

С. М. Яблоков — Хнзорян

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ФАУНЫ КОКЦИНЕЛЛИД СССР
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

Предисловие

"Божьи" коровки или кокцинеллиды издавна пользовались симпатией народов, которые часто приписывали им способность общаться с божеством. Их также применяли как талисманы или как лечебное средство. Их научное изучение началось еще с Линнея, но оно не закончено и сейчас, даже для фауны средней Европы. За последние годы интерес к этому семейству резко возрос, из-за возможности применения многих видов в биологическом методе борьбы против разнообразных вредителей. Соответственно, как в Советском Союзе, так и за рубежом, за последние 20 лет кокцинеллидам посвящена огромная литература, в основном по вопросам систематики, экологии, этологии, фаунистики, анатомии, физиологии, а также прикладной энтомологии. Большая изменчивость окраски многих видов привлекала издавна внимание энтомологов, а генетики уделили коровкам больше внимания, чем любому другому семейству жесткокрылых. За последнее время появился также ряд работ по кариологии. Сейчас в СССР по этому семейству публикуется больше работ, чем по любому другому из отряда жесткокрылых.

Между тем, ни в отечественной, ни в иностранной литературе не существует, ни по семейству в целом, ни по любому из указанных выше направлений, ни одной сколько-нибудь полной и современной сводки, а правильное определение многих видов просто невозможно. В этой работе сделана попытка подытожить данные по морфологии, экологии, этологии, генетике, физиологии семейства, а также по вредоносности вредных видов и пользе, полученной от полезных, с указанием о применении кокцинеллид в биологическом методе борьбы, их акклиматизации и искусственном разведении. Наконец одна глава посвящена систематике и филогении, а другая — зоогеографическому анализу.

1. Морфология имаго

Голова поперечная, без суженной шейки. Глаза латеральные, их большая часть расположена на верхней стороне головы, меньшая — на нижней. Эти части соединены сбоку, с внутренней стороны обычно отделены друг от друга вырезкой, в которую входит край наличника или лба, реже глаза цельные. Лоб более или менее плоский, всегда без рельефов, бороздок, вдавлений или выступов, без щетинок. Наличник поперечный, не отделен от лба, иногда продолжен перед глазами. На нижней части головы срединная часть — глотка (*gula*) отделена продольными швами от боковых. Под ней, внутри головы, расположены 2 хитинизированных тяжа, достигающих ее переднего и заднего краев, эти тяжи обычно изогнуты и сближены друг с другом у середины, всегда без поперечной перетяжки. Они образуют тенториум и служат для прикрепления части мускулатуры рта. Верхняя губа поперечная, с закругленным передним краем, иногда спрятана под наличником, частично или полностью, сзади может нести выступы (рис. 2, г). Мандибулы (рис. 2, а, б) большие и толстые, кончаются большим зубцом, загнутым внутрь и часто рассеченным. Их строение обычно сходное у имаго и личинки. У фитофагов, кроме вершинного, часто имеется еще несколько больших зубцов (рис. 1, г, д) и зазубренная под ними режущая часть — ретинакулум, у некоторых мицетофагов край внешнего зубца зазубрен (рис. 2, е), зазубрины на зубцах обычны и у фитофагов, у которых основная, молярная, часть плоская, у прочих видов мола выступающая, часто с вершинным длинным и острым зубцом (*prostheda*), иногда притупленным у мицетофагов, плохо обособлена и без зубца у *Serangiini* и некоторых экзотов. Максиллы довольно постоянной формы, с маленьким поперечным кардо, крупным стипесом и более или менее округлыми, густо опушенными галей и лацинией (рис. 1, ж, з, 2, в), которые у фитофагов относительно крупнее, чем у хищников, всегда без вершинных зубцов. Челюстные щупики 4-члениковые, их последний членик обычно большой и топоровидный, реже овальный, конический, цилиндрический со скошенной вершиной и т. д. Нижняя губа состоит из ментума и прементума, всегда четко отделенных друг от друга, обычно узкая и суженная спереди у фитофагов (рис. 1, е), расширенная у хищников (рис. 2, д); на прементуме с узкими и короткими 2-3-члениковыми щупиками. Усики прикреплены дорсально, на лбу у глаз, или латерально, под выступом щеки около глаз. Обычно усики 11-члениковые, но некоторые членики могут срастаться или редуцироваться, так что в пределах их остается 6, к вершине усики часто расширены в более или менее четкую булаву, состоящую из 1-6 члеников, не бывают нитевидными, четковидными, пальчатыми или гребенчатыми, их 1-й членик шире и, часто, длиннее прочих члеников жгутика. Вообще усики короткие, иногда даже короче ширины глаза, изредка достигают плеч.

Переднеспинка слабо выпуклая, поперечная, часто трапециевидная, без вдавлений, рельефов или килей, с широкими плеврами, ограниченными внутри острым кантом. Ее основной скат, прилегающий к над-

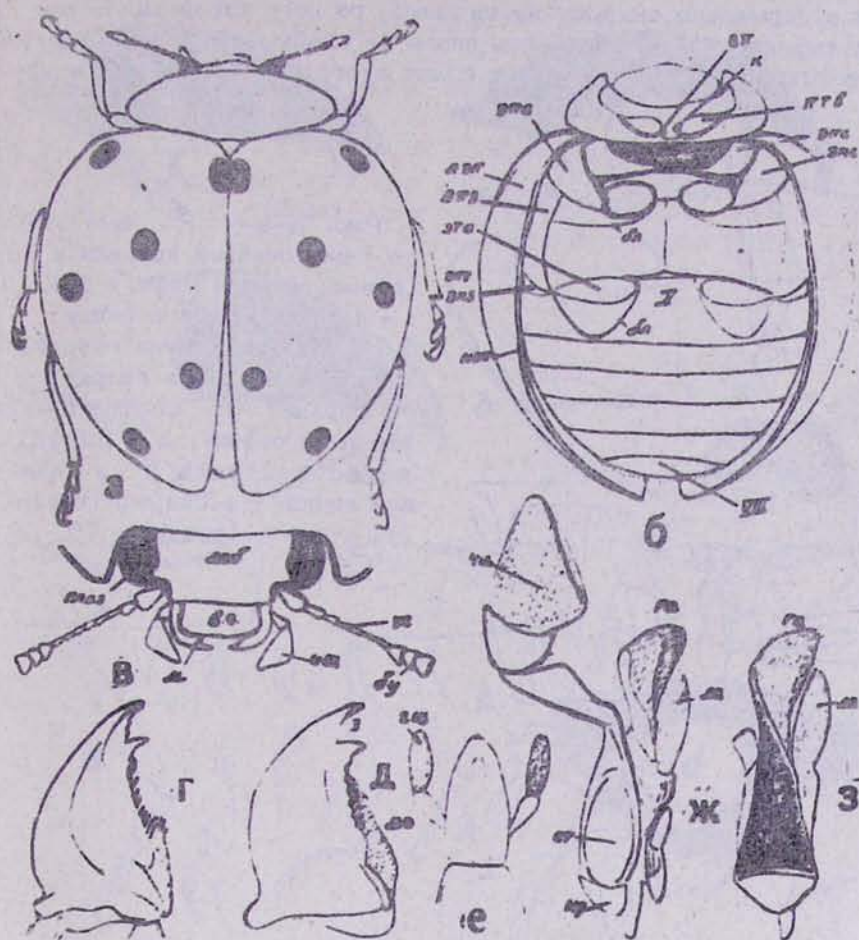


Рис. 1. *Epilachna argus* Geoffr., - самец.

- вид сверху x 8; б - вид снизу x 8; в - голова спереди x 16;
 - правая мандибула снизу x 55; д - левая мандибула сверху x 55;
 - нижняя губа сверху x 55; ж - левая максилла сверху x 55; з -
 правая максилла снизу (без щупика).

л - бедренные линии; бу - булава; вг - верхняя губа; вл - выступ
 переднегруди; га - галера; гш - губной щупик; зтв - задняя тазико-
 вая впадина; к - кили переднегруди; кд - кардо; лэп - ложные эпи-
 плевро надкрылий; ла - лациния; м - мандибула; мо - молярная
 зона мандибул; нэп - настоящие эпиплевро надкрылий; пг - передне-
 грудь; птв - передние тазиковые впадины; чш - челюстные щупики;
 лмз - эпимеры заднегруди; эмс - эпимеры среднегруди; элз - эпистер-
 ны заднегруди; эпс - эпистерны среднегруди; III - третий уростер-
 нит; VIII - восьмой уростернит.

крыльям и нормально снаружи не видимый, разного строения. Боковой скат переднеспинки, загибаясь вдоль ее окаймленного или неокймленного основного края, образует сзади этого края более или менее

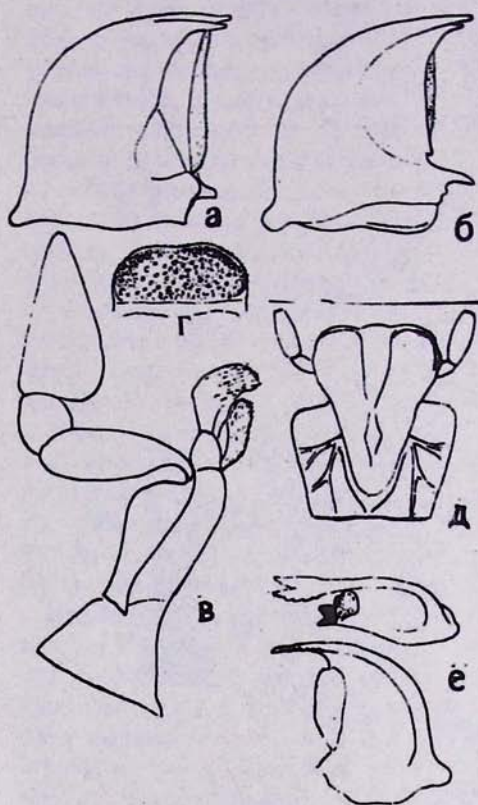


Рис. 2. а-д. Ротовые органы семиточечной коровки x 70 (кроме верхней губы x 40). а - левая мандибула снизу; б - правая мандибула сверху; в - левая максилла сверху; г - верхняя губа сверху; д - нижняя губа сверху; е - *Halyzia sedecimguttata* L., правая мандибула спереди (наверху) и снизу (внизу) x 70.

узкий основной скат, суженный на уровне щитка и ограниченный с боков плеврами переднегруди, которые у задних углов широкие и круто загнуты вниз. у *Coccidulini*, *Lithophilini*, *Epilachnini*, *Coccinellini* этот скат (рис. 3, а) гладкий, слабо вогнутый и без скульптуры, основной кант плотно прилегает к основанию надкрылий. В других трибах окаймленный боковой кант, загибаясь ниже уровня надкрылий, продолжен вдоль основания в виде двух кантов или бороздок, разделяя скат на две узкие полосы. Иногда верхняя полоса вдавлена и ограничена сверху и снизу острыми кантами (рис. 3, д), соединенными у задних углов, или (рис. 3, б) к надкрыльям примыкает верхний кант, за ним верхняя полоса выпуклая и ограничена от нижней бороздкой, или верхний кант сдвинут вперед, а к надкрыльям примыкает нижний (рис. 3, в), причем оба эти канта отделены от бокового. В других случаях раздво-

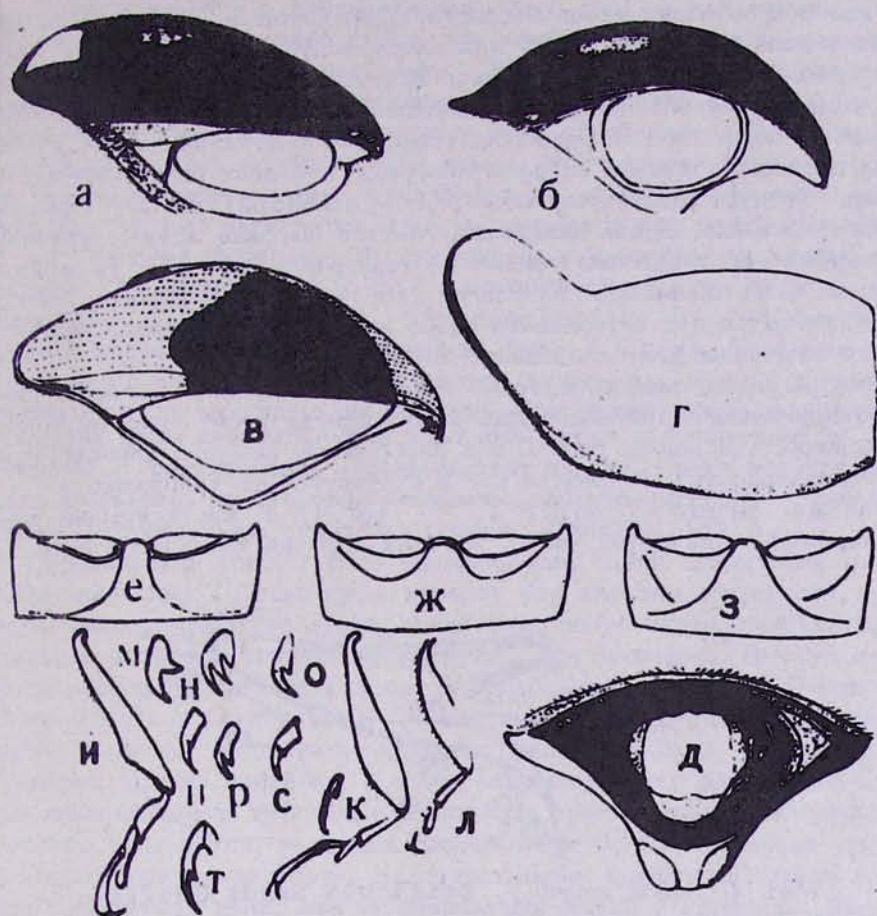


Рис. 3. Некоторые детали строения кокцинеллид. а-д - Передне-
 щиток при осмотре косо сзади (а-в), сверху (г) и сзади (д) у, а-
 семиточечной коровки; б - *Platynaspis luteorubra* Goeze;
 в - *Brumus octosignatus* Gebler; г - *Chilocorus bipustula-*
tus L.; д - *Scymnus apetzi* Muls.; е - з - разные формы бед-
 ненных линий брюшка: е-в четверть круга; ж - с дугообразным за-
 зубом; з - с дистальным раздвоением; и-л - задние голени и лапки
 и - *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* L.; к - *Pharo-*
cymnus smirnovi Dobzh. (с коготком); л - *Scymnus frontalis* F.
 м-с - коготок у, м - *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* L.;
 н - *Epilachna argus* Geoffr.; о - *Anatis ocellata* L.;
 п - *Lithophilus araxis* Reitt.; р - *Adalia bipunctata* L.;
 с - *Scymnus frontalis* F.; т - *Neomysia oblongoguttata*
 L.; а х 16, и х 28, б-д, л х 32, к х 50, н, о, т х 55, р х 70, м,
 з х 110, с х 140.

ение канта происходит вдоль бокового края, который, поэтому, местами несет двойную кайму, более или менее редуцированную вдоль основания (рис. 3, г). Нижний край плевр всегда окаймлен густыми щетинками. Щиток треугольный, обычно явственный. Надкрылья без вдавления, ребер, бороздок или рельефов, обычно со спутанной точечностью, иногда двойной, часто со следами коротких точечных рядов, которые в редких случаях (некоторые виды рода *Lithophilus*) равномерные и цельные. Вдоль надкрылий тянутся широкие ложные эпиплевры, снаружи отграниченные узкими настоящими (рис. 1, б). Те и другие могут быть цельными или слегка укороченными, к вершине часто плотно пригнутыми к внутреннему краю надкрылий, на ложных могут иметься вдавления для вкладывания бедер.

Строение крыла малохарактерно и весьма однородно. Согласно литературным данным, нижняя часть крыла всегда несет бахрому тонких ресничек (на нашем рис. 5 они изображены немного длиннее, чем в действительности), но она может и отсутствовать (например у *Epilachna argus* Geoffr., рис. 4). У жесткокрылых такая бахромка встречается часто, улучшая условия пассивного лета.

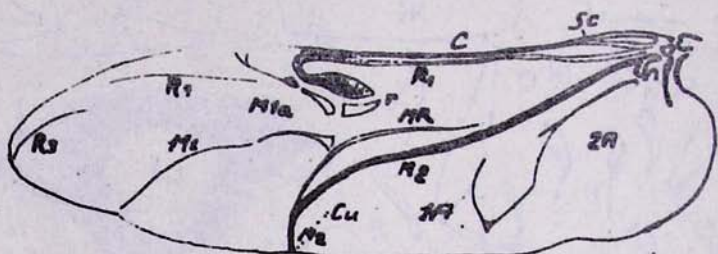


Рис. 4. Левое крыло у *Epilachna argus* Geoffr. x 10. А - анальные жилки; С - костальная, Си - кубитальная, М - медиальные, Г - радиальные, Sc - субкубитальная.

У кокциnellид жилкование развито слабо, что ограничивает возможности активного лета, хотя многие из них совершают большие перелеты, даже навстречу слабому ветру. У рода *Coccinella* крыло в секунду делает 75-91 удар, что много меньше, чем у хороших летунов. У мелких форм крылья прозрачные, у крупных - более или менее зачерненные, в особенности в дистальной половине.

Жилкование крыла лучше развито у крупных видов, чем у мелких, оно типично кантароидного типа и мало отличается от жилкования у листоедов, а также многих булавоусых. Применяя терминологию Жоливе^х, но считая возвратную жилку за самостоятельную / MR /, а не за проксимальный отрезок медиальной M_1 , это жилкование можно охарактеризовать следующим образом.

^х P. Jolivet, 1957. Recherches sur l' aile des Chrysomeloidea, I. Mem. Instit. R. Sci. Nat. Belgique, 180pp., XX pl.

Костальная /C/, субкостальная /Sc/ и 1-я радиальная /R₁/ жилки развиты нормально и имеются всегда, от прочих радиальных жилок обычно остается лишь одна /R₃/. Очертание медиальных жилок весьма постоянное и характерно для семейства в целом. Первая медиальная /M₁/ развита нормально и на обычном месте, круто загибается дистально, достигая края крыла. Возвратная /MR/ укорочена, ее проксимальный отрезок приближен к M₂ и более или менее ей параллелен, затем загибается круто и сливается или почти сливается с ней. У своей вершины M₂ соединена с коротким дистальным отрезком 1-й кубитальной /Cu₁/, который отсутствует у рода *Epilachna* (но имеется у *Subcoccinella*) и у ряда форм с редуцированным жилкованием (рис. 4, 5, г, д). Анальные жилки 1A и 2A обычно развиты и, часто, соединены, образуя анальную ячейку /an/. Их очертания довольно изменчивы, даже индивидуально. У мелких форм кубитальные и анальные жилки редуцированы, у *Stethorus* редуцировано и большинство прочих. Почти все кокцинеллиды крылатые, но известны бескрылые (*Lithophilus*) роды и виды с укороченными крыльями (среди *Coccidulini*).

Переднегрудь (рис. 1, б) с поперечными, сзади закрытыми тазиковыми впадинами (у некоторых экзотов эти впадины открытые), ее эпимеры расположены под этими впадинами, часто плохо обособлены, соединены выступом переднегрудки снутри, под тазиками. Выступ переднегрудки всегда развит, часто несет 2 продольных кия, иногда спереди сближенных или соединенных. Трохантин нет. Среднегрудь узкая, с выступом между впадинами округлых средних тазиков, которые расставлены больше передних. К этим впадинам сбоку примыкают большие криволинейные треугольные эпимеры среднегрудки, достигающие бокового края груди, над ними расположены более или менее треугольные эпистерны среднегрудки. Над тазиковыми впадинами может проходить поперечный киль, иногда прерванный ямкой у середины. Заднегрудь гораздо длиннее среднегрудки, спереди с выступом между задними тазиками, сзади слегка извилистая вдоль длинных задних тазиков, обычно со срединной продольной бороздкой. От внутреннего края средних тазиков обычно отходят бедренные линии заднегрудки, загибающиеся под тазиками дугообразно и часто достигающие края эпистерн заднегрудки. Эти последние простираются от эпимер среднегрудки до задних тазиков, между заднегрудью и эпиплеврами надкрылий. К их концу прикреплены маленькие эпимеры. К заднему краю заднегрудки прикреплен крупный склерит груди — метэндостернит (рис. 6). У кокцинеллид он очень однообразной формы, образует широкую пластинку, вытянутую спереди в два длинных отростка — крылья /alae/. К нему прикрепляется часть мускулатуры задних конечностей и крыльев, к *alae* — 3 пары пучков фрагмы брюшка, к основной части — несколько очень толстых пучков мускулов задних ног.

Ноги довольно постоянного строения (рис. 3, и, к, л). Вертлуги более или менее трапециевидные, иногда с острым вершинным зубцом. Бедрa с бороздкой для вкладывания голеней, иногда широкие и сплюснутые, голени иногда вооружены вдоль бокового края у дистальной трети тупым зубцом или вдавлены для вкладывания лапок, могут быть

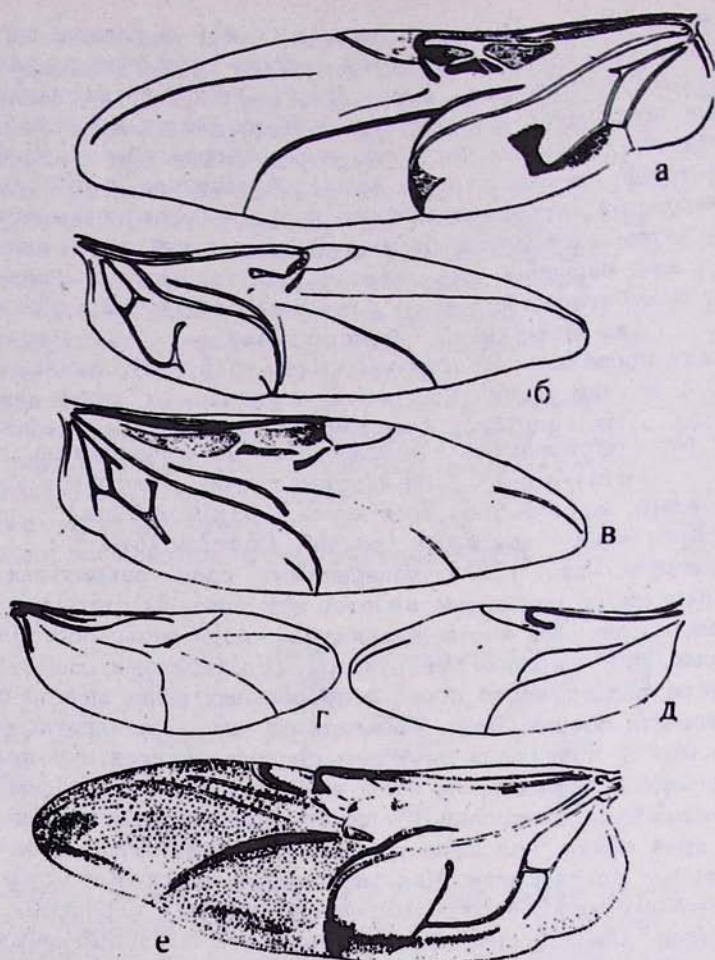


Рис. 5. Крыло некоторых кокциnellид. а - *Anatis ocellata* L.; б - *Halyzia sedecimguttata* L.; в - *Bulaea lichatschovi* Humm.; г - *Hyperaspis femorata* Motsch.; д - *Scymnus frontalis* F.; е - *Coccinella septempunctata* L.; а-б, е х 8; в-д х 16.

сплющены так, что способны закладываться под бедра. Шпоры имеются или отсутствуют, обычно их нет на передних ногах. Лапки 3-4-члениковые, если их 4, то 3-й часто очень мал и спрятан в лопастях 2-го (псевдотримерные или криптотетрамерные лапки). Коготки обычно расщепленные или с зубцом (рис. 3, о, п, р, с, т), иногда (рис. 3, м, н) более сложного строения (лишь у фитофагов), никогда не гребенчатые. На ногах половых признаков никогда не имеется.

Строение брюшка тщательно изучено (124, 217). 1-й уростернит, как и у прочих жесткокрылых, исчез, от 2-го остались лишь следы. 3-й уростернит, самый большой, образует выступ между тазиковыми

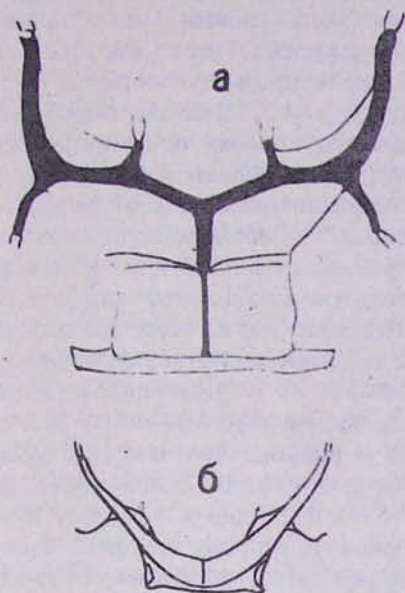


Рис. 6. Метэндостернит
снизу у: а - *Epilachna argus*
Geoffr. x 40; б - *Pharoscym-*
nus smirnovi Dobzh.

впадинами, обычно несет бедренные бороздки, которые, как и на заднегруди, более или менее загибаются вокруг тазиковых впадин; эти бороздки не соответствуют никакому внутреннему строению, не служат для прикрепления каких бы то ни было образований, тем не менее они имеют таксономическое значение. Иногда эти линии дистально раздвоены на 2 ветви (рис. 3,з), из которых нижняя продолжена обычно вдоль вершинного края их стернита, а верхняя загибается к эпимерам заднегруди. У одного и того же вида раздвоенные линии могут быть частично редуцированными и по-разному. Если редуцируется верхняя ветвь (рис. 3,е), то бедренные линии загнуты на четверть круга, если нижняя (рис. 3,ж) - то на полкруга. Видимых стернитов брюшка, не считая следов 2-го, может быть 5-6 (от 3-го до 7-го или 8-го уростернита). Видимых тергитов обычно 9 (от 1-го до 9-го уротергита). Тергиты и стерниты связаны перепонками-плеврами, на которых расположены дыхальца брюшка. Нормально их 5 пар, соответствующих 5 тергитам, 1-я пара у 1-го тергита, крупнее прочих, изредка / *Scymnus* sp./ на 6-м тергите имеется маленькая функциональная пара дыхалец. На 6-7-м уритах обычно заметны следы 2 пар дыхалец и трахейная система сохранила следы отростков, направленных к ним.

