

На правах рукописи

КУСТОВ
Семен Юрьевич

**ЭМПИДОИДНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA: EMPIDIDAE,
HYBOTIDAE, ATELESTIDAE, BRACHYSTOMATIDAE) КАВКАЗА**

Шифр и наименование научной специальности
03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Кубанский государственный университет»

Официальные оппоненты: Баркалов Анатолий Васильевич

доктор биологических наук, заведующий лабораторией систематики беспозвоночных животных ФГБУН «Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН»

Аникин Василий Викторович

доктор биологических наук, профессор кафедры морфологии и экологии животных ФГБОУ ВО «Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского»

Каплин Владимир Григорьевич

доктор биологических наук, профессор, старший научный сотрудник лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов ФГБНУ «Всероссийский институт защиты растений»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет»

Защита состоится 26 октября 2017 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 006.015.01, созданного на базе Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений по адресу: 196608, г. Санкт-Петербург-Пушкин, шоссе Подбельского, д.3, тел./факс (812) 470-51-10, e-mail: info@vizr.spb.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБНУ ВИЗР и на сайте vizr.spb.ru

Автореферат разослан «____» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
канд. биол. наук

Наседкина Галина Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Надсемейство Empidoidea является одним из самых многочисленных и разнообразных в отряде двукрылых, насчитывая в мировой фауне около 11400 видов. В его состав в настоящее время включают семь семейств: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae, Homalocnemidae, Oreogetonidae и Dolichopodidae (Sinclair, Cumming, 2006, Pape et al., 2011). Первые шесть семейств образуют группу эмпидид в широком смысле, или эмпидоидов (Grichanov, 2011), которых известно 179 родов и более 5000 видов (Yang, Zhang, 2007); на Кавказе обнаружены представители четырех из них – Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae (Kustov, 2014).

Эмпидоиды изучены весьма неравномерно как в мире в целом, так и в Палеарктике, где в большей степени обследована территория Европы и европейской части России. В стадии интенсивного изучения сейчас находятся некоторые региональные фауны эмпидид, в том числе Передней Азии (Турции и Ирана), Японии, Китая, а также Кавказа.

Диптерологические исследования на Кавказе, начатые нами в 1996 г., позволили значительно расширить представления о составе региональной фауны эмпидоидных двукрылых. В первой обзорной статье по кавказским эмпидоидам (Шамшев, Кустов, 2006) приведены сведения о 117 известных на тот момент видах, а за последнее десятилетие были обнаружены еще 144 вида, среди которых 54 описаны как новые для науки. Современная степень изученности кавказской фауны эмпидоидов послужила причиной проведения более глубокого и цельного анализа ее структуры, происхождения, экологических особенностей и разработки вопросов ее охраны.

Степень разработанности темы исследования. Выбор эмпидоидных двукрылых Кавказа в качестве объекта изучения связан с отсутствием комплексных исследований на территории региона, эмпидоиды не были предметом монографического исследования ни на Кавказе, ни в соседних регионах. Кроме этого выбор тематики обусловлен географическим положением Кавказа как пограничного региона между Европой и Азией, его частичной обособленностью и особенностями формирования, нахождением на стыке умеренного и субтропического поясов и значительным ландшафтным разнообразием, что позволяет оценить уникальную структуру и генезис фауны, особенности и пути ее становления в регионе.

Цель исследования: комплексный анализ фауны эмпидоидов (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа с уточнением особенностей их распространения, экологии, эволюции и созологии. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) проанализировать таксономический состав региональной фауны эмпидоидов;
- 2) выполнить хорологический анализ фауны с установлением уровня ее эндемизма, определением зоогеографической структуры и особенностей

распространения на изучаемой территории; оценить уникальность кавказской фауны в контексте исследования глобального распространения некоторых таксонов эмпидоидов;

3) предположить возможные пути формирования кавказской фауны эмпидоидов, обосновать гипотезу о наличии в пределах Кавказа центра видового разнообразия и видообразования эмпидоидов;

4) установить долю эмпидоидов в сложении фауны двукрылых, исследовать их экологические особенности: высотно-поясное и ландшафтное распределение, сезонную динамику лета имаго и трофические связи;

5) оценить созологический статус эмпидоидов и возможность их использования в региональных созологических работах.

