Kalinkin V.M., Golub V.B., Mazeeva R.N. 2002. Distribution and peculiarities of biology of the nearctic species *Corythucha ciliata* (Say) (Heteroptera, Tingidae) in the South of Russia. *Euroasian Entomological Journal*. 25–29 (in Russian).
- Kerzhner I.M., Yachevsky T.L. 1964. Order Hemiptera (Heteroptera). *In: Opredelitel' nasekomykh Evropeyskoy chasti SSSR* [Keys to the insects of the European part of the USSR]. Vol. 1. Moscow – Leningrad: Nauka: 655–845 (in Russian).
- Kirichenko A.N. 1918. Hemiptera – Heteroptera of the Caucasus region. *Zapiski Kavkazskogo Muzeya*. Part 1. Seria A. (6): 1–177 (in Russian).
- Kirichenko A.N. 1951. Nastoyashchie poluzhestkokrylye evropeyskoy chasti SSSR (Hemiptera). *Opredelitel' i bibliografiya* [Hemiptera of the European part of the USSR. Key and bibliography]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 423 p. (in Russian).
- Kryzhanovskiy O.L. 2002. Sostav i rasprostraneniye entomofaun zemnogo shara [The composition and distribution of the world entomofauna]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 237 p. (in Russian).
- Péricart J. 1983. Faune de France. Vol. 69. Hémiptères Tingidae Euro-Méditerranéens. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. 618 p.
- Péricart J., Golub V.B. 1996. Superfamily Tingoidea Laporte, 1832. *In: Catalogue of the Heteroptera of Palaearctic Region* (B. Aukema, Chr. Rieger eds.). Vol. 2. Cimicomorpha I. Wageningen: Netherlands Entomological Society: 3–83.
- Puchkov V.G. 1974. Tingidae. *In: Fauna Ukrainy* [Fauna of Ukraine]. Vol. 21. Iss. 4. Kiev: Naukova dumka: 131–304 (in Ukrainian).
- Sinitsyn V.M. 1980. Prirodnye usloviya i klimaty territorii SSSR v rannem i srednem kaynozoe [Natural conditions and climates of the territory of the USSR in the early and middle Cenozoic]. Leningrad: Leningrad University Publ. 104 p. (in Russian).
- Voigt K. 2001. The first Russian record of *Corythucha ciliata* (Say) from Krasnodar (Heteroptera, Tingidae). *Zoosystematica Rossica*. 10(1): 76.