У всех видов брюшко сверху гораздо более плоское, чем надкрылья, под которыми образуется обычно большая полость с запасом воздуха. Соответственно, даже у зрелых самок с брюшком, набитым яйцами, брюшко никогда не выступает за края надкрылий. Тергиты, кроме последних, с мягкими покровами, покрытыми щетинками и волосками. Волоски сгущены вдоль щели края надкрылий, препятствуют проникно-

вению в полость пыли и чужеродных предметов. Шетинки сконцентрированы на 5-м и 6-м тергите, расположены рядами, шетинки внутренних рядов направлены косо наружу, а внешних — косо внутрь. Они облегчают складывание крыла на брюшко в нужном положении и отсутствуют у бескрылых форм */Lithophilus /*. Брюшко богато кожными железами, с выводными протоками и порами, сгущенными на последних сегментах брюшка. Возможно, что они выделяют феромоны.

Первые сегменты брюшка до 7-го лишены половых отличий, 7-й уростернит у вершины часто с вторичными половыми признаками, обычно вырезан, изогнут или выпрямлен у самца, его диск у ♀ изредка с ямкой. 8-й урит образует узкое цельное кольцо, так как его плевры отсутствуют, у ♂ его вершинный край также часто несет вырезку или извилину; у ♀ он выпуклый и равномерно закругленный, никогда не несет *spiculum ventrale*. Иногда он разделен щелью на две пластинки /у некоторых видов *Epilachnini /*, 3-й стернит часто серповидный, а тергит — подковообразный. Он может быть видимым снаружи или втянутым по 7-му. 9-й или генитальный урит резко изменяется с полом. У ♂ он сведен к узкому стержню */ spiculum gastrale /*, создавшемуся путем слияния преобразованных плевритов (рис. 7, б) и, может быть, скромными остатками уростернита. У конца он обычно расширен и несет пучок мускулов, с другого конца прикрепленных к тегмену. Иногда */Sticholotini/* этот стержень широко треугольный или */ Hippodamia /* сильно

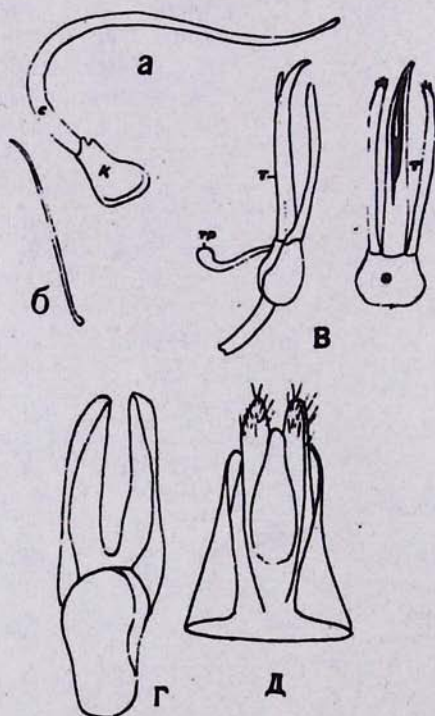


Рис. 7. а-в — Пенис *Epilachna argus* Geoffr. из Гарни x 20, а — сифон; б — *spiculum gastrale*; в — тегмен сбоку (вместе с конечной частью сифона, на котором он расположен) и снизу (без сифона); г-д — ложный яйцеклад x 70 у, г — *Novius cruentatus* Muls.; д — *Lithophilus tauricus* Semen. к-капсула сифона; о — основная часть тегмена; с — сифон; т — трубка тегмена; тр — трабес.

редуцирован. 9-й уротергит более или менее подковообразной формы, почти цельный и виден снаружи (пигидий). 10-й урит образует поперечную пленку маленького размера, состоит лишь из тергита, часто расположенного между боковыми выступами 9-го тергита.

У ♂ 9-й стернит разделен на 2 "генитальные пластинки", обычно полностью отделенные друг от друга, часто состоящие из узкой проксимальной части — рукоятки, иногда отделенной вырезкой или насечкой от дистальной "лопасти", которая кончается маленьким придатком, обычно в форме бородавки, с пучком вершинных щетинок. Вырезки и насечки расположены на внутреннем крае пластинок, друг против друга.

Всех коровок можно разделить на 2 группы в зависимости от наличия или отсутствия яйцеклада, что отражается и на их биологии. Если яйцеклад имеется, то он, как у всех жесткокрылых, принадлежит к категории ложных яйцекладов и имеет форму трубки, образованной 9-м уритом, связанным с 8-м перепонкой, также трубчатой формы и способной сильно растягиваться. Трубка 9-го урита образована узкими и длинными генитальными пластинками (рис. 7, г, д), прилегающими к ним сверху тергитом и 2 плеврами, обхватывающими снаружи боков как пластинки, так и тергит. Если яйцеклада нет, то генитальные пластинки и 9-й уротергит очень короткие, много шире длины (некоторые авторы то, что мы считаем 9-м уротергитом, принимают за 10-й).

Строение гениталий имеет исключительно большое таксономическое значение. У ♂ пенисная трубка (сифон) длинная (рис. 7, а), обычно сильно изогнута, ее основание расширено в капсулу, обычно снабженную двумя лопастями — внешней и внутренней, форма которых может иметь таксономическое значение. Капсула служит для прикрепления мощной мускулатуры, направляющей движения тегмена. Семейзвергательный канал в сифон проникает обычно через нее, реже более дистально. Этот канал кончается у вершины сифона расширением (внутренним мешком), который может быть простым или трехлопастным, в последнем случае его средняя лопасть расположена дистальнее 2 прочих. Форма сифона также имеет большое таксономическое значение. Мы различаем сифоны, загнутые в четверть круга (в этом случае капсула продолжает ось его основания); С-образные, когда он загнут на полкруга, а капсула расположена перпендикулярно к оси основания и оси вершины сифона; запятовидные, когда сифон загнут больше, чем на полкруга, в этом случае ось капсулы расположена под острым углом к оси вершинной части сифона; наконец, изредка, сифон может быть хотя и изогнутым, но в целом вытянутым по прямой линии (извилистый сифон). В своей вершинной части сифон часто несет самые разнообразные структуры, также имеющие большое таксономическое значение, его вершина часто имеет специфическую микроскульптуру (смотреть при увеличениях в 200 раз и более).

Тегмен (рис. 7, в) расположен на сифоне как бы верхом, обхватывает его у вершины и может по нему скользить, благодаря соответствующей мускулатуре и упругости самого сифона ("скользящий тегмен"). Он состоит из кольца, через которое проходит сифон; к этому кольцу

спереди прикреплены длинный осевой отросток (трубка тегмена) и две латеральные параметры. Трубка тегмена обычно голая (у вершины волосистая у некоторых *Epilachnini* /, параметры почти всегда дистально усажены длинными волосками, реже волоски образуют лишь вершинный пучок или отсутствуют. Обычно параметры отделены друг от друга, подвижны и снабжены двигательной мускулатурой, прикрепленной к кольцу тегмена, у некоторых видов они сливаются в общую короткую пленку с 2 боковыми лопастиками, несущими по пучку щетинок, иногда / *Aphidecta* / они сохраняют свою исходную форму, но слиты у основания. Трубка тегмена обычно имеет форму полутрубки, облегающей сифон сверху, вдоль ее боковых краев разрастается по перепонке, которая загибается под сифон, иногда сложной формы. Часто между перепонками и хитинизированным отрезком трубки имеется прозрачная, тонко штрихованная продольная пленка. У трибы *Hyperaspini* трубка тегмена со своими перепонками располагается всецело над сифоном, всегда более или менее асимметричная. Основная часть тегмена снабжена двумя лопастями, соединенными вдоль дорсальной оси тегмена; снизу, между лопастями, прикреплен особый длинный эластичный хитинизированный стержень — трабес, обычно утолщенный к середине или к вершине. Мы называем трабес ложкообразным, если он расширен к середине и сужен к вершине; вилкообразным, когда его вершина кончается 2 расходящимися отростками; треугольным, когда он постепенно расширен к вершине, без отростков. В своей средней части трабес часто несет насечку для прикрепления мускулатуры. Изредка трабес отсутствует (у некоторых экзотов). Почти всегда пенис очень большой, часто даже длиннее брюшка и тогда заходит в заднегрудь. Его капсула нормально расположена в 3-м урите, вершина сифона — в анальном. При копуляции сначала выступает тегмен, который протаривает дорогу сифону, его трубка проникает во влагалище, параметры остаются наружу, налегая на брюшко самки, трабес работает, как маятник, его вершина прочно прикреплена к капсуле мускулатурой, так что здесь образуется шарнир, вокруг которого трабес маячит, регулируя движения тегмена, с помощью мускулатуры, прикрепленной частично к капсуле и частично к 9-му уриту. Часто трабес связан с капсулой 2 пучками мускулов, один из них, прикрепленный к внутренней лопасти капсулы, действует как ретрактор, другой, связанный с внешней, — как пропульсор. Кроме этого имеется сильная кольцевая мускулатура, обхватывающая капсулу и срединную часть сифона; сжимаясь, она сгибает сифон, что приводит к его выдвигению из брюшка. Эта общая схема у некоторых коровок терпит изменения. Так, у некоторых *Hippodamia*, *spiculum gastrale* со своей мускулатурой отсутствует, капсула лишена лопастей, трабес вилкообразный и прикреплен к основной части капсулы, сифон толстый и короткий; по-видимому, в этом случае движения сифона упрощены и сводятся к его выпучиванию из брюшка (как у большинства прочих жесткокрылых).

Строение женских половых органов имеет для родового диагноза часто большее значение, чем любой другой признак, как это было блестяще показано Добржанским (18). Женский половой аппарат состоит из: 1) двух яичников / *ovarie* /, образованных пучком яйце-

их трубок, от 2 до 60 в каждом пучке, иногда количество трубок в
 обоих пучках разное; трубки состоят из ряда камер, конечные содер-
 жат лишь питательные клетки, срединные — оогонии, в которых созре-
 вают яйца, градиент созревания от основания к вершине; обычно пи-
 тательные клетки обособленные, с крупными ядрами, у *Stethorus*
 они частично слиты в синцитий с многочисленными ядрами; 2) двух-
 яйцеводов, соединенных дистально в короткую трубку — *oviductus*,
 впадающую во влагалище; яйцеводы окружены двойным слоем муску-
 латуры из продольных и поперечных волокон, их количество и распре-
 деление более или менее специфично; 3) непарного толстого трубча-
 того влагалища */vagina/* в которое пенис проникает через половое от-
 верстие */cloaca/*, несущее небольшое утолщение */valva/*. Стенки вла-
 гища одеты мощной мускулатурой, такого же типа, как у яйцеводов,
 в них иногда имеется мешочек, в который яйцо может проникать для
 оплодотворения — до сих пор такой мешочек известен лишь у 7-точеч-
 ной коровки и у 8-точечного брумуса (84); 4) совокупительной сум-
 ки */bursa copulatrix/*, представляющей отросток вла-
 гища и одетой такой же мускулатурой, как и оно; изредка (*Stetho-*
rus) эта сумка отсутствует; от влагалища сумка может быть рез-
 ко обособлена, иногда перетяжкой, или образовать лишь его выпячива-
 ние, у ее вершины часто имеется воронка */infundibulum/*, пред-
 ставляющая хитинизированную трубку, иногда снабженную у основания
 пластинкой. Воронка служит местом прикрепления волокон обоих слоев
 мускулатуры сумки, которые вокруг нее располагаются более или ме-
 нее лучеобразно (217), ее пластинка прилегает к покровам сумки,
 одета мускулатурой, часто отсутствует; 5) протока сперматеки, отходя-
 щего от вершины сумки к сперматеке; этот проток может проходить
 через воронку или около нее, он длинный или короткий, иногда на
 всем протяжении различной толщины; 6) сперматеки (рис. 8), пред-
 ставляющей мускулистый мешок, в ее переднюю часть, часто вздутую —
 узелок */nodulus/*, иногда утолщенную в шейку */collum/* впа-
 дает ее проток. Кзади узелка прикреплен рог */cornu/*, часто изог-
 нутый дугой, сбоку узелок снабжен более или менее обособленным
 отростком — ветвью */ramus/*, в который впадает проток придаточ-
 ной железы сперматеки, изредка ветвь длинная и утолщена дистально.
 В большинстве случаев сперматека загнута полукругом и окружена
 пальцевой мускулатурой, которая, сжимаясь, прижимает рог к узелку
 и выдавливает его содержимое, кроме этого рог имеет также кольце-
 вую мускулатуру, сжимающую его по своей оси, его покровы эластич-
 ные, складчатые, способны сжиматься и разжиматься наподобие ак-
 тиниона, эти складки могут быть распределены неравномерно. У не-
 которых форм сперматека состоит из 2 образований, округлой или
 овальной формы, соединенных протоком, или она своеобразная, иногда
 (*Rodolia*) лишена мускулатуры. Описана (134) аномалия, при
 которой сперматека раздвоена на 2 отростка. Придаточная железа
 выделяет секрет, обеспечивающий выживание живчиков, которые в
 сперматеке остаются всю зиму. Форма железы изменчива и
 имеет таксономическое значение, обычно она приблизительно такого
 объема, как сперматека, иногда */Stethorus/* сперматека

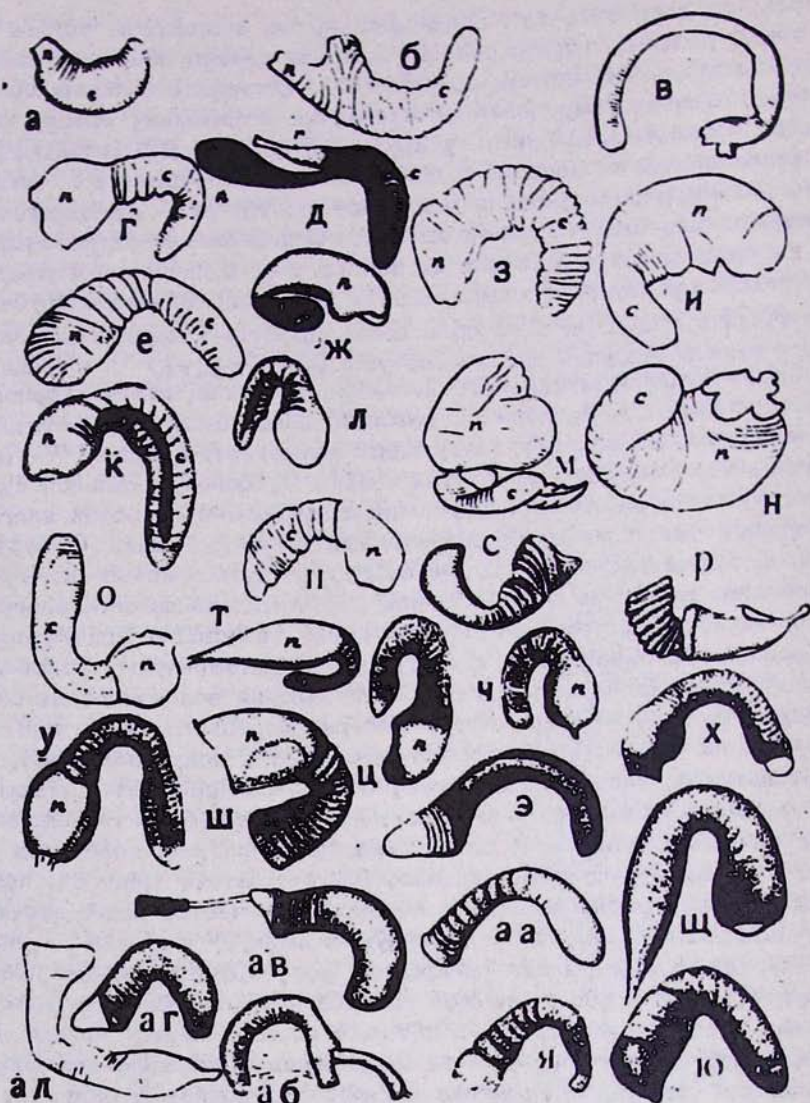


Рис. 8. Сперматека у: а - *Anisosticta terminassiani* Biel., б - *Coccinella septempunctata* L.; в - *Halyzia tschitscherini* Sem.; г - *Adalia decempunctata* L.; д - *Synharmonia oncina* Ol.; е - *Scymnus subvillosus* Goeze.; ж - *Nephus redtenbacheri* Muls.; з - *Platynaspis luteorubra* Goeze.; и - *Exochomus nigromaculatus* Goeze.; к - *Scymnus apetzi* Muls.; л - *S. suturalis* Thnbg.; м - *Chilocorus bipustulatus* L.; н - *Exochomus quadripustulatus* L.; о - *Scymnus frontalis* F.; п - *Clitosthetus arcuatus* Rossi; р - *Nephus quadrimaculatus* Hrbst.; с - *Adonia apicalis* Wse.; т - *Nephus biflammulatus* Motsch.; у - *Scymnus bogdoensis* Biel.; х - *S. incertus* Muls.; ц - *S. fennicus* Sahlb.; ч - *S. ater* Kug.; ш - *Nephus bipunctatus* Kug.;

и ее железа отсутствуют.

Описание сперматеки, приведенное выше, составлено согласно трактовке Фергефа и Добржанского, некоторые другие энтомологи рассматривают, наоборот, приведенные нами ее части лишь как придатки самой сперматеки, которые могут иметься или отсутствовать.

7) 2 клеевых желез, расположенных по обе стороны от влагалища, каждая с выводным протоком, впадающим в ямку, образованную складкой наружных покровов, тотчас же за генитальными пластинками. Вокруг этих желез имеются многочисленные железистые клетки. Иногда эти железы и клетки отсутствуют, в особенности, когда имеется яйцеклад. Железы выделяют секрет, которым покрываются яйца по мере их выхода из влагалища.

Процесс оплодотворения до сих пор не изучался, хотя он заслуживает внимания. У многих видов из разных триб сифон несет жгут, длина которого всегда коррелирует с длиной протока сперматеки и может быть длиннее тела. В этих случаях очевидно, что он вспрыскивает сперматозоиды непосредственно в сперматеку. Можно было бы предположить, что у этого семейства сперматозоиды всегда вводятся непосредственно в проток, чем можно объяснить неудачные результаты некоторых опытов. Так, в раствор, содержащий сперматозоидов, погружали узкую трубку, в другой конец которой вводили гомогенат из содержимого сперматеки. Сперматозоиды устремлялись в трубку, но с такой интенсивностью, что закупоривали ее входное отверстие. Наряду с этими данными, Фишер^x установил, что самки некоторых видов из рода *Chilocorus* после спаривания выбрасывают чехлик, являющийся остатком сперматофора, хотя неизвестно, был ли этот сперматофор настоящим или ложным (у многих жесткокрылых известно образование "ложного" сперматофора, который формируется лишь в совокупительной сумке). У трибы *Chilocorini* трубка сифона у вершины прямолинейная и цилиндрическая, простого строения, но, иногда с разветвленными короткими отростками, часто крючковатыми, которые могут служить как прицепки. Возможно, что в этой трибе процесс оплодотворения протекает иначе, чем у прочих. Играет ли воронка какую-то роль

^x Fischer T.W., 1959. Occurrence of spermatophorus in certain species of *Chilocorus*. Pan-pacific entom., 35(4) : 205-208, 1 f.

иш - *Harmonia axyridis* Pall.; э - *Adonia undecimnotata* Ichneid.; ю - *Rhizobius chrysomeloides* Hrbst.; я - *Scymnus argutus* Muls.; aa - *Coccinula reitteri* Dodge; аб - *Aiolopha hexaspilota* Hope; ав - *Hippodamia rickmersi* Wse.; ar - *Adonia barovskii kiritshenkoi* Bar.; ад - *Lithophilus kozlovii* Bar.; с - cornu; н - nodulus; r - ramus. Рис. в, г, е, з, и, м, н, о, п заимствованы у Смирнова (1957), прочие - оригинальные.

в этом процессе, неясно. Но у видов с длинным жгутом воронки не бывает, если жгут короткий или его нет, то воронка может иметься или отсутствовать. Возможно, что в тех случаях, когда через нее проходит проток сперматеки, она, или ее основная пластинка, способна направлять продвижение сифона. У *Chilocorini* воронка обычно отсутствует, реже образует выступ около протока, как у многих других триб семейства. В этих случаях она вряд ли может принимать участие в процессе оплодотворения.

Анатомия

Работы по анатомии немногочисленны. Большинство из них касается пищевого тракта (117, 161, 164, 175, 176), одна — его гистологии (86), одна — нервной системы личинки (87), многие другие, в том числе статья Прадана (173), прямо или косвенно — гениталий. По мускулатуре имеется одна статья (174), для рта, а для брюшка она рассмотрена еще Фергефом (217). Особенно тщательно изучена анатомия *Rodolia cardinalis* Muls. (177, 178), а также одиннадцатиточечной коровки (147).

Пищевой тракт обычного для жесткокрылых строения и состоит (рис. 9) из узкого стомодеума, широкого и длинного мезентерия, от которого отходит короткий и узкий илеум, расширенный у вершины в колон, за которым начинается ректум, суженный дистально до ануса. Количество и длина мальпигиевых сосудов изменчивы. Эти сосуды, как обычно, имеют форму длинных трубок, отходящих от стыка мезентерона и илеума, местами соединены друг с другом.

2. Яйцо

Яйца обычно овальные, но слегка сужены к концам (веретенообразные), у видов, развивающихся на клещах, кокцидах или алейродидах они короткие, иногда почти округлые. У *Scymnini* яйца обычно снабжены коротким нитевидным придатком. Окраска может быть белой, желтой или зеленоватой, покровы часто шагренированные. У *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. яйца янтарно-желтые, у *Rodolia cardinalis* Muls. — оранжевые. Перед вылуплением личинки яйцо сильно темнеет, становится черным у видов, личинка которых черная. Окраска яйца отчасти зависит от цвета пищи матери. В структуре яиц найдены специфические отличия (155).

По эмбриологическому развитию данные очень скудны и сводятся к влиянию температуры (154) и фотопериодизма (160) на развитие яйца. Эмбриологических исследований нет.

3. Личинка

Тело обычно удлиненное, более или менее камподоэвидное, изредка плоское и широко овальное / *Platynaspis*, *Cryptogonus* и др.

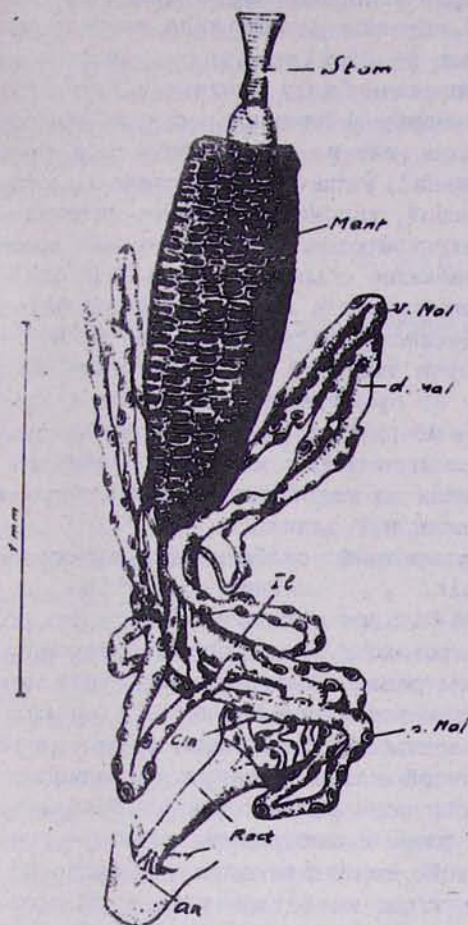


Рис. 9. Пищевой тракт у *Scymnus impexus* Muls. (по Delucchi, 1954). An - анус; Cln - колон; Il - илеум; Ment - мезентерон; Rect - ректум; Stom - сто- модеум; d, v, p, Mal - дорсаль- ные, вентральные и задние маль- пигиевы сосуды.

часто пестро окрашенное. Голова гипогнатная, наклонена вниз, округленно-четыреугольная, обычно шире длины (удлиненная у *Serangini* и некоторых экзотов), снизу с длинной перепончатой глоткой /gula/, как и у прочих булавоусых, сверху с лобным швом, отделяющим лоб от висков и обычно достигающим темени, так что теменного шва (который всегда осевой) нет, но он имеется у *Epilachnini*. Иногда лобный шов явственный у молодых личинок, но исчезает у взрослых. Нормально 3 пары латеральных глазков, изредка личинки слепые. Наличник обычно более или менее спаян с лбом, реже /*Epilachnini*/ отделен от него цельным швом. Усики часто 3-члениковые, с узким и маленьким последним члеником, реже члеников 2 /*Rodolia* / или лишь один /*Chilocorus* , *Stethorus* / . Ротовые органы не выступающие, втянуты в голову. Мандибулы хитинизированные, твердые, со щетинкой на внешнем крае, с острым вершинным зубцом, часто раздвоенным, иногда зазубренным вдоль своего внутреннего края, у *Epilachnini* кроме него обычно имеется еще несколько вершинных зубцов, внутренний край которых также может быть зазубренным, причем эти зубцы могут отсутствовать у ли-

чинок 1-го возраста. Внутренний край мандибул часто вооружен также нижним зубом / *prosthema* /, под ним расположена простая мола, нередко несущая шипики или волоски, у *Epilachnini* мола и ее зубец отсутствуют. Обычно строение мандибул у личинки и имаго сходное, но у рода *Anisosticta* мандибулы личинки несут зазубрины, отсутствующие у имаго. Максиллы состоят из кардо, стипеса и малы (производным слияния галеи и лацинии), кардо обычно спаян со стипесом, очень короткий, стипес большой, удлинённый, часто хитинизирован лишь частично, иногда не хитинизирован вовсе. Он несет конические челюстные щупики, насчитывающие обычно 3, реже 2 / *Rodolia* / членика, последний членик узкий или широкий. Мала различной формы, нормально несет лишь несколько щетинок, густо волосистая у *Epilachnini*. Нижняя губа узкая, втянута так, что выступает лишь ее вершинный край, ментум обособлен от прементума или слился с ним, губные щупики короткие, обычно 2-члениковые, реже одночлениковые / *Hyperaspini* /. Гипофаринкс перепончатый, с хитинизированным склеритом / *sclerom* /, состоящим из узкой перекладки, несущей конечные отростки, обычно 2 передних и 1 задний.