Научная новизна. Впервые установлен объем кавказской фауны эмпидоидов в составе четырех семейств Empididae, Hybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae, 37 родов и 263 видов, среди которых 168 видов из 15 родов относятся к Empididae, 91 вид из 18 родов – к Hybotidae, 1 вид – к Atelestidae и 3 вида из 3 родов – к Brachystomatidae. Семейства Atelestidae и Brachystomatidae указаны впервые для Кавказа. На основании изучения кавказского материала внесены изменения и дополнения, уточнены диагнозы для видовых групп *E. pennipes*, *E. nigripes* и *E. chioptera* эмпидид подрода *Empis* s. str.

Описаны 54 новых для науки вида (20,5 % от выявленного таксономического состава Кавказа), 38 Empididae (из родов *Hilara*, *Empis*, *Rhamphomyia*, *Wiedemannia*) и 16 Hybotidae (из родов *Platypalpus*, *Chersodromia*, *Euthyneura*). Для фауны Кавказа впервые указаны 78 видов, для фауны России – 39 видов.

Приведены 14 новых для Кавказа родов: *Hormopeza*, *Anthepiscopus*, *Dryodromia* (Empididae), *Chvalaea*, *Trichinomyia*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Euthyneura*, *Symballophthalmus*, *Elaphropeza* (Hybotidae), *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromia* (Brachystomatidae), *Atelestus* (Atelestidae) и 4 подрода рода *Empis*: *Coptophlebia*, *Kritempis*, *Anacrostichus*, *Lissemphis*.

Впервые проведен хорологический анализ фауны эмпидоидов Кавказа, показавший, что фауна Кавказа сложена почти равными долями эндемичных видов и видов с преимущественно европейским типом распространения. Изучение ареалов некоторых таксонов на территории Палеарктики продемонстрировало приуроченность группы к горным системам, при этом Кавказ характеризуется особой самобытностью и значительным числом эндемичных таксонов.

Показаны особенности распространения эмпидоидов на территории Кавказа, оценено сходство фаунистических группировок различных его частей. На родовом уровне впервые проведен сравнительный анализ фаун эмпидоидов Палеарктики в целом и Кавказа как её части,

продемонстрирована уникальность кавказской фауны по соотношению представителей родов, населяющих эти территории.

Впервые предложена гипотеза о путях становления кавказской фауны эмпидоидов по нескольким вероятным направлениям. Предположено, что в формировании эндемичных таксонов могли присутствовать эпизоды как аллопатрического, так и симпатрического видообразования.

Впервые собраны и обобщены сведения по экологии эмпидоидов кавказской фауны: высотно-поясному и ландшафтному распределению, фенологии и трофическим связям.

Впервые на Юге России рассмотрены вопросы охраны эмпидоидных двукрылых, предложен Красный список эмпидоидов для регионов российского Кавказа, представители группы впервые включены в региональные Красные книги; рассмотрены аспекты практического использования эмпидоидов в целях выделения энтомологических ООПТ (на территории Краснодарского края) и их последующего мониторинга.

Теоретическое значение и практическая ценность работы. Установлена фауна эмпидоидных двукрылых Кавказа, составлен их таксономический список. На основании исследования кавказского материала внесены изменения и сделаны дополнения для существующих описаний видовых групп эмпидид подрода *Empis* s. str.: *pennipes*, *nigripes* и *chiotera*, а также уточнены их диагнозы. Подготовлены определительные таблицы для идентификации таксонов.

Предложено объяснение возникновения кавказской фауны, показано доминирование европейских и автохтонных видов, предложен вероятный сценарий фауногенеза, продемонстрировано, что Кавказ – один из важных центров видообразования для группы в Западной Палеарктике.