Покровы мягкие, с твердыми склеритами, снабженными выростами и щетинками, иногда (у *Hyperaspini*, многих *Scymnini* и др.) покрыты восковым налетом, у *Amida* все тело мягкое и голое, покрыто сферическими выростами. Хетотаксия имеет большое таксономическое значение. Гедж (182) дал им разные наименования, хотя между выделенными им структурами имеются и промежуточные формы. Он назвал струмами выпуклые склериты или бородавки, покрытые тонкими выступами, несущими по длинной щетинке, сентусами длинные конические щетинконосные отростки; если такие отростки снабжены дополнительными щетинконосными, узкими выступами, то это — сколии; наконец, халазами он назвал короткие тонкие отростки, несущие по щетинке. Хетотаксия личинок служит для характеристики триб, хотя из этого правила есть исключения. У *Hyperaspini*, *Platynaspini*, *Serangiini*, *Scymnini*, *Coccidulini*, *Lithophilini* тело покрыто лишь щетинками и халазами, у *Noviini* имеются боковые щетинконосные выросты; у *Chilocorini* и *Epilachnini* — сколии; у *Coccinellini* хетотаксия разнообразная.

У личинок 1-го возраста на спине имеются особые длинные шипы, слегка расширенные дистально, служащие для разрывания яичной скорлупы. Сходные, но меньшие шипы могут иметься и на других частях груди.

Брюшко насчитывает 10 видимых сегментов, последний из них при передвижении работает как подталкиватель, а также как присоска. Урогомф нет. Дыхальца расположены на груди и на 8 первых сегментах брюшка.

Ноги имеются всегда и состоят из 5 члеников — тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки / *tarsungulus* /. Эта последняя несет один коготок, с которым слита. В вершинной части голени часто имеются специальные щетинки определенной численности и особого строения. У *Sticholotini* и *Serangiini* у самой вершины таких

триб трибков две, они расширены и уплощены к вершине; у прочих трибков больше, они часто слегка утолщены к вершине или загнуты.

Как куколка и имаго, личинки ядовиты для большинства хищников, они имеют железы, выделяющие защитный секрет через отверстия, расположенные между сегментами тела.

Куколка свободная, прикрепляется к предметам остатками экзuvia, часто ярко окрашенная.

4. Экология

По экологии кокциnellид опубликовано несколько ценных сводок с богатой литературой (112, 135, 141).

А. Трофика

В противовес многим другим насекомым, у всех коровок пищевым режимом личинки и имаго сходный, но у хищников часто наблюдается изумительная специализация в выборе возраста жертв, которая может также изменяться и по сезонам.

По трофическим связям коровок можно разделить на 2 группы. К первой относится триба *Epilachnini*, все виды которой питаются исключительно сочной растительной пищей, в основном паренхимой листьев. У этих видов пища не заглатывается, а лишь обжимается челюстями, так что поглощается лишь ее жидкая фракция.

Прочие коровки долгое время считались хищниками олигофагами, питающимися тлями, кокцидами или клещами. Но на самом деле их трофика много разнообразнее. Почти всегда основным пищевым субстратом служит животный корм, без которого полный цикл развития не достигается, но пищей могут служить разнообразные беспозвоночные, в том числе и другие виды коровок.

Многие виды, в частности почти все крупные формы нашей фауны из данной группы, питаются в основном тлями, но при случае охотно пожирают яйца, личинки и куколки других насекомых, которые для некоторых видов и в определенных стадиях могут стать их основной пищей; в юго-восточной Азии много видов охотятся предпочтительно на некоторых жуков, в том числе и коровок; в Приморье *Aiolocaria hexaspilota* Hope питаются в основном личинками листоедов. Часто также поедаются трипсы, листоблошки и т. д. У всех видов широко развит каннибализм, в особенности на личиночной стадии. При недостатке животной пищи большинство видов, если не все, становятся пылевоедами, некоторые питаются сочными частями растений. *Bulba lichatschovi* Humm. питается в основном пылью, но в степях СССР она местами сильно вредит маревым, возможно, лишь потому, что нуждается во влажной пище. Сок, вытекающий из стволов деревьев, также привлекает некоторых коровок. У многих видов развита митотофагия, иногда облигатная. Так, 22-то-мичная коровка питается исключительно мучнистой росой (грибками из рода *Sphaerotheca*); другие виды — также тлями; широкая

полифагия свойственна, по-видимому, тем видам, запасы основного корма которых сильно колеблются сезонно, как у многих тлей и некоторых кокцид, но даже у полифагов наблюдается значительная специализация, причем один и тот же вид тлей может быть ядовитым или непригодным в пищу для одного вида коровок и пригодным для другого (например в роде *Coccinella*). От коровок тлей защищают также некоторые растения, которые коровки избегают. Некоторые виды тлей, хотя и ядовиты для некоторых коровок, но тем не менее ими поедаются, что приводит к гибели коровок.

Некоторые виды из родов *Aiolocaria* и *Neoharmonia* питаются яйцами, личинками и куколками разных листоедов, а другие виды этих же родов предпочитают тлей или клещей. В Бразилии *Neocalvia anastomosans* Crotch и, вероятно, прочие виды этого рода олигофаги, питаются коровками из рода *Thea*.

Установлено (103), что рост личинки при равном количестве пищи, измеренной по ее сухому весу, изменяется с видом жертвы и что количество пищи, извлекаемое одним и тем же хищником из жертвы, зависит от вида жертвы, физиологического состояния, и ее, и хищника, в частности от степени упитанности обоих и т. д., следовательно, установление реального количества жертв, уничтожаемых хищником за единицу времени или за цикл развития, всегда будет лишь приближением к истине при любом методе подсчета. Поэтому неудивительны большие расхождения, полученные в этом отношении разными исследователями.

Среди крупных видов нашей фауны преобладают полифаги, среди мелких — олигофаги, питающиеся в основном кокцидами, алейродидами и клещами. Поскольку плотность популяций у этих жертв колеблется мало, то большинство хищников приурочено к узкому кругу хозяев, часто и к определенным растениям. Так, например, кокциды на сахарном тростнике и некоторых других растениях недоступны коровкам, так как прячутся в пазухи листьев.

Некоторые виды кокцид из родов *Lepidosaphes*, *Chionaspis*, *Prontaspis* защищены от коровок своими очень толстыми покровами. Виды из рода *Stethorus* питаются в основном клещами, но не трогают виды из рода *Bryobia*. Если заставить питаться кокцидами некоторые виды из рода *Scymnus* (s.str.) нормально питающиеся тлями, то их ротовые части склеиваются. Если принудить многих олигофагов к аномальной для них пище путем длительной голодовки, то это отражается на их жизнеспособности или плодовитости. Выбор жертвы часто зависит от ее экологии, так как хищнику важно приурочить свой цикл развития к таковому жертвы, особенно существенно обеспечение достаточной пищей взрослых личинок, которые очень прожорливы. Хорошим кормом являются алейродиды и кокциды *Diaspidini* из-за их скученного образа жизни; иногда выбираются очень крупные жертвы. Так, *Rodolia limbata* Motsch. развивается за счет очень крупной кокциды — *Drosicha corpulenta* Kuv., к которой присасывается ее молодая личинка до своего окукливания. *Rodolia cardinalis* Muls. откладывает свои яйца на тело самок *Icerya purchasi* Mask. или на пачки ее яиц, чем обеспечивается питание потом-

ства до его окукления. *Cryptognatha nodiceps* Marsh. откладывает свои яйца около щитка самки *Aspidiotus dest-ructor* Sign. ; молодые личинки питаются яйцами жертвы под ее щитком, а после 1-й линьки выходят из-под щитка и нападают на кокцид любого возраста. *Rhizobius ventralis* Er. также откладывает яйца около своей жертвы – кокциды из рода *Saissetia*, молодые личинки пожирают и жертву и ее яйца, а затем расползаются в поисках нового корма.

Основной пищей *Scymnini* служат тли, кокциды, алейродиды, трипсы, клещи и пыльца, у *Sticholotini* – кокциды и тли, у *Coccidulini* – тли.

Коровки не обладают способностью обнаруживать свои жертвы, пока на нее не наткнутся и ее не ощупают, что значительно ограничивает возможности их охоты. Казалось бы, что поэтому тли являются очень удобной пищей, но оказывается, что и тли хорошо защищаются от коровок (119). Точными лабораторными опытами над питанием 10-точечной коровки тлей *Microlophium evansi* Theobald установлено, что лишь часть тлей поедается хищником.

Тли защищаются: 1) убегая от хищника, в особенности от личинок 1-го возраста, передвигающихся еще медленнее, чем тли; 2) оттолкнув ногой коровку, которую может отбросить на значительное расстояние, в особенности если она много меньше тли; 3) скатившись с листа в случае нападения крупного хищника, что для тли не всегда выгодно, так как она рискует умереть с голоду до того, как успеет присосаться к подходящему растению; 4) обливая голову хищника твердеющим секретом, выделяемым ею из ее брюшных трубок. Эффективность различна для разных видов тлей.

Установлено, что тля гораздо лучше защищается от врага, нападающего на нее, спереди, чем сзади, что побуждает ее придерживаться на листе определенных мест, с учетом возможных путей передвижения хищника.

Тлей защищают также муравьи.

Взаимосвязи муравьев и тлей сложные (218). В норме муравьи защищают тлей тем тщательнее, чем ближе тли находятся к муравейнику и чем меньше их популяция. Поскольку медвяная роса играет большую роль в пище многих муравьев, в частности из рода *Formica*, муравьи, по-видимому, стремятся регулировать численность тлей по мере надобности, в том числе и путем их защиты от коровок, чем они могут приносить вред разным культурам, например садам и хлопковым полям. Обычно муравьи прогоняют коровок, но иногда их убивают. Так, В. В. Яхонтов (82) отмечает, что при массовом искусственном "наводнении" хлопковых полей в Средней Азии 2-точечным брумусом: значительная часть коровок была уничтожена муравьями. Однако некоторые коровки стали трофобионтами муравьев, систематически придерживаются муравейников и пользуются протекцией муравьев, к этим видам относится, например, коровка великолепная. Настоящие мирмекофилы среди коровок редки (некоторые американские *Hyperaspini*), а термитофилов еще меньше (род *Ortalestes* в Центральной Америке).

Замечательно, что несмотря на отсутствие способности отыскивать пищу, у многих коровок выработалась определенная охотническая стратегия. Так *Stethorus punctillum* Wse в поисках клещей сначала бежит по листу прямолинейно, но найдя одну жертву и сожрав ее, он начинает передвигаться медленнее и зигзагообразно, как будто зная, что клещи держатся скученно. Сходные наблюдения имеются и для других коровок.

Способ питания коровок часто изменяется с возрастом. Молодые личинки обычно прогрызают покровы жертвы и высасывают ее содержимое. Взрослые и имаго часто разжевывают пищу, отрывая часть разжеванной пищи обратно в тело жертвы. Однако и у имаго отмечено питание путем высасывания соков жертвы. Наружное пищеварение установлено у *Scymnus* (s. str.), *Pullus*, *Stethorus*, *Coccinella*, *Hippodamia*, *Chilocorus*, *Exochomus*, *Brumus*.

Молодые личинки питаются в основном яйцами и мелкими организмами, более крупные — более крупной пищей. Поглощение жертвы требует обычно длительное время. У 10-точечной коровки (120) на поедание жертвы нужно: для личинки 1-го возраста от 120 до 920 мин. и более, 2-го — от 38 до 215, 3-го — от 14 до 97, 4-го — от 4 до 62 мин. Меньшая цифра соответствует мелкой, а большая — крупной пище. Количество поглощаемой пищи возрастает с возрастом личинки и с повышением температуры, причем взрослые личинки питаются обычно интенсивнее самок, даже яйцекладущих, но так как повышение температуры ускоряет цикл развития, то количество пищи для полного развития личинки при высокой температуре может быть меньше, чем при низкой. У взрослых личинок *Hippodamia* и у яйцекладущих самок дневной рацион составлял около 50 взрослых тлей. Громадные личинки *Anisolemnia dilatata* F. в Китае в день поглощают 400–500 бамбуковых тлей. В Египте одиннадцатиточечная коровка, а также *Chelomenes vicina* Muls., при отсутствии тлей, являющихся их обычным кормом, потребляют ежедневно 22 яйца или 12–15 молодых личинок хлопкового червя — *Prodenia litura* F. Все эти данные являются лишь ориентировочными, в частности они зависят также от температуры и влажности.

Восьмиточечный брумус (84) за свой жизненный цикл уничтожает в среднем 4795 тлей / *Aphis craccivora* Koch / в 1-м поколении и 2750 во 2-м, личинка 1-го поколения — 656, а 2-го — 3800, одна пара со своим потомством пожирает около 278000 тлей, суточный рацион имаго в среднем 47 взрослых тлей.

Имаго *Chilocorus bipustulatus* L. и *renipustulatus* Sc. летом нуждаются в суточном рационе в 300–500 щитовок из сем. *Diaspididae*, личинка за свое существование пожирает около 350 щитовок.

У *Adonia undecimnotata* Schn. имаго за свое существование пожирает в среднем 1276 тлей / *Aphis craccivora* Koch / , а личинка — 410, пара жуков со своим потомством — 57000 (84).

Семиточечная коровка в день пожирает 75–100 личинок полынной или люцерновой совки, а за свое существование — около 4000 тлей

/ *Aphis pomi* Deg. /, а личинка - 800 (в лаборатории).

Одиннадцатиточечная коровка в Палестине в лаборатории за 40 дней своего существования истребляет около 800 тлей / *Aphis pomi* Deg. /, а личинка - 200.

Прожорливость коровок может быть значительно повышена у потомства от родителей отдаленных популяций. Лабораторные исследования В. В. Яхонтова на семиточечной коровке и стеторусе / *Stethorus punctillum* Wse / показали, что этим путем прожорливость потомства повышена в 1-м поколении, а у последующих поколений быстро возвращается к исходному.

У коровок каннибализм обычен, но особи на одной и той же стадии развития обычно не пожирают друг друга.

Б. Искусственное разведение

Коровок издавна (108) пробовали разводить искусственно. Сейчас работы в этом направлении проводятся во многих странах (62, 63, 189, 198, 199-205). Для разведения криптолемуса обычно пользуются мучнистыми червецами, размножаемыми на проростках картофеля. Хилокорусов питают ивовой тлей. Стеторусов (несколько видов) сейчас в массе размножают в шкафах за счет тетранихонидных клещей, выращиваемых на гнилых фруктах. За последнее время все чаще применяют синтетический субстрат. Можно также использовать сухие или замороженные тли, хотя трупы тлей не поедаются. К сухой пище рекомендуется добавлять пыльцу, набор витаминов, холестерол и т. д. (170, 190). Пищей может также служить свежая печень скота (202, 213), причем на этом субстрате многие виды приступают к яйцекладке, или остатки сот (171).

Питание углеводами с добавлением витаминов и солей или пыльцы достаточно для длительного выживания имаго, но не стимулирует ни жиросотложение, ни гонадотрофический цикл. Жиронакопление требует питания белками, например, мучнистой росой, тлей. Гонотрофический цикл стимулируется лишь питанием живыми животными. В лаборатории имаго выживал иногда до 1000 дней / *Anatis mali* /. Состав аминокислот не играет значения в развитии (у 7-точечной коровки). В некоторых случаях для размножения необходима искусственная вентиляция садков.

Для массового размножения 7-точечной коровки жуков держали в стеклянных банках, в которые поставляли пищу в виде веток, густо заселенных тлями, ежедневно или 2 раза в день (для очень молодых личинок). В одной банке находилось 25-40 личинок и волокнистая масса для изоляции личинок друг от друга (американцы применяли "excelsior"/; потерю от каннибализма удалось снизить до 20%, но лишь при совместном содержании одновозрастных личинок. Оформившихся жуков тотчас же отделяли от куколок во избежание каннибализма. Личинок можно питать замороженными тлями, но в рацион имаго добавляли пыльцу, мед и гидролизат белка. За неделю из яиц выращивали до восьми-десяти тысяч личинок 2-го возраста (190). Для разведения *Pullus impexus* Muls. за счет еловой тли применялись

стеклянные трубочки диаметром в 4 см, в которые просовывались ветки ели с тлями и коровками (117), через эти трубки продувался воздух с помощью аппарата, позволявшего регулировать скорость воздушного потока.

В. Цикл развития

Цикл развития коровок может быть 5 типов, а именно (135) :

1) имаго зимует, вылетает весной, спаривается и откладывает яйца тогда же, обычно в мае, яйцекладка может растянуться на месяц и более. Имаго нового поколения появляется в июле, усиленно питается, но не откладывает яиц, на зимовку улетает к концу июля или позднее. В год одна генерация. Этот цикл обычен в умеренной зоне, в особенности в лесной.

2) Этот же цикл в жарких странах может быть сдвинут так, что активный период начинается ранней весной, а жуки нового поколения улетают на эстивацию в июне или в конце мая, оставаясь в стадии покоя большую часть года до следующей весны. Такой цикл обычен в Средиземноморье, в особенности восточном.

3) В год друг за другом развиваются 2 генерации, с яйцекладкой в мае-июне и в июле-августе. 1-е новое поколение вылетает в июле, тут же спаривается и откладывает яйца; 2-е поколение вылетает на зимовку осенью, обычно в октябре-ноябре и откладывает яйца следующей весной. В некоторых случаях вместо 2 развиваются 3 поколения. Этот цикл также характерен для умеренной зоны.

4) Если лето жаркое и сухое, а весна ранняя, то весенняя яйцекладка зимующего поколения происходит в апреле-мае, новое поколение улетает на эстивацию в мае или в июне, яйца откладывает осенью, осеннее поколение улетает на зимовку в октябре-ноябре. Иногда, вместо 2 развиваются 3 поколения. Такой цикл нередок в Средиземноморье.

5) При достаточно теплом и влажном климате в год может развиваться значительное количество поколений, циклы которых более или менее перекрываются, до поздней осени, с коротким периодом покоя зимой или без него.

Такой цикл характерен для влажных субтропиков и тропиков, например в Индии.

Во всех указанных циклах зимует только имаго. Однако у *Pullus ishrexus* Muls. в Швейцарии зимуют имаго и яйца, так как у этого вида яйцекладка поздняя и очень растянутая. В Калифорнии, где зима теплая, иногда у *Hyperaspis lateralis* Muls. вместе с имаго зимует личинка. У *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. обычно зимует куколка, в подстилке субтропического леса. В Голарктике всегда имеется по крайней мере один период покоя, реже два. Но и длительность этого периода и тип развития могут быть разными не только для одного и того же вида, но и в одной популяции, в силу ее полиморфизма. Точные данные имеются пока лишь для 7-точечной и 2-точечной коровок, однако сходные явления обнаружатся, вероятно, и у других видов, так как у многих видов известны расхождения в поведении особей определенной популяции. В северных странах преобла-

дают моновольтинные особи, развивающиеся по 1-му типу развития, но вместе с ними существуют и поливольтинные, которых удастся отобрать в лаборатории. Эти особи способны развиваться без перерыва, если условия среды благоприятны.

Как это было установлено Ф. Г. Добржанским (17), период покоя связан с диапаузой, которую он считал облигатной, так как ему не удалось ее нарушить или изменить в эксперименте. Однако сейчас у коровок известны примеры всех промежуточных случаев от облигатной диапаузы до лабильной, которую можно прервать теми или иными воздействиями. Эстивация обычно лабильнее зимовки, однако и здесь может иметь место облигатная диапауза. Согласно некоторым данным, эстивация определяется условиями развития личинки, а зимовки — воздействиями на только что оформившегося имаго. Зимняя диапауза часто наступает с первых холодов, а иногда и раньше, и прекращается зимой, обычно задолго до начала весны. Поэтому те особи, которые зимуют в отапливаемых помещениях, вылетают преждевременно и гибнут от истощения.

Перед уходом на покой жуки запасаются жиром и гликогеном, расходуемым частично во время зимовки и тем больше, чем ниже температура. У 7-точечной коровки расход запасов гликогена на зиму составляет $1/5$ для ♂ и $1/3$ для ♀ (144). Во время покоя водный баланс и иодное число видимо не изменяются. Самки летнего поколения, уходящие на зимовку, имеют недоразвитые половые органы, хотя они часто спариваются еще осенью /Лусис, Савойская, Hodek /. Оогенез начинается лишь весной после вылета из спячки и при обязательном питании живой животной пищей. Однако в Азербайджане осенью найдены самки 7-точечной коровки со зрелыми яйцами. По-видимому, здесь опять-таки сказывается популяционный полиморфизм. У ♂ сперматогенез не заторможен во время зимовки и может быть активирован искусственным прекращением стадии покоя путем повышения температуры.

Причины диапаузы и миграций коровок получили разные объяснения, но сейчас экспериментально доказано ведущее влияние фотопериодизма, а также, хотя и меньшее, пищи, температуры и света.

У многих видов коровок известны миграции, иногда на значительные расстояния, с образованием скоплений для зимовки или эстивации, которые могут достигать громадных размеров. Эти скопления издавна изучались (16, 48, 138, 221). В США описаны скопления до 40 миллионов особей, которыми иногда питаются медведи. Но большинство скоплений насчитывают несколько десятков, сотен или тысяч особей, обычно они состоят из одного вида, реже 2 или 3 и даже 6, но и тогда подавляющее большинство особей принадлежит лишь к одному виду. В скоплениях жуки плотно прижаты друг к другу, прячут голову под телом соседей; установлено, что здесь температура на несколько градусов выше, чем в окружающей среде.

Скопления известны далеко не у всех коровок; они отмечены для нескольких видов из рода *Epilachna* (*E. dregei* Muls. из Африки и др.), у большинства видов рода *Coccinella* и ряда других *Coccinellini*, в том числе из родов *Hippodamia*,

Adonia, Anisosticta, Tythaspis, Halyzia,
 у Brumus octosignatus Gebl.
 все эти виды питаются тлями), а также у Platynaspis lute-
 orubra Goeze, Novius cruentatus Muls. Chiloco-
 rus nigripes F., питающихся кокцидами. Скопления неизвестны у
 Hyperaspini, Scymnini, большинства Chilocorini.
 у 22-точечной коровки отмечены небольшие скопления в Казахстане,
 но не в Европе. Как правило, скопления обычны у видов, питающихся
 мигрирующими тлями, их нет у видов, питающихся за счет немигриру-
 ющих тлей или некоторых кокцид, т. е. у тех, пища которых обеспече-
 на с ранней весны.

Различают гипсотактические и климатологические скопления. Первые образуются на вершинах гор, обычно под камнями и в трещинах скал, часто выбираются кучи камней на самой высшей точке горы. В Гималаях скопления 7-точечной коровки обнаружены до высоты 4500 м над ур.м., в Закавказье, Средней Азии и на Алтае они достигают 3000 м. Однако скопления могут образоваться и много ниже и необязательно на вершинах, но всегда выбираются сухие, хорошо продуваемые места, прогреваемые солнцем. Такие места служат обычно много лет подряд, причем допускают, что трупы коровок привлекают живых на следующий год. Это предположение, высказанное уже в 1912 г. Кернесом^x, не подтвердилось экспериментально^{xx}. Однако оно нашло широкое признание (84, 138), причем отмечено, что трупы жуков, погибших от грибка *Tarichium* (из-за чрезмерной влажности ста-ции), не только не привлекают, но отпугивают жуков. В Средней Азии В.В. Яхонтовым были созданы искусственные гнездования для *Hippodamia undecimnotata* Schn., которые состояли из куч камней и гофрированной бумаги, а также для 8-точечного брумуса — из хорошо продуваемых деревянных ящиков. В обоих случаях подсыпали трупы соответствующих видов.

Климатологическими называют скопления, образующиеся в лесах, в убежищах, часто вокруг старых деревьев, под их корой, в щелях, дуплах, в кустах, подстилке и т. д., иногда при этом выбираются специально стаии с повышенной влажностью.

Обнаружены различия в расположении мальпигиевых сосудов у видов, образующих гипсотактические скопления, с одной стороны, и у тех, которым свойственны климатологические, с другой; эти различия приписывают особенностям водного баланса этих видов, так как скопления во влажных стаиях позволяют насекомым поглощать влажность непосредственно из среды, однако многие виды образуют скопления обоих типов или не образуют их вовсе, наконец, многие скопления промежуточного типа. Скопления могут быть связаны с перелетами или образоваться на месте развития жуков (например у *Tythaspis sedecimpunctata* L. /или на межах вокруг полей.

^x E.K.Carnes, 1912. Calif. State comm. Northly monthly Bull., I : 177-188.

^{xx} M.S.Beaser, 1913. The relation of the sensory reactions to the assembling habits of *Hippodamia convergens*. Master's thesis Univ. Calif.

Летние скопления такого же типа, как зимние, но заметно меньшего объема. Эстивация обычно кончается разлетом жуков, но иногда продолжается до зимовки. Слеты всегда дружные, хотя и охватывают лишь часть популяций, обычно протекают за 2-3 дня, разлет растянутый. Слет всегда направлен, иногда даже против слабого ветра. Разлет происходит обычно по всем направлениям, однако в США для *Agropyrodamia convergens* Guer. установлены периодические миграции с гор в долину и обратно (цикл 2-го типа).

Спаривание перед разлетом жуков можно рассматривать как способ защиты от опасностей близкородственного скрещивания, которое часто приводит к снижению выживаемости и плодовитости, что установлено многими опытами. Однако самцы спариваются многократно и после разлета.

Образование скоплений позволяет коровкам: 1) улучшить условия зимовки, в частности в горах снежный покров особенно постоянный и в высоких точках, благодаря чему избегаются опасные последствия случайных зимних оттепелей и эпизоотий от грибка *Tarichium*; возможно, что выбор очень влажных стадий как раз преследует ту же цель, так как и здесь колебания влажности невелики; 2) провести в предстоящей стадии период скудности пищи и задержать весенний вылет жуков до момента, когда пища обильная, что особенно полезно для пилильщиков. Вообще все коровки активны при сравнительно высоких температурах, хотя порог активности различен, но ниже 10° все виды, по-видимому, без исключения, цепенеют. Поэтому их можно длительное время хранить в холодильниках живыми, с тем, чтобы использовать в нужный момент. Лучший процент выживаемости при температуре от 3° до 7° , но пробуждение от диапаузы можно задержать даже до 13° . Особей, собранных зимой, можно хранить до августа, затем смертность быстро повышается. Допускают, что пробуждение коровок с диапаузы влечет активацию гонотрофического цикла, который регулируется температурой, влажностью и пищей (84).

Образование скоплений в трибе *Coccinellini* можно приписать историческому фактору, так как современный голарктический элемент этой трибы типично ангарского происхождения, поэтому можно допустить, что этот элемент приобрел нужную холодоустойчивость в связи с похолоданием климата в Сибири, а затем расселился на запад, следуя горным цепям. Соответственно, зимовка в горах соответствует исходным условиям существования популяций, а их разлет в низине — вторичное явление. Однако эти же виды часто умели снова приспособиться к условиям существования всецело внизу из-за их большой экологической пластичности. Согласно этой трактовке гregarный инстинкт возник как защитное приспособление против зимних холодов, но в дальнейшем претерпел дополнительную эволюцию. Что касается тропических *Epilachnini*, то здесь тот же инстинкт должен был возникнуть совсем иным путем, но имеющиеся данные слишком скудны, чтобы можно было сейчас решить этот вопрос. Однако уже ничтожное количество известных случаев свидетельствует о второстепенном значении для этих видов данных скоплений (возможно и случайных).

Весной, после вылета, самки приступают к спариванию и яйцекладке, которая может растянуться до 2 месяцев и более (в пределе до 4). Спаривание начинается обычно через день или два после прекращения зимовки, одного спаривания хватает на несколько недель яйцекладки. Обычно яйца откладываются на листья, часто пачками по несколько (3-65) штук, у *Coccinellini* стоймя, обычно прижатых друг к другу, реже *Synonycha grandis* Thnbg из тропической Азии) отстоя друг от друга на несколько миллиметров; *Anisolemnia dilatata* F. располагает свои яйца в 2 ряда, приблизительно 14 яиц в каждом. У *Coccinellini* яйца откладываются независимо от наличия поблизости пищи, но яйцекладка тем интенсивнее, чем больше пищи, и происходит там, где питается самка. У *Chilocorini*, *Hyperaspini*, *Scymnini*, *Noviini* яйца обычно откладываются поодиночке, у пустынных видов нередко в пазухи листьев для их защиты от высыхания. У кокцидофагов яйца обычно откладываются у щитка самки кокциды или под ним, часто прямо в овисаки. Для этой цели используется яйцеклад. Виды, питающиеся червецами, обычно откладывают яйца между взрослыми самками, часто на спину их щитка, но также и в овисаки. Виды, питающиеся алейродидами, яйца откладывают обычно поодиночке или парами в пустые куколочные колыбельки этих равнокрылых, покинутых взрослыми.

Количество яиц, откладываемых одной самкой, изменчиво и много больше, когда яйца откладываются пачками. Наибольшая плодовитость установлена для 7-точечной коровки (в Средней Азии до 1953 яиц) и для *Hippodamia convergens* Guer. (в США до 1550 яиц), но у крупных тропических видов она, вероятно, еще выше. Однако для большинства видов средняя плодовитость порядка нескольких десятков яиц. За день редко откладывается более нескольких десятков яиц.

Выйдя из яйца, молодая личинка сначала съедает свою яичную скорлупу. Если яйца отложены пачками, личинки питаются и яйцами, очень редко также только что вылупившимися личинками. 1-й день жизни и питания тщательно изучен для 7-, 2- и 14-точечной коровок (93), а также для 10-точечной (120).

У 7-точечной коровки личинка поедает в среднем 13,2% стерильных яиц и 9,5% здоровых, всего 22,7%. У 2-точечной, соответственно - 4,8, 12,4, итого 17,2%. У 14-точечной - 5,3 и 5,6 итого 10,9%. 10-точечная коровка поедает 18,3% отложенных яиц и ничтожное количество молодых личинок. Таким образом, при яйцекладке пачками самка обеспечивает кормом молодую личинку, расходуя для этого 10-20% отложенных яиц.

Личиночных стадий почти всегда нормально 4, причем личинки фитофагов на последней стадии почти не питаются. Однако у *Callicaria superba* Muls. отмечено 5 линков, а у *Hyperaspis lateralis* Muls. в осеннем поколении - 3. У 11-точечной коровки в Англии отмечено 4 стадии, а в Египте - 3.

Личинки 1-го возраста обычно малоподвижны. Более крупные личинки проворны, но отходят недалеко от места своего вылупления, на отдаление не переносятся, ни активно, ни пассивно. Перед окукливанием личинка охотно прикрепляется концом брюшка к субстрату, с помощью

особого секрета. Окукление обычно на листьях или стволе, часто на ветвях. У родов *Chilocorus* и *Cryptognatha* личинки перед окуклением скопляются на ветках или стволах, к которым прикрепляются куколки. У *Cryptolaemus montrouzieri* окукление в подстилке, скоплениями.

У *Coccinellini* экзувий личинки обычно сбрасывается, от чего остается лишь колечко у вершины брюшка; у *Scymnini*, *Notostictini* и некоторых других экзувий личинки остается на теле куколки, но разрывается на спине по оси тела.

Длительность стадий развития изменчива. Она сильно зависит от температуры, влажности, количества и качества пищи. Так, при прочих равных условиях, развитие *Coccinula quatuordecimpunctata* L. протекает на 1/5 быстрее при питании на тле *Toxoptera graminum* Rond., чем на *Aphis fabae* Scop., причем темпы питания в первом случае много интенсивнее, чем во втором. В среднем, при температуре, близкой к оптимальной, длительность стадии яйца порядка 5-10 дней, у личинки - 10-40 дней, у куколки - 5-10 дней. Наиболее короткий цикл развития от яйцекладки до появления имаго, равный 12 дням, известен у 14-точечной коровки. Обычно требуется около месяца. Отродившаяся самка нуждается в дополнительном питании за счет живой пищи, на это чаще всего уходит 1-2 недели, при недостаточном питании или низкой температуре - и много больше. В среднем весь цикл развития при оптимальных условиях требует 1-2 месяца. Но эти сроки следует удлинить еще на 1-2 недели, если считать концом цикла тот момент, когда самка отложила уже половину своих яиц.

Обычно весь цикл развития протекает на растениях. Имаго часто совершает перелеты не только на зимовку или эстивацию, но и в поисках за пищей, у многих видов известно сезонное предпочтение к определенным растениям в связи с их заселением другими насекомыми. Так, в Средней Азии осенью многие коровки слетаются на хлопковые поля, в Сибири летом они скопляются на зарослях крапивы, на Украине, в июле, они привлекаются злаковыми полями, а в Японии - рисовыми, где истребляют пядениц. Весной многие виды предпочитают сады и т. д. Но кокцидофаги ведут гораздо более оседлый образ жизни.

Виды могут питаться круглые сутки, но почти всегда гораздо более активны днем, что в первую очередь связано с температурой. Нижний порог активности всегда выше 10° , но часто - 15° и 20° даже в умеренной зоне. Высший порог редко превышает 30° , поэтому в странах с континентальным климатом время, пригодное для цикла развития, может быть весьма коротким.

Г. Динамика популяций

Учитывая большую пользу, приносимую коровками человеку, давно уже стараются установить причины колебания численности их популяций. Коровки образовались, по-видимому, в условиях субтропического климата в лесах и сохранили в целом свои исходные требования к

влажным и теплым стаиям, что не мешало некоторым видам проникнуть за полярный круг, а другим — в пустыни или высокогорье. Однако растительные формы характерны для теплых стран и лишь несколько видов свойственно умеренному поясу. У хищников диапазон приспособляемости оказался гораздо шире, даже в пределах одного и того же вида, что позволило многим видам заселить громадные пространства, например, почти всю Голарктику. Тем не менее, основные моменты, определяющие динамику популяций у большинства видов, по-видимому, довольно сходны и сводятся, в умеренных странах, к условиям зимовки, обилию пищи и к способностям приспособляться к колебаниям температуры и влажности среды. Наконец, в некоторых случаях известное значение приобретает биотический фактор.

Зимовка всегда приводит к резкому сокращению популяций, но особенно опасна при аномально суровых зимах. Вообще зимостойкость коровок невелика. У почковидного хилокоруса, зимующего в подстилке, летально переохлаждение ниже -10° , хотя этот вид распространен до тайги. Высокая смертность отмечена при температурах от -5° до -10° и зимой колеблется от 15 до 40% (43), у *Harmonia axyridis* Pallas за зиму гибнет около 16,5% жуков; они способны пе-

реносить кратковременное охлаждение до -30° при котором 50% особей гибнет за 2 часа; в январе, при -25° , за 96 часов гибнет около 60%, за 48 часов — 35%, при -20° за 96 часов — 44%, за 48 часов — 28%, при -10° за 2 месяца гибели не наблюдалось. В октябре холодоустойчивость много ниже (12). Однако в природе в пределах ареала данного вида зимние минимумы часто много ниже указанных цифр.

У двухточечной коровки исследованиями Н. В. Тимофеева-Рессовского (216) установлена разная зимостойкость у разных форм, процент смертности у темноокрашенных особей больше, чем у светлоокрашенных. Однако обе формы сохраняются в одной и той же популяции потому, что за лето численность темных особей возрастает быстрее, чем светлых. Я. Я. Лусис (29) нашел сходную плодовитость у обеих этих форм, но считает, что темные особи активнее светлых, что приводит к их более быстрому размножению, так как темные покровы поглощают солнечную радиацию быстрее светлых, а это приводит к повышению активности темных форм. Однако это объяснение плохо вяжется с колебанием соотношений обоих элементов в разных изученных популяциях, с тем фактом, что в холодных странах отнюдь не наблюдается доминирование меланических форм, которые, наоборот, обычны в пустынях; оно также не соответствует общей направленности изменения окраски у коровок, установленной для многих видов, наконец, и сами данные Тимофеева-Рессовского оспариваются (113).

Наряду с зимней смертностью большое значение имеют и весенние заморозки, и потому, что особи, ослабленные после зимовки, плохо переносят холод, и потому, что заморозки могут их лишить необходимой пищи, что особенно чувствительно для афидофагов.

Пищевой субстрат хищных коровок определяется в большинстве случаев не спецификой пищи, а условиями ее добывания. Этими требованиями резко ограничен выбор жертв. При этом особенно важно суметь приспособиться к циклу жертвы так, чтобы добиться бесперебойного

питания за весь цикл развития хищника и, в особенности, для взрослых личинок, отличающихся повышенной прожорливостью. В этом отношении лучшим пищевым субстратом оказались кокциды: 1) из-за их прикрепленного образа жизни, 2) из-за их тенденции образовывать крупные скопления, 3) из-за их наличия на протяжении всего вегетационного сезона, 4) из-за малой подвижности их популяций, 5) из-за отсутствия у большинства кокцид защитных приспособлений против коровок, 6) из-за специфики яйцекладки кокцид большими скоплениями в овисаки. В результате этих причин ряду видов коровок удалось настолько хорошо приспособиться к циклу развития кокцид, что они стали основными регуляторами их численности и широко используются человеком против них. Очень ценным оказалось умение коровок уничтожать кокцид почти полностью, сохраняя при этом незначительный процент их популяций, не имеющий хозяйственного значения, но обеспечивающий выживание небольшого запаса хищника, всегда способного размножиться, если, по каким-либо причинам, начнется вспышка вредителя. В большинстве случаев необходимость синхронизации циклов развития хищника и жертвы привела к образованию олигофагов, а иногда и монофагов. Однако такая специализация хищника неизбежно ограничивает его возможности. Так, например, в окр. Сочи (6,7) сильно вредит продолговатая подушечница, которая, однако, сама сильно страдает от гипераспа, моновольтинного вида, прекрасно синхронизировавшего свой цикл развития с циклом жертвы. Но там же имеются и другие виды коровок — *Exochomus quadripustulatus* L., *E. nigromaculatus* Goeze, *Chilocorus renipustulatus* Sc., которые также охотно питаются подушечницей, но неэффективны, так как поливольтинны и недостаточно обеспечены пищей для всего своего цикла. Этими причинами резко ограничивается возможность применения многих видов в биологическом методе борьбы. Тем не менее в ряде случаев удалось добиться блестящих результатов.

Питание тлями для коровок гораздо более сложно, чем кокцидами, как это явствует из данных, приведенных выше. В частности, у переполетных (голоциклических) тлей смена стадий и темпов размножения препятствует синхронизации их циклов развития с таковыми у коровок, тем более что в обоих случаях эти циклы зависят от ряда факторов, действующих по-разному на каждый из них. Соответственно у коровок, питающихся тлями, в особенности голоциклическими, преобладает полифагия и способность временно заменять животную пищу растительной, которая в некоторых случаях становится основной. Эти же трофические затруднения вынуждают коровок прибегать к эстивации, так как летом тли становятся редкими, ранней зимовке и сокращению количества циклов развития. Однако все эти средства лишь местами достигают цели, хотя позволяют многим видам заселять громадные ареалы. Так, например, в окр. Парижа (106) 7-точечная коровка сильно страдает от весенней и раннеосенней нехватки пищи. Соответственно весной ее яйцекладка сильно растянута, а летом она впадает в эстивацию, которую не способна прервать осенью, несмотря на обилие тлей в это время года и благоприятные для коровки условия среды. В Индии этот вид (88) также мало эффективен потому, что там тли размножаются

зимой, при температуре, которая слишком низка для размножения коровок, и исчезают весной с повышением температуры до требуемого уровня. На Украине, наоборот, благодаря удовлетворительно-му сочетанию циклов развития, этот вид в массе уничтожает тлей на хлопковых полях, тогда как другие виды коровок здесь гораздо менее эффективны (11), но летние засухи в южной Украине часто приводят к массовой гибели коровок. В Средней Азии (84) коровкам также удается приспособить свой цикл развития к циклу тлей, но лишь до осени, когда коровки улетают на зимовку, что приводит к массовой вспышке тлей.

При питании анологическими тлями, в основном на деревьях, синхронизация циклов развития достигается легче, но далека от совершенства.

Температурные условия также ограничивают возможности размножения коровок; для большинства видов активное питание начинается при температуре $15-20^{\circ}$ и прекращается при $30-35^{\circ}$. Этот небольшой диапазон ограничивает периоды размножения коровок и позволяет многим видам тлей интенсивно размножаться, когда для коровок наступает "мертвый сезон". Влажность также вносит свои ограничения. Так, пространство в пустыне многих видов коровок в основном определяется этим фактором. Наконец, интенсивность плодовитости живородящих тлей настолько превышает таковую коровок, что эти последние, несмотря на свою прожорливость, обычно не способны подавить начавшуюся вспышку тлей. Наоборот, считается (188), что подавить вспышку тетранихидных клещей биологическим методом борьбы можно лишь с помощью стеторусов путем "метода наводнения".

Для 7-точечной коровки интересные данные получены в Чехословакии, в садках, установленных в полевых условиях. При высокой концентрации коровки полностью уничтожали тлей, но затем гибли от истощения. При низкой концентрации коровки отлично выживали и размножались, но не были способны регулировать численность тлей, которые размножались много быстрее коровок, так что их полезный эффект был незначительным, но резко повышался в некоторые годы, неблагоприятные для размножения тлей. Однако в природе большое значение имеют также перелеты коровок, которые в данном опыте были исключены.

Условия питания отражаются на численном соотношении полов (205). Обычно преобладают самки, но при голодовках процент самцов увеличивается. В нормальной популяции соотношение полов приближается к единице при слабом половом диморфизме и резко расходится при сильном. Так, процент самцов равен 25 у *Anatis mali*, 33,3 у двухточечной коровки, 27,7 у *Coccinella trifasciata* L., 47,6 у *Hippodamia tredecimpunctata* L., 62,5 у *H. convergens* Guer. (в Сев. Америке). Наряду с этим генетики установили и колебания в соотношении полов в одной и той же популяции.

У двухточечной коровки обнаружены различные соотношения полов (28). В Крыму, Закавказье, Средней Азии, в Монголии (морфа *fasciatoripunctata* / это соотношение близко к единице. Севернее — Ленинград, Москва, Киев, южный Казахстан, процент самцов колеблет-

от 27 до 41,85 и меняется из года в год. Уменьшение численности самцов вызвано наличием бессамцовых микропопуляций, в потомстве которых самцы гибнут, все или почти все, на стадии яйца. При скрещивании самок из этих микропопуляций с нормальными самцами почти всегда рождаются лишь самки, реже процент самцов более или менее снижен, а еще реже — нормальный. Единичные самцы, рождающиеся в бессамцовых популяциях, дают нормальное потомство. При искусственном скрещивании самок этих микропопуляций с нормальными самцами на протяжении 11 поколений процент выхода самцов остается постоянным. Предполагается, что в северных странах такие микропопуляции полезны потому, что 1) молодым личинкам обеспечивается готовый корм за счет невылупившихся яиц (можно также допустить, что в этих случаях процент нормальных яиц, съеденных личинками, резко снижен); 2) уменьшаются случаи инбридинга, поскольку самцам даются лучшие возможности скрещивания со многими самками, в особенности после зимовки, что особенно выгодно в небольших популяциях; 3) плодовитость популяции по отношению к поголовью повышается, что ценно при скудности пищевых запасов. Эти данные касаются лишь типичной формы двухточечной коровки, для ее других подвидов данных нет. Заметим, что приведенные преимущества нам кажутся реальными для северных стран, но вряд ли пригодны для Киевской области или южного Казахстана. Однако Савойская (48) отмечает, что в Семиречье в зимующих скоплениях двухточечной коровки и *Synharmonia conglobata* L. процент самок достигает 63–72, тогда как у семиточечной коровки он близок к 50.

Данные по колебаниям численности коровок в природе подтверждают экспериментальные. Так, в Англии (91) изучалось колебание численности 3 обычных видов 2-, 7- и 14-точечной коровок в определенных стациях; у всех этих видов имелось 2 генерации в год. Они питались в основном крапивной тлей — *Microlophium evanescens* Theobald на крапиве и виковой тлей *Aphis fabae* Scop. на вике. На крапиве тли появлялись ранней весной, размножались интенсивно и разлетались через 7–8 недель. На вике тли появлялись на 3 недели позднее и разлетались 8–9 недель спустя. В крапивных стациях цикл развития 7-точечной коровки длился 44 дня, у 2-точечной — 37 дней, а у 14-точечной — 27 дней (эти циклы подсчитаны от яйца до оформления имаго). Перезимовавшие взрослые коровки в основном концентрировались весной на крапиве, тут же откладывали яйца. Личинки первых кладок развивались нормально, а молодые имаго разлетались. Личинки более поздних кладок гибли из-за недостатка корма. Весной яйца откладывались и на вике, но из-за скудности тлей молодые личинки питались себе подобными, что резко снижало их численность. Ни в одном случае полноценного развития не получалось, тем более, что коровки покидали крапиву не к началу размножения виковой тли, а много позднее, когда тли исчезали на крапиве. Лишь тогда они перелетали на вике (если последняя имелась поблизости) и откладывали на ней яйца, но новое поколение развиваться не успевало, так как взрослым личинкам уже не хватало пищи. Летнее поколение коровок разлеталось и давало лишь скудное потомство.

Этот пример хорошо иллюстрирует низкую эффективность хищника, питающегося 2 видами жертвы, если каждая из них лишь частично удовлетворяет его потребностям.

Д. Паразиты и хищники

Обычно для коровок значение хищников и паразитов невелико, но из этого правила есть исключения.

Кровь коровок на всех стадиях их развития ядовита для многих животных, в том числе и для позвоночных, однако ими иногда питаются птицы из рода *Certhia*, но единично, даже при обилии коровок. Яркую окраску многих коровок обычно рассматривают как предупреждающую именно из-за их ядовитости. В случае опасности имаго выделяют из сочленения ног капли оранжевой крови и часто притворяются мертвыми, у личинок кровь выделяется при ранениях, а также из сколий. На муравьев запах этой крови действует отпугивающе.

Среди врагов, кроме муравьев, отмечены жуки пестряки из рода *Trichodes* (45,47) и мягкотелки из рода *Cantharis* (уничтожают до 10% яйцекладок коровок), а также некоторые коровки, поедающие своих более мелких сородичей (например *Aphidecta oblitterata* L. поедает скимнов); коровками питаются также богомолы, кузнечики, хризопы (яйцами, личинками), журчалки, двукрылые из рода *Cnemodon*, осы, трипсы, пауки, хищные клопы; стеаторусы страдают от клещей *Typhlodromus fallacis* Garman, поедающих их яйца и куколки, другие коровки — от *Podalipus* sp. (148).

В желудочном тракте коровок найдены нематоды из семейства *Mermittidae*, в том числе *Mermis coccinellae* Dies., *nigrescens* Duj., *Parasitylenchus coccinellae* Ipert et Waer., *Parasityleuchoides* sp., *Aphelenchinae*. В Туве (72) 18,7% кокцинелл (двухточечная и великолепная коровки *Aphidecta oblitterata* L.) были заражены нематодой *Hexamerius* sp.

У коровок найдены также гregarины *Gregarina coccinellae* Lipa и sp./.

Зимой, при аномально повышенной влажности, коровки гибнут от грибков, в особенности из рода *Tarichium*, способных уничтожить до 95% популяции, в меньшей мере также от *Fusarium* (Яхонтов), *Beauveria bassiana* Vuilmann, *B. tenella* (Del.) Siemasko, *Laboulbenia*, *Metarrhizium anisopliae* (Metchnikoff), в Казахстане сильно страдают от *Cephalosporium* (Савойская) в Израиле — от *Hesperomyces virescens* Thaxton (181).

Коровки поражаются микроспоридиями — *Nosema coccinellae* Lipa, *N. hippodamiae* Lipa, *N. trachelophila* Cole & Briggs и риккетсиями (*Rickettsia stethorum* Hall и неопределенные виды).

По паразитам коровок имеется много работ и одна сводка (181), из которых мы заимствуем список палеарктических паразитов (в скоб-

ких приведены ссылки на статьи, не отмеченные в обзоре; те, которые
ен нем указаны, в нашей библиографии не отмечены).

Двукрылые:

а/ Phoridae

Phalacrotophora berolinensis Schmitz, Ph. fasciata
из Приобья (72), Ph. netae Schmitz и неопр.

б/ Tachinidae

Clistomorpha triangulifera (Loew), Dageeria collaris
Is'all, D. luctuosa Meigen, Exoristoides slossonae Coq.,
Doryphorophaga doryphorae Ril., Lydinelydella brucki
Filanch., L. metallica Townsend, Nemorilla maculosa
Meigen, Stomatomyia edwardsi Will. et sp.

в/ Sarcophagidae

Sarcophaga latisternum Park., S. rapax Walk., S. rein-
wardi Hal.

Перепончатокрылые:

а/ Braconidae

Centistes scymni Ferriere (обнаружен в евр. части СССР),
Trilobus coecinelae (Schrank) (Филатовой (72) отме-
нен из Приобья, Устьян (70) из Армении), Eucoristes sp. (55),
Euthus sp. (55).

б/ Ceraphronidae

Aphanognus sp.

в/ Chalcididae

Trachymeria sp. и неопр.

г/ Encyrtidae

Achrysorophagus aegypticus Merat, Anisotylus albifrons
shii, Homalotyloidea laticarpus Mali, H. dahlbomii
Westw.) в Англии (Тряпицын, 1971^х), Homalotylus flamin-
ius Dalman, H. oculatus Girault, H. terminalis (Say)
Eutelys scymnae Shimer, H. nigricornis Merc (в Арме-
нии), H. eutelweinii (Ratzb.) в Ленинградской области, H. ер-
hippium Rusch., H. hispanicus Merc., H. quaylei Tim-
merlake - Средиземноморье, Кавказ, Средняя Азия, на Scymnus
Никольская^{хх}), Mestocharis lividus Girault, Stomatoceras
Molliscutellum Girault, Aminellus niger Masi (в Абха-
нии, Тряпицын), Zeteticontus sp.

д/ Eulophidae

Pediolobius epilachnae Rohwer (=Pleurotropis epilach-
nae), P. mediopunctata Wtstn., Syntomosphyrum taprobanes
Wtstn., Tetrastichus coecinelae Kurdjumov (указан
в Армении), T. epilachnae Giard (=Lygellus epilachnae),
T. melanis Burks, T. minutus (Howard) (=Eromphaloides mi-
nutus), T. neglectus Domenichini, T. sempronius Erdoes,

^х В. А. Тряпицын, 1971. Обзор родов палеарктических энциртид,
Зр. Вс. энт. об-ва, 54:68-155, 122 рис.

^{хх} М. Н. Никольская, 1952. Хальциды фауны СССР. Изд. АН
СССР, 575 стр., 582 рис.

T. ovulorum Haboulbene.

e/ Eupelmidae

Anastatus disparis Rushka, Eupelmus sp.

ж/ Ichneumonidae

неопр.

з/ Proctotrupidae

Lygocerus sp.

и/ Pteromalidae

Pachyneuron chilocori Domenichini, P. siphonophorae Ashmed (aphidiorum), P. syrphi Ashmead, P. siculum Delucchi, P. solitarius (Hrbst) (в Приобье) (72), Habrocytus sp. (23), Pseudocatalaccus sp., Scymnophagus (=Metasternus) mesnili Ferrière.