Проведены исследования высотно-поясного и ландшафтного распределения, определены экологические группы видов, выделены маркерные таксоны для основных ландшафтных типов Кавказа. Продемонстрированы различные аспекты трофических взаимоотношений эмпидоидов, установлены различные способы питания имаго и их соотношения в разных группах.

Реализуется концепция охраны эмпидоидных двукрылых на Кавказе и на Юге России. Опубликованы видовые очерки для Красной книги Краснодарского края (2007) – 1 вид, Красной книги Республики Адыгея (2012) – 5 видов, для Республики Крым (2015) – 2 вида. В стадии подготовки находятся видовые очерки для нового издания Красной книги Краснодарского края – 8 видов, Красной книги Республики Кабардино-Балкария – 6 видов, Красной книги города федерального значения Севастополь – 2 вида. Предложен Красный список эмпидоидов для субъектов РФ российского Кавказа.

На основании использования эмпидоидных двукрылых как маркерных таксонов в 2015–2016 гг. подготовлены и направлены в Министерство

природных ресурсов Краснодарского края предложения по выделению десяти энтомологических ООПТ на территории региона.

Материалы диссертации используются в учебном процессе со студентами и аспирантами ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет».

Положения, выносимые на защиту:

1. Кавказ – один из важных центров видового разнообразия и видообразования эмпидоидов (Empidoidea, исключая Dolichopodidae) в Западной Палеарктике. На его территории выявлено 4 семейства, 37 родов и 263 вида эмпидоидов (45,6% известны только с Кавказа); как новые для науки описаны 54 вида.

2. Фауногенез эмпидоидов Кавказа в значительной степени определялся относительно недавними геологическими и климатическими изменениями, происходившими как в самом регионе, так и в целом на территории Европы. Доминирующим влиянием при формировании современного облика фауны было проникновение европейских элементов, о чем косвенно свидетельствуют зоогеографические особенности выявленных таксонов.

3. Эмпидоиды фауны Кавказа – важная составляющая биоты региона, они хорошо представлены в большинстве ландшафтов, являются одной из многочисленных групп в комплексе короткоусых двукрылых, занимая одновременно ниши нектарофагов и хищников, а также являются перспективными таксонами-маркерами при созологических оценках.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты исследований, лежащих в основе настоящей работы, доложены на различных российских и международных съездах, конференциях и конгрессах: межрегиональных конференциях «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (Краснодар, 2009–2011); на XIII Съезде Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007); Международной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011); на XIV Съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012); Международном Диптерологическом конгрессе «8th International Congress of Dipterology» (Potstdam, 2014); международных конференциях «Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг» (Майкоп, 2013, 2015); на Чтениях памяти Н.А. Холодковского (Санкт-Петербург, 2015); IX Всероссийском Диптерологическом симпозиуме (Санкт-Петербург, 2012); X Всероссийском Диптерологическом симпозиуме (Краснодар, 2016).

Публикации. Положения диссертационного исследования опубликованы в 2 монографиях и 64 работах, среди которых 23 статьи в изданиях из списка ВАК РФ (8 статей в изданиях, индексируемых БД Scopus и Web of Science), 3 – в других рецензируемых зарубежных изданиях, 30 – в других рецензируемых российских изданиях, 8 тезисов научных докладов.

Всего по защищаемой специальности автором опубликовано 175 научных работ и 3 монографии.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы (380 источников) и 6 приложений, включающих аннотированный список видов, матрицы для проведения хорологических и экологических анализов, авторские фотографии эмпидоидов, демонстрирующих их различные трофические предпочтения, а также ландшафтов предлагаемых к выделению микро-ООПТ. Основной текст работы изложен на 372 страницах и включает 6 таблиц и 72 рисунка. Общий объем работы составляет 516 страниц.

Личное участие соискателя в получении научных результатов. Автор разработал программу исследований, выполнил основной объем экспериментальной работы, провел анализ полученных данных. В диссертационной работе представлено теоретическое обобщение материалов, собранных автором в течение 20 лет.