На Украине (23) Tetrastichus coccinellae поражает до 11,5% особей Scymnus villosus Goeze, а Dinocampus coccinellae — до 10% семиточечной коровки, яйца откладываются прямо на тело жука (42). В южной Франции (148) поражается до 72% личинок семиточечной коровки, в меньшей мере ее куколки и имаго, затем имаго и личинка четырнадцатиточечной и куколка двухточечной. Восьмиточечный брумус в Средней Азии паразитов не имеет (Яхонтов). В Швейцарии (117) Scymnophagus mesnili поражает до 12% личинок и куколок Scymnus impexus Muls.

Значение биотического фактора в регуляции численности коровок различно. Для восьмиточечного брумуса значение имеют лишь муравьи (82), тогда как у хилокорусов от него может погибнуть до 80% особей (65). Семиточечная коровка страдает от муравьев, кузнечиков, богомолов, пауков. Однако в целом роль этого фактора второстепенная.

5. Изменчивость и генетика

Удивительно изменчивая окраска многих коровок издавна привлекала внимание энтомологов. Первые попытки объяснения этой изменчивости строились на изучении коллекционного материала, но скоро были заменены генетическими методами, гораздо более эффективными в данном случае. Однако и сейчас иногда продолжают следовать исходному направлению (73): Тщательные исследования по региональной изменчивости рисунка у коровок обобщены в сводке (123), установившей, в частности, что развитие черного рисунка на надкрыльях обычно коррелирует с влажностью среды; центрами светлых форм Добржанский считает наиболее засушливые станции в Средней Азии и Иране (а также, по-видимому, в Афганистане) в Старом свете и в Калифорнии, Аризоне и в Мексике в Новом; центрами темных форм — влажные станции восточной Сибири, Камчатки и Японии; другой центр темных форм имеется в северной Африке, в частности, в Эфиопии. Однако изменение рисунка подчиняется и другим влияниям. Давно уже было установлено, что искусственное изменение температуры в лаборатории не отражается на рисунке многих коровок, но в дальнейшем такие изменения обнаружены у эпиплахний (68) и Harmonia axyridis

Ball. В большинстве случаев изменчивость рисунка клинального типа. Наконец цвет светлого фона покровов зависит от питания и становится светлее при отсутствии животной пищи (Савойская), что связано, по-видимому, с дефицитом красного пигмента. У коровок^x он состоит из каротиноида ликопена с α - или β -каротеном и является ценным запасом пищевых веществ, тогда как черный пигмент — меланин, лишен питательной ценности. Колебания черной окраски (от черной до бурой) зависят от концентрации черного пигмента и обусловлены генетически (26). Согласно уже старым данным, образование черной окраски связано с окислением хромогена — исходного субстрата меланина, образующегося из тирозина, под действием оксидазы крови в присутствии кислорода (215).

По кариологии коровок имеется ряд работ (162, 107, 206, 211), из которых наиболее интересны работы по *Chilocorus stigma* Say. У ♂ этого вида 19–25 хромосом, у ♀ 16–20; половые хромосомы соответствуют формулам $X_1X_1X_2X_2/Q/$ и $X_1X_2Y(Q)$, что побуждает считать этот вид тетраплоидом. Разницы в количестве хромосом вызваны слиянием их в более крупные элементы. Частота этих слияний различна в разных популяциях и изменяется клинально.

Коровки являются первым объектом среди жесткокрылых, на котором установлено явление гетерозиса; первые данные были получены Р.Я. Я. Лусисом (28), а затем В. В. Яхонтовым (83). Во всех случаях выявлен гетерозис с повышением плодовитости и прожорливости у метисов, полученных от разных популяций. Это повышение затухает с 3-го поколения, но еще сказывается на 4-м. Между повышением плодовитости и прожорливости у 7-точечной коровки установлена известная корреляция, которой нет у стеторуса. В обоих случаях сохранился исходный цикл развития. При близкородственном скрещивании плодовитость резко снижается уже во 2-м поколении, но снова повышается при скрещивании этих особей с жуками, взятыми в природе. В популяциях из стадий с более жарким климатом температурный преферендум выше, чем у популяций из более холодных стран, у метисов от этих популяций по этому признаку наблюдается патроклинность. Если плодовитость скрещиваемых популяций разная, то большая плодовитость получается, если из популяции с повышенной плодовитостью взяты самцы. То же наблюдается по отношению к повышению прожорливости.

Следует, однако, отметить, что, согласно данным этих же работ, у 7-точечной коровки наибольшая плодовитость была установлена не у метисов, а у родителей. Так, в естественной Ташкентской популяции в 1955 г. в среднем одной самкой было отложено 1953 яйца (прожорливость установить не удалось), у метисов плодовитость была ниже. Следует также учитывать невозможность установить прожорливость с достаточной точностью.

В опытах Лусиса при скрещивании отдаленных популяций 2-точечной коровки одинаковой окраски плодовитость метисов не отличалась

^x М. Е. Lederer, 1939, Bull. Soc. Chimie, 20:567–610.

от таковой родителей.

Шуль (191-197) скрещивал 2 близких вида из рода *Hippodamia* и получил плодовитое потомство в любых комбинациях, но эта плодовитость была сильно заниженной. В природе наблюдались скрещивания между этими видами, но гибридов не обнаружено. У лабораторных гибридов строение пениса промежуточного типа, по сравнению с таковым у родителей, с различными отклонениями.

Первые генетические исследования по изменчивости рисунка у коровок были начаты в начале века (149). Биометрические обработки изменчивости впервые были проведены С. Р. Царапкиным (74, 224-226). Они убедительно показали зависимость изменчивости рисунка не от случайности, но по принципу биномиальной экспансии, хотя полученная им кривая слегка выше теоретической. Его заключения подтвердились в дальнейшем по многим другим данным. В рисунке имеются более постоянные и более лабильные элементы, причем наиболее постоянны те, которые появляются первыми при окрашивании жука (78 и многие другие). Изменчивость рисунка определяется наследственностью. Специфика каждого рисунка связана с существованием ряда аллеломорфов, отличающихся не только по окраске, но также по экологии и физиологии. Этот аллеломорфизм проявляется в полиморфизме популяций. Но он необязательно связан с морфологией и известен также у популяций, особи которых друг от друга морфологически не отличимы. Так, у среднеевропейских популяций 7-точечной коровки обнаружены два элемента, один из них, сильно преобладающий, моновольтинный, а 2-поливольтинный (106, 142). Этот последний удалось отобрать и размножить в лаборатории круглый год. Аналогичная структура популяций существует, вероятно, также у многих других видов коровок, проявляющих высокую экологическую пластичность.

Для установления таксономического ранга близких форм сейчас охотно прибегают к биометрическому анализу изменчивости в форме тела и рисунка (88, 129), что позволяет различать эти формы даже по изменчивым признакам. Но пригодность этого метода сильно усложняется наличием модификаций, вызванных условиями существования, а также клинальной изменчивости, для выяснения которой необходимо наличие богатого материала из всего видового ареала. Наконец, в любой популяции могут попадаться особи, резко отличающиеся от прочих, из-за гомозиготности ряда рецессивных мутаций; поэтому применение биометрического метода требует большой осторожности.

В целом у коровок подвидовая изменчивость невелика, даже у видов, заселяющих громадный ареал. Многие из описанных подвидов сомнительны, так как сильно подвержены клинальной изменчивости; для коровок также характерна скудность викариантов и обилие форм, которые хотя и имеют определенный ареал, меньший, чем видовой, но часто встречаются совместно с типичной формой. Тем не менее мы некоторые из этих форм вынуждены обозначать как подвиды, за отсутствием более подходящего термина.

Генетиками изменчивость рисунка наиболее тщательно изучена для 2-видов - двухточечной коровки и *Harmonia axyridis* Pall. Хорошие данные имеются также для *Epilachna elaterii* Rossi

и некоторых американских видов из рода *Hippodamia* (работы американских авторов).

Установлено (156), что основной тип рисунка контролируется главными генами типа псевдоаллельных или полуаллельных, состоящих из близко сцепленных аллелей, дающих моногибридное расщепление, чем определяется мозаичное доминирование признаков у гетерозиготов. Например, у *Harmonia axyridis* наличие такого доминирования приводит к сохранению светлыми у гетерозиготов лишь тех частей покровов, которые были таковыми у обоих родителей. Однако известны примеры у коровок, когда черный цвет не доминирует над светлым, а наоборот. Наряду с главными генами изменчивость рисунка контролируется также полигенами, но лишь для вторичных деталей, как размер пятен и их количество.

6. Значение в сельском хозяйстве

Значение кокциnellид в сельском хозяйстве СССР часто очень велико, но различно. Здесь мы ограничимся перечислением наиболее важных видов и родов. Небольшая часть видов — фитофаги, большинство из них вредно. Подавляющее большинство видов — хищники, все они в той или иной степени полезны. Их можно распределить с учетом их основной трофики, хотя многие виды многоядны и могут питаться различными членистоногими. Некоторые виды, при отсутствии животной пищи, становятся пыльцеедами и часто встречаются на цветущих растениях, в том числе и культурных, что побудило включать их в списки вредителей, но их вредоносность всегда незначительна, а полезный эффект большой.

Вредители :

Повреждают листву, активны с весны до осени, никогда не впадают в эстивацию.

1) Картофельная коровка — *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch.

В Приморском и Хабаровском краях серьезнейший вредитель картофеля. Против него применяются как химические, так и биологические методы борьбы.

2) Бахчевая коровка — *Epilachna elaterii* Rossi (=chryso-melina auct.)

В Средней Азии и Азербайджане серьезный вредитель дынь, а также арбузов, огурцов, тыквы, люффы, повреждает листья, цветы и плоды.

3) Люцерновая коровка — *Subcoccinella vigintiquatuor-punctata* L.

Распространен почти по всему Союзу, кроме севера и пустынь, вредит в основном в степной зоне люцерне, в меньшей мере другим бобовым, в том числе эспарцету, картофелю, свекле, баклажанам, репе и др.

4) Свекловичная коровка — *Bulaea lichatschovi* Humm.

Широко распространен по степям и пустыням, вредит маревым, в особенности сахарной свекле в сухих степях, наибольший вред причиняет в Казахстане.

Полезные хищники:

Акарофаги

Стеторус - *Stethorus punctillum* Weise

Распространен по всему Союзу, кроме севера, часто на плодовых. Очень активный истребитель тетранихидных клещей, а также трипсов и других мелких насекомых. В США разводится искусственно, как и другие виды этого рода, для борьбы с клещами методом наводнения.

Желтолобый стеторус - *Stethorus gilvifrons* Muls.

Распространен в Закавказье и Средней Азии. Экология не изучена, так как смешивался с предыдущим, но сходная, часто на плодовых.

Кокцидофаги

Род Хипераспис - *Hyperaspis* Chevr.

Активные хищники, преимущественно на травянистых растениях, но полевой хипераспис (*H. campestris* Hrbst) часто на деревьях; на Черноморском побережье Кавказа уничтожает продолговатую подушечницу на цитрусовых и на чае, применялся в биологической борьбе. В Средней Азии несколько видов уничтожают вредителей хлопка. В СССР известно 18 видов, в основном на юге Союза.

Род Хилокорус - *Chilocorus* Leach

Обычны на стволах деревьев, на которых истребляют - жук и личинка, разных кокцид. В СССР - 7 видов. Наиболее широко распространены и полезны двухточечный и почковидный хилокоры (*L. bipustulatus* L., *renipustulatus* Scrib), которые применялись в биологическом методе борьбы.

Род Экзохомус - *Exochomus* Redt.

Обычны на деревьях и кустарниках, реже на травянистых. В СССР 11 видов, наиболее полезны и широко распространены 4-точечный и чернокрапчатый экзохомы (*E. quadripustulatus* L., *nigromaculatus* Goeze)

Скимны - роды *Scymnus* Kug. и *Nephus* Muls.

Обычны на деревьях, кустарниках, травянистых растениях. Некоторые виды питаются кокцидами, часто олигофаги, другие - тлями или другими мелкими насекомыми и клещами, несколько видов связаны с хвойными. Хозяйственное значение изучено недостаточно, но местами значительное. Некоторые виды распространены узко. В СССР более 50 видов.

Афидофаги (и алейродидофаги)

Восьмиточечный брумус - *Brumus octosignatus* Gebler

Распространен на Кавказе, в Поволжье, Средней Азии и Сибири до Алтая и Тувы. Многоядный хищник. В Средней Азии использовался против вредителей хлопчатника путем наводнения.

В СССР известно еще 3 вида этого рода, практического значения не имеющих.

Род Гипподамия - *Hippodamia* Chevr.

В СССР 13 видов, из них хозяйственное значение имеет лишь изменчивая коровка - *H. variegata* Goeze и 11-крапчатая - *H. undecimnotata* Schneider. Первая распространена почти по всему Союзу, чаще на травянистых, но также в садах. Вторая использовалась в Средней Азии для борьбы против фитонмуса на люцерне

путем наводнения, многоядна.

Род Кокцинелла — *Coccinella* L.

Крупный род, насчитывающий в СССР 18 видов, в том числе несколько транспалеарктов, особенно обычны и полезны семиточечная коровка — *C. septempunctata* L., пятиточечная — *C. quinquepunctata* L. и одиннадцатиточечная — *C. undecimpunctata* L., уничтожающие тлей в садах, огородах и на полях, на деревьях, кустарниках и травянистых растениях.

Род Адалия — *Adalia* Muls.

Питаются в основном на деревьях, часто в садах. В СССР 3 вида, из них наиболее обычна и полезна двухточечная коровка — *A. bipunctata* L., распространенная почти по всему Союзу, десятиточечная — *C. decempunctata* L., встречающаяся лишь в европейской части СССР, в Средней Азии нередко четырехкрапчатая — *A. tetraspilota* Hope.

Род Гармония — *Harmonia* Muls.

В СССР 3 вида, из них коровка Палласа — *H. axyridis* Pallas — серьезный враг тлей, в особенности в садах и лесах, часто в массе на плодовых.

Род Сингармония — *Synharmonia* Ganglbauer

В СССР 6 видов, наиболее обычна и широко распространена выпуклая коровка — *S. conglobata* L., полезна в садах и на полях.

Род ПроPILEя — *Propylea* Muls.

В СССР 2 вида, в том числе обычная и широко распространенная четырнадцатиточечная коровка — *P. quatuordecimpunctata* L., полезная в садах, на полях и японская — *P. japonica* Thnbg., обычная в Приморье на полях.

Хотя кокцинеллиды афидофаги очень полезны, так как в массовом количестве уничтожают тлей, они до сих пор в биологическом методе борьбы применялись неохотно и малоперспективны (145).

Коровки очень чувствительны к многим ядохимикатам и часто больше, чем вредители, которыми питаются. Неопасны для них (15) бордоская жидкость, генит, глиодин, хлорофос (= дилокс), ИСО (известково-серный отвар), каптан, каменноугольные масла, неотрин, никотин-сульфат, сабадилла, тедион, фербам, хлорбензолат, ценеб, октаметил (= шрадан). Очень опасны ДДТ, диазинон, дилан, карбофос (= малатион), метоксифлор, ТЭПФ, тиофос (= паратион), севин, фосдрин, хлортион, ЭФН, этион, эндрин, линдан, алдрин, диелдрин, метилпаратион, мефинфос, зектран.

7. Биологический метод борьбы

Из всех жесткокрылых коровки оказались тем семейством, использование которого дало уже сейчас наиболее крупные и ценные результаты. В истории биологического метода борьбы они сыграли большую роль. Уже в самом начале прошлого столетия (в 1815 г.) установили их полезную деятельность и рекомендовали крестьянам (в Англии) собирать их и продавать хмелеводам. Первая попытка акклиматизации

полезных коровок состоялась в 1874 г., когда из Англии в Новую Зеландию была завезена 11-точечная коровка, но безуспешно. В 1888 г. в Калифорнию для борьбы с желобчатым червецом — *Icerya purchasi* Mask., из Австралии была завезена родолия (*Rodolia cardinalis* Muls.). Успех был ошеломляющим. В дальнейшем этот же вид был завезен во многие другие страны, в том числе в СССР (1931) и почти всюду принес громадную пользу. С успехом были использованы и многие другие виды, в основном против тлей, кокцид, алейродид и клещей, а также против разных жесткокрылых (листоедов, долгоносиков) и чешуекрылых. Этому вопросу посвящена тщательная сводка В. В. Яхонтова (84).

Борьба с помощью коровок проводилась в 4 направлениях, а именно:

- 1) путем интродукции и выпуска в природу полезных видов;
- 2) путем массового размножения местных и завезенных видов в лаборатории, с последующим и своевременным выпуском в природу (метод наводнения);
- 3) путем массового сбора зимующих жуков и их своевременного выпуска в природу;

4) путем повышения жизнеспособности и плодовитости коровок, разные популяции которых скрещивали в лаборатории для этой цели.

Наибольшие успехи получены путем интродукции. Из этих видов в СССР используются или рекомендуются к использованию следующие:

1) Родолия / *Rodolia cardinalis* Muls. / против желобчатого червца, был завезен на Черноморское побережье Кавказа в 1931 г., результаты очень хорошие. Этот вид олигофаг, питается в основном разными видами из рода *Icerya*, а также другими червцами из подсемейства *Monophlebinae*, он менее холодоустойчив, чем его жертвы, поэтому, вне субтропической зоны, его следует размножать в лабораториях. Он легко вымирает при аномально холодных зимах и очень чувствителен к ядохимикатам (экология: 104:488–507).

2) *Rodolia limbata* Motsch., в СССР распространена в Приморье, рекомендована против *Drosicha corpulenta* Kuw.

3) *Rhizobius ventralis* Er. — рекомендован для борьбы с *Saissetia oleae* Bern., на Черноморском побережье Кавказа для культуры маслины.

4) *Lindorus lophantae* Blaisd., завезен в 1948 г. на Черноморское побережье Кавказа для борьбы против *Diaspidinae* на тунге, плодовых и т. д., там он прижился, но, по-видимому, не очень эффективен.

5) *Chilocorus rubidus* Hope, в СССР распространен на Дальнем Востоке, рекомендован для борьбы против *Diaspidiotus perniciosus* (Comst.) на Кавказе, Украине и в Молдавии, но пищевой режим недостаточно изучен; по одним данным, он питается *Lecaninae*, по другим — *Eriococcinae*, в частности *Fonscolombia fraxini* Kalt. Попытки его акклиматизации в Черноморье до сих пор не удалась.

6) *Chilocorus inornatus* Wse, в СССР распространен в Приморье, в 1936 г. был завезен на Черноморское побережье Кавказа, но не сумел перезимовать и вымер; также неудачей закончился его

навоз на Бермудские острова.

7) *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. - криптолемус, впервые был использован в Калифорнии для борьбы против мучнистых червецов; в 1892 г. он расселился там вдоль побережья; но не прижился на более высоких отметках из-за слишком низких зимних температур; на побережье он подавил размножение вредителей, но лишь местами. Поэтому его пришлось размножать искусственно за счет мучнистых червецов на проростках картофеля (108). Этот новый метод нашел очень широкое применение. В дальнейшем жуков выпускали в оранжереи, но не всегда с полным успехом. Обычно жуков в сады приносят весной, по 10-23 жука на дерево, новое поколение летом появляется через 60 дней, а весной - через 90. Борьба с муравьями повышает эффективность жуков. Особенно полезен против цитрусового мучнистого червеца *Pseudococcus gahani* Green/, эффективен также против *P.citri* (Risso) и цитрусовой подушечницы - *Pulvinaria aurantii* Ckll. (65), а в оранжереях также против *Phenacoccus gossypii* Town & Ckll. Можно повысить эффективность коровок путем наклеивания на стволы зараженных деревьев поясов из мешковины, которые привлекают и червецов и жуков. В СССР этот вид завезен в 1933 г. для борьбы с *Pseudococcus gahani*, *P. maritimus* Ehrl., *P. citri*, *Pulvinaria aurantii*, *P.floccifera*. При благоприятных условиях жук быстро почти полностью уничтожает вредителей, но он активен лишь при температурах выше 32°, избегает некоторых растений из-за их запаха, уничтожается муравьями, очень чувствителен к ядохимикатам. Тем не менее он дал отличные результаты в Грузии и, местами, в Азербайджане, а также всюду в теплицах, если в них температура достаточно высока. В Армении он был введен в теплицы Ботанического сада в Ереване, быстро уничтожил вредителей, но погиб зимой из-за холодов. В Египет этот вид был завезен с 1925 г., но не прижился (по-видимому, из-за слишком сухого климата), как и в Палестине (104 : 435).

Сейчас в СССР стремятся вырастить более холодоустойчивые формы этого вида, так как удалось обнаружить единичные особи, способные выжить при холодах до -12°. Но он также мало засухоустойчив, поэтому попытки его акклиматизации в сухих районах Азербайджана в 1934 г. не увенчались успехом.

8) *Harmonia axyridis* Pallas, широко распространен в восточной Сибири, а также южнее, безуспешно завозился в прошлом на Кавказ, в Среднюю Азию и Подмосковье для борьбы с тлями на плодовых; сейчас делаются попытки его акклиматизации на Карпатах и в Казахстане.

9) *Aiolocaria hexaspilota* Hope, в СССР обычен в Приморье, недавно завезен в Казахстан для борьбы против некоторых листоедов.

10) *Calvia punctata* Muls., обычен в садах на юге Средней Азии, а также южнее, до Индии. Сейчас проводится попытка его акклиматизации в Казахстане, для борьбы против плодовых тлей.

Наряду с интродукцией применялся также метод наводнения. В 1937 г. в западном Предкавказье в лаборатории размножали почковидного и двухточечного хилокорусов и выпускали в яблоневые сады с

расчетом 15–30 жуков на дерево. Численность вредителя снизилась на 85%, главным образом благодаря почковидному хилокорусу (который более влаголюбив, чем двухточечный). Однако этот метод считают недостаточно рентабельным. За последние годы большой размах приняло массовое размножение в лаборатории разных видов стеторусов (местных и завезенных), для борьбы с тетранихидными клещами.

Массовые выпуски коровок, собранных зимой, проводились в США и СССР. Хотя и сейчас в США торгуют коровками, специалисты не рекомендуют этот метод, потому что коровки, выпущенные в природу, быстро разлетаются. Однако в Средней Азии В. В. Яхонтовым (82) были получены хорошие результаты в 1930–1937 гг. Для борьбы против тлей на хлопчатнике и фитономуса на люцерне были использованы 8-точечный брумус и *Hippodamia undecimnotata* Schneider. Этим способом удалось значительно повысить урожай люцерны, в особенности при применении гипподамий; брумус был полезнее на хлопчатнике и снизил зараженность тлей до 82,8%. Однако этот метод эффективен лишь при температурах ниже 30° и при относительной влажности не ниже 55%; деятельность муравьев была отрицательной; одновременное применение химикатов невозможно. После войны эти опыты прекратили из-за увлечения химическим методом.

Работы по метизации разных популяций коровок проводились лишь в СССР, до стадии лабораторных исследований. По данным Лусиса (29), у европейских популяций двухточечной коровки плодовитость низкая, но возрастает быстро у метисов из этих популяций и азиатских. По данным Яхонтова (84), у метисов 7-точечной коровки плодовитость возрастает до 218% во 2-й генерации, как и прожорливость. У метисов стеторуса – до 165%, но в последующих генерациях эти показатели быстро снижаются, оставаясь, однако, выше исходных. Лучшие результаты получены, когда одна из популяций происходит из местности с холодной зимой.

Сейчас многие специалисты считают наиболее целесообразным применение большинства видов коровок в интегрированном методе борьбы. Обычно массовое размножение тлей начинается после отлета коровок на диапаузу, и именно тогда следует прибегать к ядохимикатам.

В конечном счете, наиболее ценные результаты приносит использование коровок против кокцид и клещей. В США против кокцид уже сейчас применяют почти исключительно биологический метод борьбы, но, во многих случаях, коровкам предпочитают разных паразитов или сочетают их действие. Очень вероятно, что более тщательное изучение коровок откроет для их применения много новых возможностей, но следует помнить, что многие попытки интродукции полезных видов закончились неудачей; так в США из 485 завезенных видов прижилось 95–100, в Канаде из 220 – лишь 50.

8. Систематика и филогения

Пестро окрашенные виды коровок издавна привлекали внимание натуралистов. Линней описал большинство крупных европейских видов

еще несколько экзотов, в дальнейшем многие другие виды были описаны его последователями, но серьезное изучение семейства было начато лишь Мюльсаном (188, 189), впервые обратившим внимание на наличие определенной формы переднегрудных килей и бедренных линий, а также на ряд других признаков; он также пробовал уточнить пределы изменчивости видов. Однако его общая классификация семейства была неудачной, так как в ее основу было принято наличие или отсутствие волосков на надкрыльях, хотя этот признак не всегда пригоден даже для различения родов. В дальнейшем семейство изучалось Крочем (114) и Вейзе, опубликовавшим определительную таблицу для палеарктических видов (1919) и множество более мелких работ. Шаппон (111) предложил новую классификацию семейства в целом. Однако структурные особенности морфологии коровок оставались очень мало известными. В этом направлении капитальная работа была проделана Ферхефом (217), который впервые изучил много ценных признаков, в особенности по строению брюшка, мужских и женских гениталий. Эта работа вызвала серьезную критику, в значительной мере незаслуженную. Из отечественных энтомологов прошлого века коровок описывали В. И. Мочульский (всею 57 видов), Менетриэ, Ф. Фальдерман, Ф. Р. Геблер, а позднее А. П. Мельменов-Тян-Шанский и В. В. Баровский. Новую веку в изучении систематики семейства создали работы Ф. Г. Добржанского, который, следуя примеру отечественных энтомологов Г. И. Шпетта и М. М. Левита, тщательно изучивших женские гениталии у листоедов, показал, что у коровок строение женских гениталий приобретает ведущее значение для систематики и филогении. Он также тщательно проработал морфологию ряда родов. К сожалению, после отъезда за границу, он посвящал систематике коровок лишь немного работ, уровень которых значительно ниже уровня тех, которые он написал, находясь в СССР. Позднее коровок изучал Л. Мадер, опубликовавший много работ, в том числе обзор палеарктических видов (185), но в этой работе строение гениталий не учитывается вовсе, а главный упор сделан на специфику окраски и рисунка, поэтому эти таблицы лишены систематической ценности, но хорошо отражают пределы изменчивости рисунка для многих видов. В этом столетии появилось также много более мелких работ по систематике коровок, в том числе и очень тщательных, но лишь для отдельных небольших групп этого семейства; к наиболее ценным из них (для фауны Палеарктики) можно отнести статьи Капра /Capra/, Чепина /Chapman/, Белявского /Bielski/, Фюрша (Fuerch), Капура /Kapur/, Сасая /Sasaji, он же Kamiya /.

Личинками коровок стали серьезно заниматься сравнительно недавно (101, 102, 105, 126, 132, 150, 151, 158, 183, 185, 212), большая работа в этом направлении была проделана Г. И. Савойской (49-54). За последние годы интерес к систематике коровок резко возрос, что привело к перестройкам во всей классификации семейства, а также к описанию многих новых видов, даже из средней Европы. На работе систематиков отразились также исследования экологов (186, 187) и генетиков. Однако после Добржанского серьезных морфологических работ до последнего времени не проводилось, лишь в 1968 г. опубликована одна /Sasaji/, которая содержит тщательный морфологический

анализ японских коровок и новую общую классификацию семейства.

До нее обычно придерживались классификации мирового каталога коровок Коршевского (157), в котором семейство разделено на 3 подсемейства и 20 триб (принадлежащих все к подсемейству *Coccinellinae*). За последнее время описано еще несколько триб. К первому подсемейству отнесены *Epilachninae*, выделенные на основании строения мандибул (179), к 2-му *Lithophilinae*, лишь род *Lithophilus* — на основании якобы своеобразного строения его лапок (133). На самом деле, все классификации, предложенные до работы Сасаи, лишены филогенетического значения. Только этот последний попытался разобраться в филогении семейства, но лишь для фауны Японии, используя для этого 38 признаков, из которых только половые представляют филогенетическую ценность, прочие их лишены, но женские гениталии им не изучались. К признакам, использованным Сасаем, относятся: степень выпуклости тела, строение покровов (голых или волосистых), уклон головы, относительные размеры глаз, размеры их фасеток, форма наличника, место прикрепления усиков (ценный таксономический признак), форма и количество их члеников, форма их булавы, строение мандибул, максилл, ширина соединения ментума с субментумом, место прикрепления губных щупиков, количество их члеников (2 или 3), форма вырезки переднего края переднеспинки, форма переднегруди и их эпимер, ширина шва, отделяющего среднегруди от заднегруди, форма эпимер и эпиплевр заднегруди, наличие или отсутствие ямок на этих последних, строение метэндостернита, лапок и брюшка (количество видимых стернитов).

Мы не можем сейчас здесь подвергнуть анализу значение перечисленных признаков, но ограничимся несколькими замечаниями.

Для филогении строение женских гениталий может иметь очень большое значение, но оно еще слабо изучено, а для некоторых триб неизвестно вовсе. Генитальные пластинки самок могут быть 2 типов, причем примитивным следует считать ложный яйцеклад, который имеется у всех родственных семейств, а также у всех явно примитивных кокцинеллид, но исчезновение этого яйцеклада вызвано трофическим фактором и должно было протекать конвергентно у разных групп, так что родственные связи оно выявляет лишь частично. В строении личинки можно найти некоторые указания, полезные для филогении, но и оно изучено недостаточно, хотя уже сейчас очевидно, что покровы, покрытые волосками и щетинками, примитивнее тех, которые несут сложные образования.

Подсемейство *Sticholotinae*, выделенное Сасаем (до этого Вейзе видел в этой группе таксон, который он противопоставлял всем прочим кокцинеллидам), вряд ли приемлемо, так как его основной признак — коническая форма последнего членика челюстных щупиков, хотя и примитивный, но, на самом деле, в пределах данного таксона настолько изменчив, что пригоден лишь для диагноза родов. Прочие признаки также непостоянные. Поэтому данное подсемейство можно будет признать лишь после тщательного анализа всех его родов, что, вероятно, приведет к его коренной перестройке. Сохранение подсемейства *Epilachninae*, которое Сасаи "не решился" присоединить к *Cocci-*

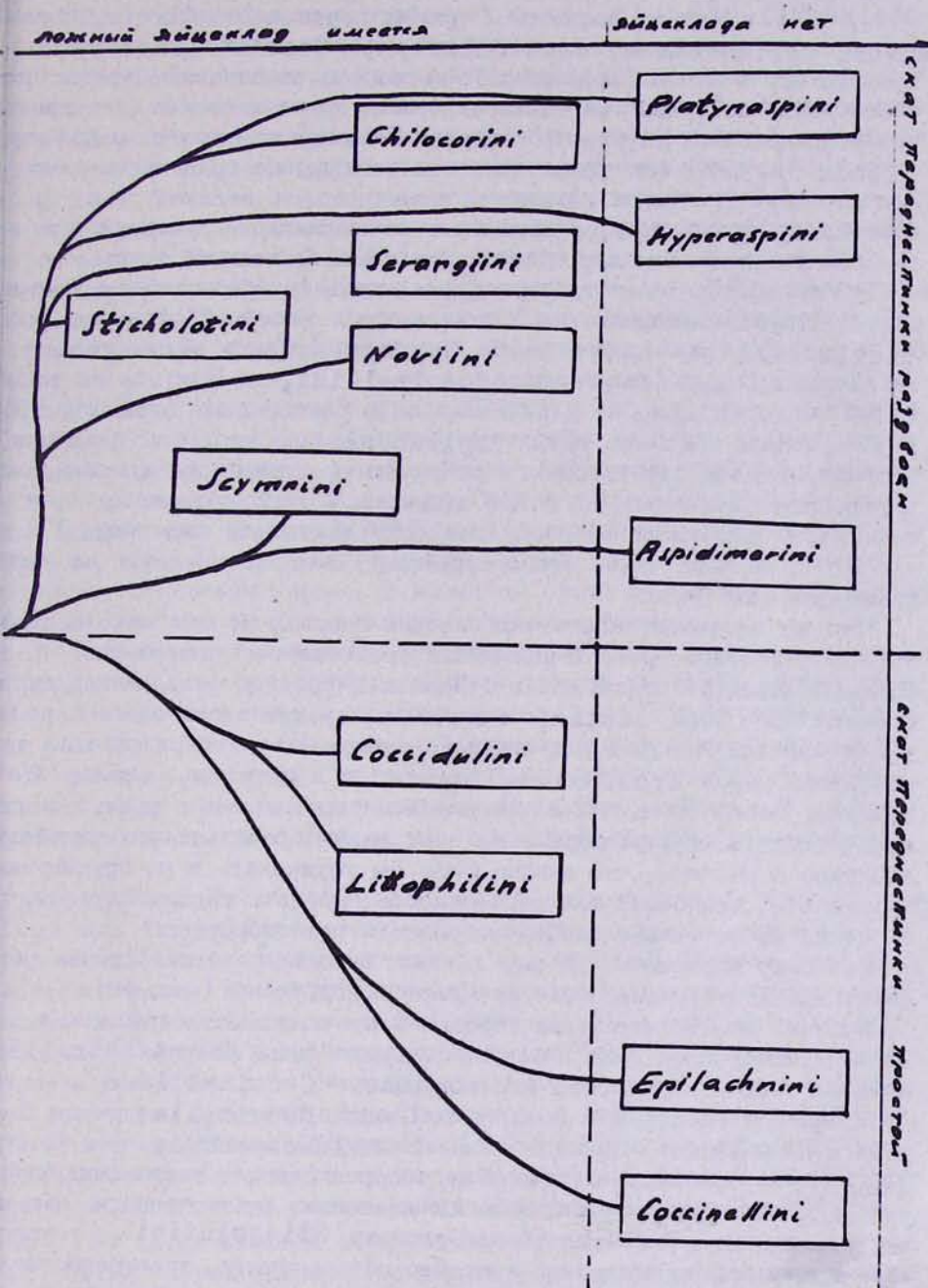


Рис. 10. Схема филогении кокцинеллид.

nellinae, также нереально, так как сейчас в нем обнаружены роды, мандибулы которых несут лишь один вершинный зубец /*Afilachna Bielawski*). Что же касается 4 прочих подсемейств Сасаи /*Scymninae*, *Chilocorinae*, *Coccidulinae*, *Coccinellinae*), то хотя они в целом представляют бесспорно родственные группы, их обособление построено на таких скромных признаках, что их сохранение неполноценно. Наоборот, сведение Сасаем подсемейства *Lithophi-
linae* в трибу нам представляется совершенно правильным, так как строение его лапок изменчиво и иногда едва отличается от их строения у других триб, а остальные отличительные признаки в лучшем случае пригодны для обоснования самостоятельной трибы.

В этой работе семейство разделено лишь на трибы, объем которых соответствует общепринятым, в том числе и Сасаем (лишь род *Coccidula* Bar. перенесен в трибу *Scymnini*). Трибу *Synonychini* мы, следуя Сасаю, сливаем с *Coccinellini*, так как она не только ничем не характерна, но и включает явно разнородные элементы. В 1968 г. Сасай сохранил трибу *Psylloborini*, но на самом деле она сборная, как мы это поясним в дальнейшем. Однако мы думаем, что в строении переднеспинки можно выделить 2 типа, указанные нами выше, которые могли бы послужить основанием для выделения 2 подсемейств, если изучение этого строения у всех кокциnellид не выявит промежуточных форм.

Что же касается палеонтологических данных, то они мало показательны. Наиболее древний известный представитель семейства — *Coccinellophanes* обнаружен в отложениях средней юры Англии, виды современного рода *Adalia* описаны из среднего олигоцена Германии и миоцена Колорадо, из нижнего олигоцена и янтаря описаны представители родов *Coccinella*, *Anatis* и *Sospita*. Однако эти остатки, может быть, кроме инклюзов янтаря, можно с равным успехом отнести к другим родам. Из этих данных следует, что семейство возникло в мезозое, что можно было бы установить и по другим соображениям, оно бесспорно образовалось где-то в теплых странах, где и сейчас представлено наиболее богато и разнообразно.

Наиболее вероятные, на наш взгляд, филогенетические связи триб фауны СССР отражены нами на прилагаемой схеме (рис. 10).

Вопрос связей семейства коровок с прочими жесткокрылыми также не совсем ясен. Еще в начале прошлого века Латрей/Latreille/ выделил в 36-е семейство жесткокрылых — *Coccinellidae*, с "тримерными" лапками 4 рода, в том числе *Coccinella*; прочие 3 рода в дальнейшем отнесены к семейству *Endomychidae* (в 1810 г., Leach), на основании строения не топоровидных, а конических челюстных щупиков; этот признак казался настолько существенным, что даже к концу века Вейзе колебался отнести *Sticholotini* к коровкам и предлагал их выделить в особое подсемейство, противопоставляемое всем прочим коровкам. Ферхеф, исходя из строения пениса, которое он гомологизировал неправильно, считал необходимым выделить коровок в особый раздел (подотряд *Siphonophora*), в отличие от всех прочих жесткокрылых. Сейчас установлено^x, что по строению

^x D. Sharp & F. Muir, 1912. The comparative anatomy of

пенис коровки лишь по некоторым деталям отличаются от ряда других булавоусых, наиболее характерными являются строение сифона, парамер, трубка тегмена и трабеса.

Как и у многочисленных других групп жесткокрылых, пенис кокциеллид снабжен скользящим тегменом, сифон обычно очень длинный и изогнутый, но может быть и коротким, его внутренний мешок не может выворачиваться наружу. Сходный сифон можно найти и у других булавоусых, например, у *Tricstenotoma thomsoni* Deyr. (*Tricstenotomidae*), но капсула отсутствует, нет также трабеса, тегмен связан с сифоном прочным тяжем. Искривленный и удлинненный пенис встречается в семействах *Cucujidae*, *Erotylidae*, *Endomychidae*, например в роде *Mycetaea*. Но в большинстве случаев парамеры слились, по крайней мере у основания, трубка тегмена отсутствует. По строению пениса к коровкам близки *Diagrypnoides wakefieldi* Wat. (*Cucujidae*) и *Comptocarpus prolongatus* Crotch (*Erotylidae*) по Sharp & Muir, 1912. У 1-го из этих видов сифон С-образный, со свободными парамерами, без трабеса, тегмен почти касается основания сифона, с короткой конической трубкой, у основания которой прикреплены парамеры (как и у коровок). У 2-го из этих видов сифон короткий, трубчатый и изогнутый, но также без капсулы, тегмен к вершине вытянут, но без трубки, трабес длинный, достигает основания сифона. В конечном счете специфическими особенностями строения пениса у коровок следует считать:

- 1) наличие трубки тегмена, отходящей от места прикрепления парамер, которые ею отстранены друг от друга; но такая трубка, правда короткая, известна у некоторых *Cucujidae* и *Heteromera*, а у некоторых коровок парамеры у основания сростаются над ней;
- 2) наличие капсулы, к которой прикрепляется мускулатура тегмена, благодаря чему трабес может качаться, как маятник; у многих булавоусых имеется трабес, но он, по-видимому, никогда не может маячить.

К семейству *Endomychidae* коровки вряд ли ближе, чем к *Cucujidae* или *Erotylidae*, так как основное сходство — строение лапок может быть лишь конвергенцией, как, впрочем, наличие отростков на теле личинок *Endomychidae*, такого же типа, как у некоторых коровок и *Erotylidae* (сколии), поскольку оба этих признака достаточно изменчивы в пределах семейства коровок. Во всяком случае, наличие у коровок ряда очень примитивных черт (свободные и подвижные парамеры, простота строения усиков, а также тела в целом), наряду с сильно специализированными, в особенности в строении гениталий, позволяет смотреть на них, как на ветвь, издавна отщепившуюся от общего ствола ряда семейств булавоусых, указанных выше. Что же касается внешних морфологических признаков, то ни один из них, взятый по отдельности, не характерен для семейства в целом и лишь их комбинация позволяет использовать их в его диагнозе.

the male genital tube in Coleoptera. Trans. ent. soc. Lond. :477-642, T. 42-78; K. Jeannel, 1954. L'Édeage. Paris, 155 pp., 94 f.

По строению пениса к отдаленным предкам коровок можно отнести сверлил, у которых пенисная трубка загнута С-образно и похожа на сифон, но без капсулы. Тегмен скользит по сифону и снабжен подвижными параметрами, но они слиты в общую лопасть. Вместо трабеса имеются 2 тяжа, соединенных вместе на уровне у основания сифона, как у *Muscetaea*, но эти тяжи почти симметричны. Поскольку двойные тяжи такого типа обычны, в особенности среди булавоусых, может быть, трабес возник путем их слияния.

9. Фаунистика и зоогеографический анализ

Семейство кокциnellид насчитывает около 4000 описанных видов, из которых более 700 известны из Палеарктической области и около 220 — из СССР.

Данные по фауне Союза многочисленны. Старые нашли свое отражение в каталоге Якобсона (79), в дальнейшем появились работы Богданова-Катькова (8-9), Добжанского (18-22), Теленги и Богунновой (66), Чумаковой (75), Савенко (46), Савойской (47, 55, 57, 58), Дядечко (23), Крыльцова (25), Фасулати и Дергач (71), Нефедова (40, 41), Гусева и Савойской (14), Панфилова (44), Шаровой (76), Атаевой (4), Мехтиева (30, 31), его же и Мамедова (33), Семьянова (59, 60), Филатовой (72), Земковой (24), Бересневой (5), Бронштейн (10), Мизер (34-39), Адылова (3), а также ряд работ по определенным группам семейства и описания новых видов. К сожалению, из-за отсутствия достаточно надежных определителей, не только в отечественной, но и мировой литературе приведенный видовой состав часто очень сомнителен, а иногда и грубо неверный, а ряд новоописанных видов впадает в синонимы.

За последнее время появился также ряд работ по фауне стран, соседних с СССР, в том числе Польши (96), Афганистана (97-99), Монголии (100), Японии, в том числе и монографическая (185), а также много более отрывочных данных.

Фауну СССР можно распределить по ландшафтам, хотя некоторые виды евритопны и заселяют разнообразные биотопы.

Хотя это семейство образовалось в теплых странах и сохранило до сих пор ярко выраженную термофильность, однако некоторые виды сумели приспособиться к условиям Крайнего Севера. Характерную, хотя и скромную группу составляют таяжные виды, свойственные лишь субарктической и бореальной зонам. К ней относятся:
1. *Scymnus (Pullus) fennicus* Sahlb. 2. *S. (Pullus) formicarius* Muls. 3. *S. (s. str.) jakowlewi* Wse. 4. *Anisosticta strigata* Thnbg.

Далеко на север проникают также некоторые другие, но более широко распространенные виды.

Гораздо богаче и разнообразнее фауна зоны островных лесов, в которой можно выделить несколько элементов, в том числе и транспалеарктический, захватывающий иногда и Неарктику, состоящий из

европейских видов, часто проникающих и в более южные или северные зоны. К нему относятся:

- | | |
|---|---------------------------------------|
| 1. <i>Stethorus punctillum</i> Wse | 17. <i>Coccinula quatuordecim-</i> |
| 2. <i>Scymnus</i> (Pullus) <i>haemorrhoida-</i> | <i>pustulata</i> L. |
| 3. <i>S.</i> (Pullus) <i>ferrugatus</i> Moll. | 18. <i>Sospita oblongoguttata</i> L. |
| 4. <i>Nephus redtenbacheri</i> Muls. | 19. <i>Propylea quatuordecimpunc-</i> |
| 5. <i>Nephus bipunctatus</i> Kugel. | <i>tata</i> L. |
| 6. <i>Coccidula scutellata</i> Hrbst. | 20. <i>Calvia decemguttata</i> L. |
| 7. <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> L. | 21. <i>C. quatuordecimguttata</i> L. |
| 8. <i>H. variegata</i> Goeze, | 22. <i>C. quindecimguttata</i> F. |
| 9. <i>Coccinella undecimpunctata</i> L. | 23. <i>Halyzia sedecimguttata</i> L. |
| 10. <i>C. hieroglyphica</i> L. | 24. <i>Vibidia duodecimgutta-</i> |
| 11. <i>C. septempunctata</i> L. | <i>ta</i> Poda. |
| 12. <i>C. quinquepunctata</i> L. | 25. <i>Thea vigintiduopunctata</i> |
| 13. <i>C. magnifica</i> Redt. | <i>ta</i> L. |
| 14. <i>Adalia bipunctata</i> L. | 26. <i>Subcoccinella viginti-</i> |
| 15. <i>Synharmonia conglobata</i> L. | <i>quatuor</i> punctata L. |
| 16. <i>Anatis ocellata</i> L. | |

Особую группу составляют 6 видов, распространенных очень широко, но лишь в северных странах:

- | | |
|-------------------------------------|---------------------------------------|
| 1. <i>Coccinella trifasciata</i> L. | 4. <i>Hippodamia arctica</i> Schneid. |
| 2. <i>C. nivicola</i> Mén. | 5. <i>Hippodamia septemmaculata</i> |
| 3. <i>C. transversoguttata</i> | Deg. |
| Fald. | 6. <i>Adalia conglomerata</i> L. |

Особо стоят транспалеарктический степняк - *Hyperaspis erythroccephala* F. и *Cynegetis impunctata* L. - местами в Европе, Приморье.

Среди многочисленных прочих видов можно найти примеры и очень широких и очень узких ареалов. Четко выделяется здесь палеарктический элемент, но многие из его видов далеко проникают на запад, другие характерны лишь для холодных стран. К этому элементу принадлежат:

- | | |
|-------------------------------------|--|
| 1. <i>Hyperaspis asiatica</i> Lewis | 4. <i>Chilocorus kuwanae</i> Silvestri |
| 2. <i>H. leechi</i> Miyatake | 5. <i>Ch. inornatus</i> Wse |
| 3. <i>H. amurensis</i> Wse | 6. <i>Ch. rubidus</i> Hope |

7. *Rodolia limbata* Motsch.
8. *Serangium lygaeum* Khnz.
9. *Scymnus* (s.str.) *crinitus* Fürsch.
10. *Nephus* (s.str.) *coreanus* Fürsch.
11. *N.* (s.str.) *koltzei* Wse.
12. *Stethorus amurensis* Khnz.
13. *Coccidula reitteri* Dodge
14. *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch.
15. *Coccinella* *ainq.* Lewis.
16. *C. sachalinensis* Ohta.
17. *Harmonia* (*Eoadalia*) *koltzei* Wse
18. *Harmonia axyridis* Pall.

19. *Synharmonia bissexnotata* Muls.
20. *Anatis halonis* Lewis.
21. *Coccinula crotchii* Lewis.
22. *Anisosticta sibirica* Biel.
23. *A. terminassiani* Biel.
24. *A. kobensis* Lewis.
25. *A. bitriangularis* Say
26. *Sospita gebleri* Crotch.
27. *Propylea japonica* Thnbg.
28. *Calvia duodecimmaculata* Gebel.
29. *Aiolocaria hexaspilota* Hope

Прочие виды распространены в Европе, многие проникают более или менее далеко в Сибирь или на Кавказ, иногда и в Среднюю Азию. Своеобразен ареал *Scymnus* (s.str.) *silesiacus* Wse — север Карпат, Истрия, Крым. Обычно ареал более сомкнутый, но часто раздвоен степной зоной. Узко распространенных лесных эндемиков в Европе не обнаружено, если не считать *Exochomus oblongus* Wiedemann, сохранившийся в некоторых сосняках южной Баварии, и *Novius cruentatus* Muls., известный из Средиземноморья и некоторых более северных стаций.

Степная фауна беднее лесной, к типичным степнякам можно отнести :

- | | |
|---|---------------------------------------|
| 1. <i>Hyperaspis vittigera</i> Muls. | 6. <i>Lithophilus connatus</i> Panz. |
| 2. <i>Scymnus</i> (s.str.) <i>doriae</i> Capra. | 7. <i>L. araxis</i> Reitt. |
| 3. <i>S.</i> (s.str.) <i>inderihensis</i> Muls. | 8. <i>Coccinella trilineata</i> Khnz. |
| 4. <i>S.</i> (s.str.) <i>bogdoensis</i> Biel. | 9. <i>Bulaea lichatschovi</i> Humm. |
| 5. <i>Lithophilus tauricus</i> Sem. | |

и транспалеаркты, отмеченные выше.

Средиземноморский элемент богат, но распределен неравномерно,

в основном на Кавказе и в Средней Азии. К типичным примерам этой фауны можно отнести:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Hyperaspis guttulata</i> Fairm. | 6. <i>S. (P.) mediterraneus</i> Khnz. |
| 2. <i>Exochomus pubescens</i> Küst. | 7. <i>S. (P.) araraticus</i> Khnz. |
| 3. <i>Exochomus nigripennis</i> Er. | 8. <i>Clitelliphetus arcuatus</i> Rossi. |
| 4. <i>Scymnus (Pullus) subvillosus</i> Goeze. | 9. <i>Hippodamia undecimnotata</i> Schneid. |
| 5. <i>S. (P.) bellophalus</i> Capra. | |

Пустынные формы немногочисленны, их распространение изучено недостаточно. Псаммофилов в СССР не обнаружено, но в дессах встречаются некоторые евритопные транспалеаркты. На плотных почвах известно несколько видов, в том числе:

- | | |
|--|--|
| 1. <i>Exochomus melanocephalus</i> Subk. | 6. <i>Lithophilus nigripennis</i> Reitt. |
| 2. <i>Brumus jacobsoni</i> Bar. | 7. <i>L. hissariensis</i> Bar. |
| 3. <i>Lithophilus semenovi</i> Bar. | 8. <i>L. haemorrhous</i> Solsky |
| 4. <i>L. bipustulatus</i> Bar. | 9. <i>L. jacobsoni</i> Bar. |
| 5. <i>L. krasnovi</i> Sem. | 10. <i>L. glazunovi</i> Bar. |

С тугаями также связано несколько видов, живущих в основном на тополях или гребенщиках, в том числе:

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. <i>Hyperaspis transversoguttata</i> Wse. | 4. <i>Stethorus gilvifrons</i> Muls. |
| 2. <i>Chilocorus geminus</i> Zasl. | 5. <i>Rodolia fausti</i> Wse |
| 3. <i>Pharoscymnus smirnovi</i> Dobzh. | 6. <i>Coccinula elegantula</i> Wse. |

Солончакам свойствен род *Coelopterus* Muls.

На солончаках также найден *Scymnus (Pullus) sacium* Roubal (под Одессой). В пустынях обычны также некоторые виды, придерживающиеся аридных стадий, но заселяющие разные зоны, часто поднимающиеся в горы. К ним можно отнести:

- | | |
|---------------------------------------|--|
| 1. <i>Hyperaspis femorata</i> Motsch. | 4. <i>Scymnus (Pullus) argutus</i> Muls. |
| 2. <i>H. terrea</i> Zasl. | 5. <i>Nephus (Sidis) biflammulatus</i> Motsch. |
| 3. <i>Brumus octosignatus</i> Gebl. | 6. <i>Coccidula redemita</i> Wse |

Как обычно, наиболее своеобразна фауна гор, здесь можно выделить несколько альпийцев и субальпийцев, одни виды влаголюбивы, другие свойственны аридным стадиям. К ним относятся:

а) на Кавказе:

1. *Hippodamia schneideri* Wse
2. *H. schelkovnikovi* Dobzh.
3. *Coccinella alpigrada* Khnz.

б) в Средней Азии :

1. *Brumus bifasciatus* Bar.
2. *Br. discors* Bar.
3. *Acoccidula reichardti* Bar.
4. *Coccinella reitteri* Wse
5. *Hippodamia rickmersi* Wse

в) широко распространенные виды :

1. *Hippodamia ulkei* Crotch.
2. *H. apicalis* Wse
3. *H. heydeni* Wse

г) виды, свойственные горам и предгорьям средней Европы, встречающиеся и в СССР :

1. *Scymnus (Pullus) impexus* Muls.
2. *Hippodamia (Adalioopsis) alpina* Villa

Распространение некоторых триб позволяет понять их место происхождения и центры видообразования. Так, из Нового света в Палеарктику должна была проникнуть триба *Hyperaspini*, богато представленная родами и видами в Америке, а в Палеарктике насчитывающаяся лишь один род, отсутствующий в Восточной области и очень бедно представленный в Палеарктике. Наоборот, именно здесь богато представлены трибы *Aspidimerini* и *Serangiini*, которые, вероятно, там и образовались, тогда как *Lithophilini* и *Coccidulini* в Палеарктику должны были проникнуть из Африки. Так, род *Lithophilus* Froel. близок к гораздо более примитивному роду *Mimolithophilus* Arrow (*Coccidulini*) из Южной Африки, откуда он должен был распространиться по Средиземноморью и далее на восток, достигнув Китая (1 вид) и северо-западной Индии. Род *Rhizobius* Steph., богато представленный в Африке, в Европе насчитывает 4 вида, в том числе 1 иберийский, 1 из южной Франции и 2 более широко распространенных, из которых лишь один известен из СССР, где он найден вплоть до Приморья. Второй род трибы, известный из Палеарктики, — *Coccidula* Kug. представлен здесь 5 видами, в том числе 1 восточносибирским и 1 кавказским эндемиками.

Триба *Coccinellini* распространена по всей Палеарктике, но гораздо богаче представлена на востоке, поэтому очень вероятно, что она в Европу проникла из Палеарктики, как указано нами выше. Что же касается прочих триб, то они также пришельцы из теплых стран, но их место образования и линии проникновения сейчас установить вряд ли возможно.

10. Диагноз семейства

Тело более или менее выпуклое, часто почти полушарическое, реже удлиненное или уплощенное. Голова с большими глазами, лежащими в одной плоскости с лбом. Лоб без килей или бороздок. Усики

короткие, 6-11-члениковые, с более или менее обособленной булавой, прикреплены у края глаз. Мандибулы широкие, кончаются острым, часто у вершины расщепленным зубцом, иногда с дополнительными зубцами. Челюстные щупики 4-члениковые, их последний членик большой, часто топоровидный. Губные щупики 2-3 члениковые. Нижняя губа маленькая. Переднеспинка поперечная, примыкает к надкрыльям, не прикрывает их основания. Надкрылья с рассеянной точечностью, без боесоздок, без килей или выростов, с ложными и настоящими эпиплеврами, ложные - широкие, иногда укорочены, настоящие - узкие и цельные, у вершины часто сливаются с ложными. Жилкование крыльев кантаровидного типа с характерным изгибом M_2 , иногда атрофировано. Передние тазиковые впадины поперечные, обычно закрытые, сзади без тронантингов. Все тазиковые впадины не соприкасающиеся. Бедренные линии груди и брюшка обычно развиты. 5 пар функциональных дыхалец, расположенных на плевритах брюшка (изредка имеется еще одна пара). Лапки 4-члениковые, часто с маленьким 3-м члеником, спрятанным в 2-м, или 3-члениковые.

Пенис состоит из узкой пенисной трубки - сифона, основание которой расширено в капсулу, служащей местом прикрепления части мускулатуры тегмена. Тегмен с длинной срединной трубкой и 2 обособленными подвижными параметрами (изредка параметры сросшиеся или редуцированы). Основание тегмена несет характерный придаток - трабес. Тегмен может скользить вдоль сифона.

У ♀ совокупительная сумка обычно развита, от нее отходит проток сперматеки. Изредка сумка и сперматека отсутствуют.

Личинка камподоидная, с 3 парами сходных ног, ее тело покрыто волосками, щетинками, бородавками, струмами, сколиями, парасколиями или сентусами. Кардо и стипес слиты в общий склерит, а галера латинией в малу. Обычно 3 пары глазков. Брюшко без церк или роогомф. Куколка свободная.

ПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ТРИБ СЕМЕЙСТВА COCCINELLIDAE

- (2) Усики 9-члениковые, очень короткие, много короче ширины глаз (измеренной сверху), с 2 большими основными члениками, которые шире длины прочих 7 члеников, вместе взятых. Брюшко с 6 видимыми стернитами, 3-й уростернит сзади с извилистым краем, образующим срединную лопасть. Глаза цельные, дорсальные, мелкофасеточные, спереди тонко окаймлены передним краем лба. Вертлуги большие, удлиненные. Бедра очень широкие, прикрывают сложенные голени. Эпиплевры надкрылий узкие, сзади укороченные, с ямками. Лапки 3-члениковые. Верх волосистый
 Триба *Aspidimerini*.
- (1) Усики много длиннее, всегда заметно длиннее ширины глаз (измеренной сверху), их два первых членика во много раз уже длины прочих, вместе взятых. 3-й уростернит сзади обычно с прямолинейным или слабо дугобразно закругленным задним

- краем, без лопасти (исключение - *Scymniscus*) . Глаза спереди не окаймлены или окаймлены выступом наличника.
- 3 (6) Наличник глубоко врежется в края глаз, вдоль глаза расширен в пластинку, окаймляющую глаз спереди. Щиток маленький. Верх голый или волосистый.
- 4 (5) Тело овальное, сверху покрыто густыми длинными полуторчащими волосками. Наличник сильно расширен перед глазами, прикрывает верхнюю губу и основание усиков. Переднеспинка плотно прилегает к надкрыльям вдоль всего своего основания, с резкими тупыми задними углами. Эпиплевры надкрылий с ямками. Усики 9-10 члениковые. Коготки с зубцом. Брюшко с 6 видимыми стернитами. Триба *Platynaspini* .
- 5 (4) Тело широко овальное или округлое, сверху голое или негусто коротко волосистое. Наличник расширен уже, верхняя губа видна сверху, по крайней мере частично. Переднеспинка с широко закругленными задними углами, не примыкающими к надкрыльям, эпиплевры которых без ямок, но иногда с их следом. Усики 7-10-члениковые, с плохо обособленной булавой. Коготки с зубцом или без него. Брюшко насчитывает 5 видимых стернитов, но у ♂ может выступать край 6-го. Триба *Chilocorini* .
- 6 (3) Наличник достигает цельного края глаз сбоку, не продолжен перед ними (кроме некоторых экзотов).
- 7 (10) Последний членик челюстных щупиков длинный, узкий, конический или овальный, иногда слегка асимметричен. Верх голый или волосистый, глаза цельные или почти цельные. Усики прикреплены дорсально. Тело маленькое.
- 8 (9) Последний членик усиков выпукло конический, узкий, немного длиннее предыдущего. Переднегрудь короткая, лишь немного длиннее ширины передних тазиков, образует между ними более или менее 4-угольный выпуклый щит. Брюшко с 5-6 видимыми стернитами, их последний стернит не длиннее 2 предыдущих, вместе взятых. Бедра нормальные, несплюснутые. Голова не может полностью втянуться в грудь. Триба *Sticholotini* .
- 9 (8) Последний членик усиков очень длинный, плоский, овальный, длиннее 5 предыдущих, вместе взятых. Последний членик челюстных щупиков большой, удлинено-овальный. Переднегрудь более чем в 2 раза длиннее ширины передних тазиков, образует очень широкий выпуклый треугольный щит, вершиной обращенный назад, без следа килей. Брюшко с 5 видимыми стернитами, последний длиннее 3 предыдущих, вместе взятых. Бедра очень широкие, сплюснутые, вкладываются по всей длине в выемки тела. Голова может полностью втянуться в грудь. Тело очень выпуклое. Надкрылья с характерной скульптурой, с мелкими вдавленными, рассеянными точками и единичными торчащими волосками
- Триба *Serangiini*
- 10 (7) Последний членик челюстных щупиков топоровидный, треугольный или цилиндрический со скошенной вершиной, иногда */Stethorus/* слегка сужен кпереди, но не конический и не овальный. Последний членик усиков не или незначительно длиннее пред-

- ыдушего. Щит переднегруди, если имеется, не треугольный.
- 11(20) Весь верх с глазами волосистый (изредка волосистость стерта, но волоски сохраняются по крайней мере на глазах). Эпиплевры надкрылий кзади укорочены, не достигают их вершины.
- 12 (19) Усики прикреплены латерально, под выемкой щек. Эпистерны заднегруди спереди срезаны прямолинейно. Передние голени без шпор. Мандибулы с одним, обычно раздвоенным вершинным зубцом. Коготки простые или с одним зубцом.
- 13 (14) Последний членик челюстных щупиков цилиндрический, со скошенной вершиной. Усики 8-11-члениковые, много короче ширины головы. Средние и задние тазики расставлены почти одинаково, поэтому выступ среднегруди широкий, сходится с выступом заднегруди по всей длине. Переднеспинка плотно прилегает к надкрыльям, по крайней мере до уровня плечевого бугорка, обычно трапецевидная (сужена кзади у *Acoccidula*). Тело маленькое. Триба *Scymnini*.
- 14 (13) Последний членик челюстных щупиков обратнотрапецевидный или топоровидный. Средние тазики расставлены много меньше задних. Тело крупнее.
- 15 (16) Усики 8-члениковые, не длиннее ширины головы. Последний членик челюстных щупиков обратнотрапецевидный. Переднеспинка поперечноовальная, сравнительно маленькая, с закругленными задними углами, не прилегающими к плечам. Глаза мелкофасеточные. Точечность надкрылий однородная. Триба *Noviini*.
- 16 (15) Усики 10-11-члениковые, длиннее ширины головы. Последний членик челюстных щупиков топоровидный. Переднеспинка трапецевидная или сужена кзади, плотно прилегает к надкрыльям вдоль всего основания. Глаза грубофасеточные с маленькой боковой вырезкой. Надкрылья часто с двойной точечностью.
- 17 (18) Усики 11-члениковые, длинные, достигают по крайней мере середины бокового края переднеспинки. Лапки криптотетрамерные. Брюшко с 6 видимыми стернитами. На средних и задних голенях шпоры имеются. Надкрылья не спаяны друг с другом. Крылья развиты или атрофированы. Триба *Coccidulini*.
- 18 (17) Усики 10-члениковые, лишь немного длиннее ширины головы. У лапок 3-й членик обычно выступает за края 2-го. Тело красное или желтое, надкрылья и низ могут быть зачернены частично или полностью, голова может быть темной. Переднеспинка с закругленными боками, суженными к обоим концам. Все голени без шпор. Надкрылья плоские, удлиненные, сцеплены вдоль шва, крыльев нет. Триба *Lithophilini*.
- 19 (12) Усики прикреплены дорсально на уровне переднего края глаз, у вершины прямоугольного вдавления щек. Эпистерны заднегруди спереди срезаны косо. Все голени со шпорами. Глаза мелкофасеточные. Мандибулы со многими вершинными зубцами, коготки сложного строения (у некоторых экзотов верх тела голый или мандибулы лишь с одним вершинным зубцом).
. Триба *Epilachnini*

- 20 (11) Верх с глазами голый. Лапки криптитетрамерные. Глаза мелкофасеточные. Передние голени (иногда и прочие) без шпор.
- 21 (22) Щиток нормальный, маленький. Задние углы переднеспинки более или менее широко закругленные, не прилегают к плечам. Челюстные щупики топовидные или расширены кпереди веерообразно. Усики длиннее или немного короче ширины головы, прикреплены дорсально. Тело часто крупное и пестрое Триба *Coccinellini*
- 22 (21) Щиток сравнительно очень крупный. Задние углы переднеспинки резкие, тупые, прилегают к плечам. Челюстные щупики широкие, слабо расширены кпереди. Усики лишь немного, обычно вдвое, длиннее ширины глаз, прикреплены латерально. Тело меньше Триба *Hyperaspini*

Ս.Մ.Իսթրոկով-Խնզորյան

ՍՍՀՄ-ի կոկցինելիդների ֆաունայի ուսումնասիրության ներածություն
 ԹՅՈՒՆ (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

Ա մ ֆ ո փ ու մ

Հոդվածը ներկայացնում է ՍՍՀՄ կոկցինելիդների ֆաունայի ուսումնասիրության ընդհանուր մասը: Այն ընդգրկում է տվյալներ հասուն միջատի և թրթուրի մորֆոլոգիայի վերաբերյալ, էկոլոգիական ակնարկ՝ սնման, արհեստական բազմացման, զարգացման ցիկլի, համակցության դինամիկայի, պարզիտների և զիշատիչների բաժիններով: Բերվում են տվյալներ փոփոխականության և գենետիկայի մասին, հաշվի առնելով կարիոլոգիան, տնտեսական նշանակության, պայքարի բիոլոգիական մեթոդի օգտագործման վերաբերյալ, սիստեմատիկայի և ֆիլոգենիայի բաժիններ, ֆաունիստական և զոոաշխարհագրական անալիզով, ինչպես նաև ընտանիքի բնութագիրը, որոշիչ աղյուսակ տրիբների համար և ընդհանուր գրականություն:

S.M.Iablokoff-Khznorian

INTRODUCTION IN THE STUDY OF THE COCCINELLID FAUNA OF USSR

S u m m a r y

This paper represents the general part of the revision of the Ladybeetles of the USSR. It contains data about the morphology of the beetle and the larva, a revue of their

ecology - trophism, artificial rearing, onthogeny, dynamic of populations, parasites, predators, of the variability and genetics, with notes on the caryology, a sketch of the economic importance, the role in the biological control, the systematics and phylogeny, a faunistical and zoogeographical analysis, the diagnosis of the family, a table for the determination of the tribes and a general bibliography.

In the classification of the family no subfamilies are admitted but the division in two of them is suggested.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адылов З. К. 1965. Зимовка хищных кокциnellид в Узбекистане. Тр. С. А. Н. ин-та заш. раст., 7 : 98-102.
2. Адылов З. К. 1971. Основные виды хищных кокциnellид, питающихся тлями, в Узбекистане. Тр. НИИ заш. раст. УзССР, 9:265-269.
3. Адылов З. К. 1971, а. Стации обитания и причины миграций хищных кокциnellид. Там же : 270-278
4. Атаева М. 1963. Некоторые данные о хищниках тлей в Таджикистане. Тр. ин-та Зоол. и Паразит., Душанбе, 24:110-115
5. Береснева Р. Ф. 1967. Материалы к фауне семейства кокциnellид Томской области. Уч. зап. (Томский ун-т) 53 : 60-66, 26 рис.
6. Богданова Н. Л. 1948. Использование местных хищных жуков для борьбы с пульвиной на чайных плантациях. Бюлл. Ин-та чая и субт. культ. №3 : 148-152, 2 рис.
7. Богданова Н. Л. 1956. Хипераспис /*Ch. campestris*/ - хищник продолговатой подушечницы. Энт. Обзор., XXXV(2) : 311-323
8. Богданов-Катков Н. Н. 1916. К фауне кокциnellид Кубанской области. Зап. Музея Природы и истории Черноморск. поб. Кавказа, 1, 11 стр.
9. Богданов-Катков Н. Н. 1927. Обзор божьих коровок, вредящих культурным растениям. Заш. Раст., 1У:275-298, 30 рис.
10. Бронштейн Ц. Г. 1967. Кокциnellиды Узбекской ССР. Вопросы защиты раст., Самарканд, госун-т : 9-17.
11. Волков В. Ф. 1938. *Coccinella septempunctata* L. и *Adonia variegata* Goeze . Заш. раст., 14 : 99-101.
12. Воронин К. Е. 1965. Особенности формирования зимующей популяции у Хармонии / *Harmonia axyridis*/ - дальневосточного хищника тлей. Тр. вс. н.-и. ин-та заш. раст., 24:227-233.
13. Воронин К. Е. 1966. Биология хищника тлей Хармонии / *Harmonia axyridis* Pall./ Вредные насекомые лесов Сов. Дальн. Вост. : 177-185, 3 рис.

14. Гусев О. К. и Савойская Г. И. 1961. К фауне кокциnellид северо-западного Прибайкалья. Тр. вост. сб. фАН СССР: 106-113.
15. Де Бах П. (редактор), 1968. Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. М., изд. "Колос", 616 стр., 80 рис.
16. Добржанский Ф. Г. 1922. Скопления и перелеты у божьих коровок. Изд. отд. Прикладн. Энтom., 11 : 103-124
17. Добржанский Ф. Г. 1922. Имагинальная диапауза у божьих коровок. Там же : 229-234.
18. Добржанский Ф. Г. 1926. Половой аппарат божьих коровок как видовой и групповой признак. Изв. АН СССР, У1, сер. XX(13-14) : 1385-1393, 1555-1586, 2 табл.
19. Добржанский Ф. Г. 1926, а. Материалы по фауне Coccinellidae Якутии. Изд. АН СССР, вып. 3. Мат. ком. по изучен. Якутской Респ. 3, 10 стр.
20. Добржанский Ф. Г. 1927. Материалы для фауны Coccinellidae Семиречья. Р. Энтom. Обзор., XX1 (1-2) : 43-52, 2 рис.
21. Добржанский Ф. Г. 1928. Божьи коровки Семипалатинской области. Энтom. Обзор., XX11 (1-2) : 116-123, 4 рис.
22. Добржанский Ф. Г. 1933. Кокциnellиды Якутии. Тр. ЗИН, 1 : 483-486.
23. Дядечко Н. П. 1954. Кокциnellиды Украинской ССР. Изд. АН УССР, 156 стр., 175 рис.
24. Земкова Р. И. 1966. Материалы по фауне кокциnellид горных лесов Саян и Кузнецкого Ала-Тау. Фауна и Экол. членист. Сибири. "Наука", Новосибирск : 191-194.
25. Крыльцов А. И. 1954. Жуки коровки северной Киргизии. Тр. ин-та Зоол. и Пар. Киргизск. фАН, 11 : 161-183, 6 рис.
26. Лусис (Лус) Я. Я. 1928. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata*. Изв. Бюро генетики, 6 : 89-163, 2 т.
27. Лусис (Лус) Я. Я. 1932. Анализ явления доминирования и наследования рисунка элитр и переднеспинки у *A. bipunctata* L. Тр. лаб. генетики, 9 : 135-162, 46 рис.
28. Лусис (Лус) Я. Я. 1947. Некоторые закономерности размножения популяций *Adalia bipunctata*. Гетерозисность популяций по леталям. ДАН СССР, 57 (8) : 825-828. Бессамцовые линии в популяциях. Там же (9) : 951-954.
29. Лусис (Лус) Я. Я. 1961. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной коровки *Adalia bipunctata* L. Латвияс энтомологс, 4 : 3-29.
30. Мехтиев А. М. 1965. Материалы к изучению кокциnellид в Азербайджане. Мат. н. сессии энтом. Азерб., Баку : 148-150.
31. Мехтиев А. М. 1967. Кокциnellиды сельскохозяйственных угодий Азербайджана. Тр. ин-та Зоол., XXУ1 : 46-50.
32. Мехтиев А. М. 1967 а. О зимовке кокциnellид в условиях Азербайджана. Матер. н.-теор. конф. молод. учен., 4 : 208-209.
33. Мехтиев А. М. и Мамедов З. М. 1967. К изучению кокциnellид плодовых садов и их хозяйственное значение в условиях Нахичеванской ССР. Мат. сессия Зак. сов. коорд. н.-и. раб. защ. раст. : 447-450.

34. Мизер А. В. 1969. Материалы к фауне кокциnellид Крыма. Вестн. зоол., 3 : 53-59.
35. Мизер А. В. 1969а. Эколого- фаунистический обзор семейства *Coccinellidae* подзоны разнотравной типчаково-ковыльной степи Левобережной Украины. Энт. Обозр., 48 (3) : 518-523.
36. Мизер А. В. 1969б. О фауне жуков семейства *Coccinellidae* лесной и лесостепной зон Левобережной Украины. Вестн. зоол., 3 : 48-59.
37. Мизер А. В. 1970. К изучению фауны жуков семейства *Coccinellidae* подзоны типчаково-ковыльной и полынно-типчаковой степи Левобережной Украины. Там же, 2 : 54-59.
38. Мизер А. В. 1970а. О поедаемости жуков семейства *Coccinellidae* птицами. Там же, 6 : 21-24.
39. Мизер А. В. 1971. К эколого-зоогеографической характеристике жуков семейства *Coccinellidae* лесной и лесостепной зон Левобережной Украины. Там же; 1 : 18-21.
40. Нефедов Н. И. 1959. К фауне и изменчивости видов кокциnellид Кабардино-Балкарской АССР. Уч. зап. Кабардино-Балкарск. госун-та, серия с.-х. и биол. : 131-149.
41. Нефедов Н. И. 1962. Кокциnellиды Ульяновской области. Там же, X11 : 173-185.
42. Оглоблин А. А. 1913. К биологии божьих коровок. Р. Энт. Обозр., X111 (1) : 1-17, 10 рис.
43. Пантюхов Г. А. 1965. Влияние температуры и влажности на развитие почковидного хилокоруса *Chilocorus renipustulatus*/. Тр. ЗИН, 36 : 70-85.
44. Панфилов Д. В. 1962. Особенности биоценотической структуры и географического распространения фауны насекомых Прииссык-куля. Исслед. геогр. природн. ресурсов жив. и раст. мира. М.-Л., Изд. АН СССР : 191-192.
45. Порчинский И. А. 1912. Наши божьи коровки и их хозяйствен-ное значение. Тр. Бюро по Энт., 1X (11) : 1-84.
46. Савенко Р. Ф. 1953. К фауне кокциnellид Грузии. Тр. ин-та Зоол., X1 : 127-140.
47. Савойская Г. И. 1953. Материалы по изучению жуков семейст-ва *Coccinellidae* Алма-Атинской области. Тр. ин-та Зоол. АН Казахск. ССР, 11 : 157-159.
48. Савойская Г. И. 1960. О зимовках некоторых кокциnellид юго-востока Казахстана. Зоол. Ж., 39(6) : 882-887.
49. Савойская Г. И. 1960а. К изучению морфологии и систематики личинок кокциnellид юго-восточного Казахстана. Энт. Обозр., 39(1) : 122-133, 45 рис.
50. Савойская Г. И. 1961. К изучению кокциnellид западной Сиби-ри. Уч. зап. Томского госпедун-та, X1X(1), ест. науки; 92-100.
51. Савойская Г. И. 1962. Морфология и систематика личинок рода *Coccidella* . Тр. н.-и. заш. раст. Казахск. ССР, У11 : 299-315, 5 рис.
52. Савойская Г. И. 1963. Личинки кокциnellид родов *Semiadalia* Cr ., *Hippodamia* Muls ., *Adonia* Muls

- Anisosticta Duponchel* . Тр. ЗИН Казахск. ССР, XXI: 74-95, 8 рис.
53. Савойская Г. И. 1964. Материалы по морфологии и систематике личинок трибы *Coccinellini* . Тр. н. и. ин-та Заш. раст., УИИ : 310-357.
 54. Савойская Г. И. 1964а. О некоторых личинках *Coelopterini* и *Hyperspini* , с описанием нового вида. Там же: 358-370, 6 рис.
 55. Савойская Г. И. 1966. О кокцинеллидах - врагах ложнощитовок и тлей. Вестн. с.-х. наук (Алма-Ата) (1X) (а) : 53-59, 6 рис.
 56. Савойская Г. И. 1966а. Опыт интродукции некоторых дальневосточных кокцинеллид в район Алма-Аты для борьбы с тлями и ложнощитовками. Там же (6) : 37-42.
 57. Савойская Г. И. 1970. Интродукция и акклиматизация некоторых кокцинеллид в Алма-Атинском заповеднике. Тр. Алма-Атинск. госзап., 1X : 138-162.
 58. Савойская Г. И. 1970а. Кокцинеллиды Алма-Атинского заповедника. Там же : 163-187.
 59. Семьянов В. П. 1965. Фауна и стациальное распределение кокцинеллид в Ленинградской области. Энт. Обозр., 44(2):315-323.
 60. Семьянов В. П. 1965а. Фауна, биология и полезная роль кокцинеллид в Белоруссии. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 95 : 106-120.
 61. Смирнов В. А. 1957. К практике определения видов семейств *Coccinellidae* и *Cybocerphalidae*. Зоол. Ж., 36 (10) : 1475-1484.
 62. Согоян Л. Н. 1969. Подбор искусственной питательной среды для воспитания личинок хищника мучнистых червецов криптолемуса. Бюл. вс. н. и. ин-та Заш. раст., 3(11) : 87-90.
 63. Телейманов Н. К. 1968. Массовое размножение тлевых коровок. Заш. раст., 5 : 43.
 64. Теленга Н. А. 1937. Об использовании хищных жуков кокцинеллид для борьбы с вредителями. Биол. метод борьбы с вредит. с.-х. культур. Тр. ВАСХНИЛ : 57-67.
 65. Теленга Н. А. 1948. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми (хищные кокцинеллиды и использование их в СССР). Изд. АН УССР, 120 стр., 23 рис.; 2-е изд. - 1955.
 66. Теленга Н. А. и Богунова М. В. 1936. Главнейшие хищники червецов и тлей Уссурийской части Дальнего Востока и пути их использования. Заш. раст., 10 : 75-87.
 67. Теленга Н. А. и Богунова М. В. 1938. Применение хилокоруса в борьбе с калифорнийской щитовкой на Кавказе. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. 111 : 52-54.
 68. Тимофеев-Рессовский Н. В. и Свирежев Ю. М. 1966. Об адаптивном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. Проблемы кибернетики, 16 : 137-146, 3 рис.
 69. Ульянова Л. С. 1956. О возможности акклиматизации дальневосточной кокцинеллиды *Harmonia axyridis* Pall. в условиях Узбекистана. Тр. ин-та зоол. и параз. АН УзбССР, 6. Энт. сб. : 111-119.

70. Устьян А. К. 1967. Новые данные о паразитах хищных насекомых, питающихся тлями. Мат. сессии Зак. совета по коорд. н.-и. работ по заш. раст. : 465-467.
71. Фасулати К. К. и Дергач А. Д. 1956. Некоторые данные о составе и характере распределения кокциnellид Закарпатья. Ужгор. ун-т, Научн. зап., XU1 : 147-166.
72. Филатова Н. Т. 1965. Хищные кокциnellиды среднего Приобья. Исслед. по биомет. борьбы с вред. сельск. и лесн. хоз., 2 (Новосибирск), "Наука" : 135-139.
73. Филиппов Н. Н. 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых. Зоол. ж., 40(3) : 372-385, 3 рис.
74. Царапкин С. Р. 1930. Направления изменчивости у *Coccinellidae*. Ж. эксп. биол., У1 : 139-155, 25 рис.
75. Чумакова Б. М. 1949. Биология, экология и видовой состав врагов калифорнийской щитовки на Сахалине. Энтом. Обзор., 48(2) : 247-254.
76. Шарова С. В. 1962. О фауне и стаиальном распределении кокциnellид Тувинской автономной области. Зоол. ж., 41(3) : 1175-1183.
77. Яблоков-Хнзорян С. М. 1970. Жизнь так называемых божьих коровок. Природа, 3 : 44-49, 3 рис.
78. Якобсон Г. Г. 1900. О пятнах на надкрыльях божьих коровок. Тр. Р. Энт. об-ва, 34 : У1-Х11.
79. Якобсон Г. Г. 1916. Жуки России и Западной Европы. Изд. Девриена : 967-991.
80. Яхонтов В. В. 1937. Результаты опытов и перспективы применения божьих коровок в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур в Средней Азии. Сб. : "Биол. метод борьбы с вред. с.-х. культур". Работы IУ пленума секции заш. раст. ВАСХНИЛ: 68-82.
81. Яхонтов В. В. 1941. Массовые перелеты и зимние скопления кокциnellид. Экол. конф. по пробл. масс. размножения животн., Киев.
82. Яхонтов В. В. 1950. К биологии кокциnellид *Brumus octosignatus* Gebl. и *Semiadalia undecimnotata* Schneid. и опыты их использования в борьбе с вредителями хлопчатника и люцерны. Тр. Ин-та бот. и зоол. АН Узб. ССР, 3 : 90-114.
83. Яхонтов В. В. 1958. Теоретическое основание для развития нового направления в биол. методе борьбы с вредными насекомыми. Мат. 1-й н. конф. по патол. насек. и биол. мет. борьбы с вред. Прага : 455-479.
84. Яхонтов В. В. 1960. Применение кокциnellид в борьбе с вредителями сельского хозяйства. Полезн. и вредн. насек. Узбекистана. Изд. АН УзССР : 9-85, 11 рис.
85. Яхонтов В. В. 1968. Божьи коровки. Заш. раст., 1 : 34-37.
86. Amouriq L. 1960. Histologie de l'appareil digestif et des tubes de Malpighi de la larve de *Cocci-*

- nella septempunctata L. Bull. Soc. Zool. Fr., 85(I): 21-35.
87. Amouriq L. 1963. Ganglions cerebroides de la larve de la *Coccinella septempunctata* L. Anatomie comparee des corps pedonculés et du corps central de la larve des Coccinelles et du premier stade jeune de *Gryllus domesticus*. Ann. Soc. Ent. Fr., 132:130.
 88. Atwal A. S. & Sethi L. 1963. Predation by *Coccinella septempunctata* L. on the cabbage aphid *Lipaphis erysimi* (Kalt) in India. J. anim. ecol., 32(3) : 481-488, 2 f.
 89. Baensch R. 1964. Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Beutenfangverhalten aphidivorer Coccinellidae, Chrysopidae und Syrphidae. Zool. Jahrb., Abt. 3, 91(2) : 271-340, 48 f.
 90. Bancks C. J. 1954. Random and not random distributions of Coccinellidae. J. Soc. Brit. Entom. 4(9):211-215.
 91. Bancks C. J. 1955. An ecological study of Coccinellidae associated with *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. Bull. Entom. Research 46(3) : 561-587.
 92. Bancks C. J. 1956. The distribution of Coccinellid egg-batches and larvae in relation to numbers of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. Ib. 47 : 47-56.
 93. Bancks C. J. 1956a. Observations on the behaviour and mortality in Coccinellidae before dispersal from eggshells. Proc. r. Ent. Soc. Lond., A 31 : 56-60. 2f, 1 Pl.
 94. Bancks C. J. 1957. The behaviour of individual Coccinellid larvae on plants. Brit. J. Anim. Behaviour, 5: 12-24, 10 f.
 95. Bartlett B. R. 1958. Laboratory studies on selective aphicides favoring natural enemies of the spotted alfalfa aphid. J. Econ. Entom., 51 : 374-378.
 96. Bielawski R. 1959. Klucze do oznaczania owadów polski, XIX. Coleoptera, 76. Coccinellidae. Warszawa, 92pp., 266 f.
 97. Bielawski R. 1961. n 20. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan Expedition, 1956. Landessammlungen für Naturkunde. Coccinellidae. Beitr. naturk. Forsch. Südwest Deutschlands, 19 : 227-230, 11 f., 1 K.
 98. Bielawski R. 1963. A contribution to the study of beetles in the Madeira Islands : 72-102, 66 f.
 99. Bielawski R. 1963a. Beiträge zur Kenntnis der Coccinelliden von Afghanistan, III. Lunds univ. Auskift. N. F., Ard. 2, 59 (4) : 3-21, 60 f.
 100. Bielawski R. 1964-1968. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr Z. Kaszab in der Mongolei. 6. Coccinellidae. Folia Entom. Hungar., XVII (13) : 197-

- 212,26 f.; 1965. *Ib.* Reichenbachia, VII(18) : 151 - 164, 20 f.; 1968. *Ib.* II6. *Annales Zool.*, XXVI(4) : 193-207.
101. Binaghi G. 1941. Larve e pupa di Chilocorini. Note tematiche e morfologia degli apparati genitali. *Memorie Soc. Entom. Ital.*, XX : 19-36,4 T.
102. Binaghi G. 1941a. Gli stadi preimaginali del *Pullus auritus* Thnbg dello *Scymnus rufipes* F. Morfologia, notizia ecologiche ed apparati genitali. *Ib.* : 148-161, 5f.
103. Blackmann R. L. 1965. Studies on specificity in Coccinellidae. *Ann. appl. Biol.*, 56 : 336-338.
104. Bodenheimer F. S. 1951. *Citrus Entomology in Middle East*. Dr W. Junk Co, The Hagen, 663 pp.
105. Boevig A. 1917. A generic synopsis of the Coccinellid larvae in the U. S. National Museum with a description of the larva of *Hyperaspis binotata* Say. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 51 : 621-650.
106. Bonnemaison L. 1964. Observations écologiques sur la Coccinelle à 7 points de la région Parisienne. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 69(3-4): 64-83,3 f.
107. Bose Ira. 1948. The association of non-homologous chromosomes in the spermatogenesis of the ladybird beetle *Epilachna vigintioctopunctata* F. *Proc. zool.Soc. Bengal*, I(2) : 131-139.
108. Branigan E. J. 1916. A satisfactory method of rearing mealybugs for use in parasits work. *Calif. State Hort. Comen, Monthly Bull.*, 5 : 304-306.
109. Brocher F. 1929. Observations physiologiques sur la circulation du sang dans les ailes et les élytres chez les Coccinellini. *Revue suisse Zool.*, 36:593-607, 4 f.
110. Camerano L. 1914. Le reunioni delle Coccinelle. *Z. wiss. Insektenbiol.*, X : 187-189.
111. Chappuis F. 1876. *Genera Coleopterorum*, XII, Famille LXXII. Coccinellidae : 149-259.
112. Clausen C. P. 1940. *Entomophagous Insects*. Mc Graw Hill Book Co, 688 pp. 2-d ed., reprint, 1962:688pp.
113. Creed E. R. 1966. Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales. *Heredity*, XXI(1): 57-72,3f.
114. Crotch G. R. 1874. A revision of the coleopterous family of Coccinellidae. London, XVI+311 pp.
115. Csiki E. 1951. Die Käferfauna des Radnauer Gebirges. *Acta biol. Acad. sci. hungar.*, 2 : 119-168.
116. Dauguet P. 1949. Les Coccinellini de France. ed. *Entomologiste*, 46 pp., 40 pl.
117. Delucchi V. 1954. *Pullus imperus* Muls. a predator of *Adelges piceae* (Ratz.) with notes on its parasites.

- Bull. Ent. Research, 45(2) : 243-278, 10f., pl. II-28.
- II8. Dixon A. F. G. 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of Coccinellids *Adalia decempunctata* L. Trans. r. ent. soc. Lond., 110 : 319-334, 4 f.
- II9. Dixon A. F. G. 1958a. The protective function of the siphunculi of the nettle aphid *Microlophium evansi* (Theob.). Ent. mon. mag., 94(8).
- I20. Dixon A. F. G. 1959. An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* L. J. anim. ecology, 28(2) : 259-281, 7 f.
- I21. Dobzhanski Th., 1925. Über das Massenaufreten einiger Coccinelliden in Gebirgen Turkestans. Z. wiss. Insektenbiol., XX : 249-256.
- I22. Dobzhanski Th. 1929. The origin of geographical variations in Coccinellidae. Int. Congr. Ent. 4, Naumburg, II : 536.
- I23. Dobzhanski Th. 1933. Geographical variation in lady-beetles. Amer. Naturalist, (709) 67 : 97-126, 5f., 8t.
- I24. Eastop V. F. 1969. An apparently undescribed structure in the Coccinellids. Proc. R. ent. soc. Lond., A: III-III2, 1f., 1 pl.
- I25. Edwards J. S. 1966. Defense by smear supercooling in cornicle wax of aphids. Nature, 211:73-74.
- I26. Emden F. I. van, 1949. Larvae of British beetles. VII. Coccinellidae, Ent. mon. Mag. 85:265-283, 61 f.
- I27. Emden F. I. van, 1950. Dipterous parasites of Coeloptera. Ib. 86:182-206.
- I28. Fleschner C. A. 1950. Studies on searching capacity of the larvae of 3 predators of the citrus redmite. Hilgardia, 20:233-265, 15 f.
- I29. Fürsch H. 1963. Möglichkeiten zur Feststellung niederer systematischer Kategorien gezeigt an die Epilachna-sahlbergi-Gruppe. Veröffentl. Zool. Staatssamml. München:161-287, 154 f., 2 K.
- I30. Fürsch H. 1966. Die Coccinelliden der Azoren. Bolet. Museum Munic-Fuenchal, XX(90):29-33.
- I31. Fürsch H. 1967. Die Käfer Mitteleuropas. VII. Coccinellidae. Krefeld, Goecke & Evers :216-277, 111.
- I32. Gage J. H. 1920. The larvae of Coccinellidae. Illinois biol. Monographs, 6:233-294, 6 pl.
- I33. Ganglbauer L. 1899. Käfer Mittel-Europas, III(2). XXXIII. Familie Coccinellidae : 941-1023.
- I34. Gunst J. H. 1958. A duplicated receptaculum seminis in the ladybird *Coelophora inaequalis* F. Ent. Berichten XVIII(9):194-195, 1 ph.
- I35. Hagen K. S. 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellids. Ann. revieww Entom., VII : 289-326.

- I36. Hagen K. S. & van den Bosch, 1968. Impact of pathogens, parasites and predators on Aphids. Ib. XIII : 325-384.
- I37. Heikertinger F. Die Coccinelliden, ihre Ekelblut, ihre Wartracht und ihre Feinde. Biol. Zentralbl., 52 : 65-102, 385-412.
- I38. Hodek I. 1960. Hibernation bionomics in Coccinellidae. Acta soc. ent. Czechoslov., 57:1-20, 14 f.
- I39. Hodek I. 1960a. The influence of various Aphid species as food for the ladybeetle *Coccinella septempunctata* L. and *Adalia bipunctata* L. The ontogeny of Insects, Praha (Symposium) : 314-316.
- I40. Hodek I. 1964. Bedeutung und Möglichkeiten der Faunistik und ökologie für Landschaftspflege und Naturschutz. Tagungsbericht 60, Sitzung der Ständ. Kommission : 37-53.
- I41. Hodek I. 1967. Bionomics and ecology of predaceous Coccinellidae. Ann. revieww Ent., XII:79-104.
- I42. Hodek I. & Cerkasov J. 1961. Experimental influencing of the imaginal diapause of *Coccinella septempunctata* L. Acta soc. zool. Bohemoslov. 25:70-90.
- I43. Hodek I. & Cerkasov J. 1961a. Prevention and artificial induction of imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. Nature, 187:345.
- I44. Hodek I. & Cerkasov J. 1965. Biochemical changes in *Semiadalia undecimnotata* Schneid. adults during diapause. Nature, 205:925-926.
- I45. Hodek I., Novak K., Skuhřavy V., Holman J. 1965. The predation of *Coccinella septempunctata* L. on *Aphis fabae* Scop. on sugar beet. Acta soc. ent. Bohemosl., 62 (4):24-253.
- I46. Horion A. 1961. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, VIII. Überlingen Bodensee, Feyel:283-365.
- I47. Ibrahim M. M. 1948. The morphology and anatomy of *Coccinella undecimpunctata aegyptiaca* Reiche. Bull. soc. Fouad I, Entom., 32:305-316, 35 f.
- I48. Ipertti G. 1964. Les parasites des Coccinelles aphidophages dans les Alpes Maritimes et les Basses Alpes. Entomophaga, IX(2):153-180, 3 f., 2 pl.
- I49. Johnson R. H. 1910. Determinate evolution in the colour pattern of the lady-beetles. Carnegie inst. publ. 122:1-IV, 1-104.
- I50. Kamiya H. 1965. Comparative morphology of larvae of the Japanese Coccinellidae with special reference to the phylogeny of the family. Mem. Fac. liber. Arts, Fukui univ., ser. II. 14(5):83-100, 8 f.
- I51. Kapur A. M. 1950. The biology and external morphology of the larvae of Epilachninae. Bull. ent. research,

- 4I:I6I-208, 22 f., I pl.
- I52. Kapur A. M. 1958. Coccinellidae of Nepal. Rec. Indian Museum, Calcutta, 53:309-338, 12 f. (1955).
- I53. Kapur A. M. 1963. The Coccinellidae of the third Mount Everest expedition, 1924. Bull. British Museum (N. H.), Entom. 14:3-48, 17 f.
- I54. Kittlaus E. 1961. Die Embryonalentwicklung von *Lep-tinotarsa decemlineata* (Say) und *Epilachna vigintiocto-maculata* Motsch. var. *niponica* Lew. in Abhängigkeit von der Temperatur. Deutsche Ent. Z., N. F., 8(1/2): 41-62.
- I55. Klausnitzer B. 1969. Zur Unterscheidung der Eier mitteleuropäischer Coccinellidae. Acta ent. Bohemosl., 66(3):146-149.
- I56. Komai T. 1956. Genetics of ladybeetles. Advances in genetics, VIII:I55-188, 4 f.
- I57. Korschevsky R. 1931-1932. Coleopterorum Catalogus. Coccinellidae, I(n II8), II(n I20):I-659.
- I58. Korschevsky R. 1934. *Platynaspis luteorubra* Goeze, ein neuer Larventypus der Coccinellidae. Arb. physiol. angew. Ent., 1:278-279, T. 4.
- I59. Korschevsky R. 1935. Entomological expedition to Abyssinia, 1926-27. Coleoptera, Coccinellidae. Annals & Mag. nat. hist. (10) 15:53-65, 6 f.
- I60. Kurihava M. 1967. Studies on ontogenesis of the ladybeetles. I. Anatomical and histological observations on the reversible development of ovaries in ladybeetle *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch. induced by the change of photoperiods. J. Fac. agr. Iwate univ., 8 (3): 223-233.
- I61. Landis B. J. 1936. Alimentary canal and Malpighian-tubules of *Ceratomegilla fuscilabris* (Muls.). Ann. ent. soc. America, 29:15-27.
- I62. Li J., 1940. The chromosomes of the ladybeetles *Harmonia axyridis* Pall. Peking Nat. Hist. bull., 15:157-160.
- I63. Lutz K. G. von. 1895. Das Blüten der Coccinellidae. Zool. Anzeiger, 18: 244-255.
- I64. Mackenzie H. L. 1936. An anatomical and systematic study of the genus *Anatis* of America. Univ. California publ. ent., 6:263-272.
- I65. Mader L. 1926-1955. Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihre Aberrationen. I:XVIII + 412 pp., 64 T (1926-1934) Wien; II:764-1035, T 28. Ent. Arb. Mus. Frey, VI(3).
- I66. Marcu O. 1941. Die Stellung im System und phylogenetische Entwicklung der Coccinelliden auf Grund vergleichender Untersuchungen des Flügelgeäders. Analele Acad. Romana, ser. 3, XV:1-27.

- I67. Mueller J. 1901. Coccinellidae Dalmatiens. Verh. z. b. ges. Wien, LI:511-522.
- I68. Mulsant E. 1846. Histoire naturelle des Coléoptères de France, IV. Sécuripalpes. Paris. 280 pp., I pl.
- I69. Mulsant E. 1866. Monographie des Coccinellides. I. Coccinellini. Paris, 294 pp.
- I70. Nadel D. & Biron S. 1964. Laboratory studies and controlled mass rearing of *Chilocorus bipustulatus* L., a citron scale predator in Israel. Riv. parasitol., 25: 165-243.
- I71. Okada K. 1971. New method to breed ladybeetles. Techn. Japon., 3(3):82-83.
- I72. Pope R. D. 1953. Handbooks for identification of British insects. Coleoptera. Coccinellidae and Spindidae. London, R. ent. Soc., 5(7):I-12, 23 f.
- I73. Pradhan S. 1953. The genitalia and their role in copulation in *Epilachna indica* with a discussion on the morphology of the genitalia in the family. Proc. Acad. sci. univ. prov. Allahabad, 5:250-263.
- I74. Pradhan S. 1938. Neuro-musculatur study of the mouthparts of *Coccinella septempunctata* with a comparison of the mouthparts in carnivorous and herbivorous Coccinellids. Rec. Indian Museum, 40:341-358, I t.
- I75. Pradhan S. 1939. The alimentary canal and proepithelial regeneration in *Coccinella septempunctata* with a comparison of carnivorous and herbivorous Coccinellids. Quart. j. microscop. science, Lond., 81:451-478.
- I76. Pradhan S. 1942. Reassociation of Malpighian tubules in Coccinellid beetles. Indian j. Ent., 4:11-21.
- I77. Priore R. 1963. Studio morfo-biologico sulla *Rodolia cardinalis* Muls. Boll. Lab. ent. agr. "F. Silvestri", Portici, 21:63-198, 42 f., 4 t.
- I78. Priore R. 1966. Anatomia ed istologia delle *Rodolia cardinalis* Muls. Ib., 24:247-314, 46 f., 7 t.
- I79. Redtenbacher L. 1843. Tentamen dispositionis genera et speciorum Coleoptera pseudotrimerorum Archiducatus Austriae. Vindobona, 32 pp.
- I80. Reitter E. 1911. Fauna Germanica, III. Familie Coccinellidae :124-147, t. 98-100. Stuttgart, Lutz.
- I81. Richerson J. V. 1970. A world list of parasites of Coccinellidae. J. Ent. soc. Brit. Columbia, 67:33-48.
- I82. Rothschild M. 1961. Defensive odours and Müllerian mimicry among insects. Trans. r. ent. soc. Lond., 113: 101-121.
- I83. Sasayi H. 1968. Description of the Coccinellid larvae of Japan and the Ryukyus. Mem. Fac. educat., Fukui univ., ser. II, N. S., XVIII(2): 93-136, 22 f.
- I84. Sasayi H. 1968a. Phylogeny of the family Coccinelli-

- dae. *Etizenia*, 35, 37 pp., 13 pl.
185. Sasayi H. 1971. *Fauna japonica. Coccinellidae*. 340pp., 102 f., 16 t.
 186. Schilder F. A. 1929. Die Beziehung der Nahrung der Coccinelliden zur systematischer Stellung der einzelner Genera. X congres Int. d. Zool., II:1018-1021.
 187. Schilder F. A. & M. 1928. Die Nahrung der Coccinellidae und die Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. Arb. biol. Reichanst. Land und Forstwirtschaft., XVI : 213-282.
 188. Scriba G. T. & Fleischer C. A. 1960. Insectary production of *Stethorus species*. J. econ. Ent., 53(6):982-985, 5 f.
 189. Shands W. A., Holmes R. L., Simpson G. W. 1970. Improved laboratory production of eggs of *Coccinella septempunctata* L. J. econ. Ent., 63(1):315-317, 1 f.
 190. Shands W. A., Shands M. K. & Simpson G. W. 1966. Techniques for mass producing *Coccinella septempunctata* L. Ib. 59(4):1022-1023.
 191. Shull A. F. 1943. Inheritance in Labybeetles, I. The spotless and spotted elytrae of *Hippodamia sinuata*. J. Heredity, 34:329-337, 6 f.
 192. Shull A. F. 1944. Ib. II. The spotless pattern and its modifiers in *Hippodamia convergens* and their frequency in several populations. Ib. 35:329-339.
 193. Shull A. F. 1945. Ib., III. Crosses between variants of *Hippodamia quinquesignata* and between this species and *H. convergens*. Ib. 36:149-160.
 194. Shull A. F. 1946. The standards by which the spotless phase of *Hippodamia convergens* is judged. Ann. ent. soc. America, 39:190-192.
 195. Shull A. F. 1946a. The form of the chitinous male genitalia in crosses of the species *Hippodamia quinquesignata* and *H. convergens*. Genetics, 31:291-303.
 196. Shull A. F. 1948. Natural hybrids of subspecies of *Hippodamia quinquesignata*. Evolution, 2:10-18.
 197. Shull A. F. 1949. Extent of genetic differences between species of *Hippodamia*. Proc. VIII Intern. Congres Genetics (Hereditas, vol. suppl.):417-418.
 198. Smirnoff W. A. 1958. An artificial diet for rearing coccinellid beetles. Canad. ent., 90:563-565, 1 f.
 199. Smith B. C. 1960. A technique for rearing coccinellid beetles on dry food and influence of various pollens on the development of *Coleomegilla maculata lengi* Timb. Canad. J. Zool., 38:270-271.
 200. Smith B. C. 1961. Results of rearing some coccinellid larvae on various pollens. Proc. ent. soc. Ontario, 91:270-271.

201. Smith B. C. 1961a. Influence of water and previous food on the longevity of unfed larvae of *Coleomegilla maculata lengi*. J. econ. Ent., 54(1):194-195.
202. Smith, B. C. 1965. Growth and development of coccinellid larvae on dry foods. Canad. Entom., 97(7):760-768.
203. Smith B. C. 1965a. Effects of food on the longevity, fecundity and development of adult Coccinellids. Ib. (9):910-919.
204. Smith B. C. 1966. Effects of food on some aphidophagous Coccinellidae. Ecology of aphidophagous Insects, Symposium in Libice, 1965:75-81.
205. Smith B. C. 1966a. Significance of variation in weight, size and sex ratio of Coccinellid adults. Ib.:249-251.
206. Smith S. G. 1950. The cytotaxonomy of Coleoptera. Canad. Ent., 82:58-68.
207. Smith S. G. 1956. Extreme chromosomal polymorphysm in Coccinellid beetles. Experientia, 12:32-33.
208. Smith S. G. 1960. Cytological species-separation in Asiatic *Exochomus*: a validation. Canad. J. Genetics and Cyt., VIII(4):744-745.
209. Smith S. G. 1962. Temporal-spatial sequentiability of chromosomal polymorphism in *Chilocorus stigma* Say. Nature, 193:1210-1211, 1 t.
210. Smith S. G. 1963. Natural hybrids between Coccinellid species, Canad. Dept Forestry, Forest ent., Pathol. Branch. Bimonthly progr. Rept, XIX(2).
211. Smith S. G. 1965. *Chilocorus similis*-desintegrment and case history. Science 148:1614-1616, 1 f.
212. Strouhal H. 1927. Die Larven der paläarktischen Coccinellini und Psylloborini. Archiv Naturgesch., 92 A (3):1-63, 15 f.
213. Szumkowski W. 1952. Observations on Coccinellidae, II. Experimental rearing of *Coleomegilla* on a non-insect diet. Trans. Int. Congr. Ent., IX, Amsterdam, 1951: 781-785.
214. Tanaka M. & Maeta Y, 1965. Rearing some predacious Coccinellid beetles by artificial diets. Bull. Hort. Res. Sta. Japan, D(3):17-35.
215. Tennenbaum E. 1934. Die Ausfärbungsprozess in der Flügeldecken von *Epilachna chrysomelina* F. Wilhelm Roux Arch. Entwicklungsmechan. organ., 132:42-56.
216. Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. Biol. Zentralbl., 60:130-137.
217. Verhoeff C. 1895. Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinellidae. Wiegman's Archiv Naturgesch., LXI:1-80, Pl. I-VI.
218. Way M. S. 1963. Mutualism between ants and honeydew-

- producing Homoptera. Ann. Rev. Ent., VIII : 307-344.
219. Weise J. 1885. Bestimmungstabelle der europäischen Coleopteren, II Auflage, Mödling, 83 pp.
 220. Wu C. F. 1937. Coleoptera Coccinellidae. Catalogus Insectorum sinens., III:553-587.
 221. Yakhontov V. V. 1962. Seasonal migrations of ladybirds *Brumus octosignatus* Gebl. and *Semiadalia undecimnotata* Schneid. in Central Asia. XI Int. Kongr. Ent., Wien, III:21-23, 2 f.
 222. Yakhontov V. V. 1966. Food specificity in Syrphidae and Coccinellidae of Central Asia. Ecology of aphidophagous Insects, Symposium in Liblice, 1965:35-36.
 223. Yakhontov V. V. 1966a. Diapause in Coccinellidae of Central Asia. Ib.; 107-108.
 224. Zarapkin S. R. 1930. Über gerichtete Variabilität bei Coccinellidae. I. Allgemeine Einleitung und Analyse der ersten Pigmentierungsetappe bei *Coccinella decempunctata* L. II. Entwicklung der komplizierten Zeichnungsformen bei *Propylaea quatuordecimpunctata* (L.). Z. Morph. Ökol. Tiere, XVII:719-753.
 225. Zarapkin S. R. 1938. Ib. IV. Biometrischen Analyse der gerichteter Variabilität. Ib., XXXIV : 573-583, 7 f.
 226. Zarapkin S. R. 1939. Das Divergensprinzip in der Bestimmung kleiner systematischer Kategorien. Verh. VII Int. Kongr. Ent. Berlin, 1938: 494-518, 12 f.