Благодарности. Выполнение работы было бы невозможным без поддержки и дружеского участия многих коллег-энтомологов. Автор благодарен сотрудникам Зоологического института РАН – И.В. Шамшеву за неоценимую помощь на всем протяжении исследования эмпидоидов, Э.П. Нарчук за консультации по изучению двукрылых насекомых, В.А. Кривохатскому – за важные советы и идеи при проведении анализа фауны, а также всему коллективу отделения двукрылых лаборатории систематики насекомых, способствовавшему выполнению этой работы. Диссертант искренне признателен С.Ю. Синеву (ЗИН) и И.Я. Гричанову (ВИЗР) за ценные советы и редактирование рукописей его монографий.

Автор благодарен администрации ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет» (Краснодар) в лице ректора М.Б. Астапова, проректора по научной работе и инновациям М.Г. Барышева и декана биологического факультета М.В. Нагалева за создание условий для проведения исследований и финансовое обеспечение участия в важных научных мероприятиях; администрациям Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова, государственного природного заповедника «Утриш», государственного природного биосферного заповедника «Ростовский» за помощь в проведении сборов материала; Министерству природных ресурсов Краснодарского края за поддержку исследований в области изучения и охраны диптерофауны региона; зарубежным коллегам П. Грутерту (P. Grootaert, Belgium), М. Ивкович (M. Ivković, Croatia), М. Бартаку (M. Barták, Czech Republic), А. Планту (A. Plant, UK) и Б. Синклеру (B. Sinclair, Canada) за сотрудничество и предоставление материалов. Множество фотографий эмпидоидов были любезно сняты для меня В.В. Нейморовцем (ВИЗР). Выражаю также признательность коллективу учеников и единомышленников – своим аспирантам и студентам-дипломникам за помощь в сборе и обработке материала и участие в полевых исследованиях.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 КАВКАЗ: ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ

Под Кавказом понимают территорию горной страны площадью 440 тыс. км², с севера ограниченную Кумо-Манычской впадиной, с запада – Черным и Азовским морями, с востока – Каспийским морем. Южная граница Кавказа условна и ранее обычно проводилась по государственной границе бывшего СССР (Гвоздецкий, 1963). Представлена характеристика рельефа, климатических условий, ландшафтов, растительного покрова и особенностей формирования этой горной страны.

ГЛАВА 2 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ НА КАВКАЗЕ

Изучением фауны эмпидоидов Кавказа в разное время занимались более 20 исследователей и в целом история их познания была разделена нами на 3 этапа: первый – начало исследований; второй – дискретное описание отдельных видов, первичное накопление и обобщение сведений; третий – целенаправленное комплексное изучение фауны эмпидоидных двукрылых Кавказа.

Начальный период (середина XIX – середина XX в.) связан с именами Ф. Лёва (F. Loew), Э. Энгеля (E. Engel), М. Бецци (M. Bezzi), Р. Фрея (R. Frey) и Р. Туомикоски (R. Tuomikoski), приведших сведения о 19 видов, из которых 11 были описаны как новые. На втором этапе (вторая половина XX в.) происходило накопление фаунистических данных силами В.Г. Ковалева, М. Хвалы (M. Chvála), М. Бартака (M. Barták), О. Сыроватки (O. Syrovátka), В. Джуста (W. Joost), В. Страки (V. Straka), И.В. Шамшева. К началу наших исследований с Кавказа было известно 118 видов: 40 видов из 11 родов Hybotidae, 78 видов из 11 родов Empididae (Шамшев, Кустов, 2006).

В процессе изучения фауны нами была опубликована серия статей с описанием новых таксонов, ключей для определения и сведений по распространению видов: по подроду *Leptempis* рода *Empis* (Кустов, Шамшев, 2011 б, Кустов, 2012 а); по видовой группе chioptera рода *Empis* (Кустов, Шамшев, 2013); по подроду *Lissemphis* рода *Empis* (Shamshev, Kustov, 2013). Обобщение данных позволило осуществить анализ распространения эмпидоидов мировой фауны на родовом уровне (Кустов, 2013 а). Проведен анализ распространения 60 видов мух-толкунчиков подрода *Xanthempis*, обитающих на территории Палеарктики, по результатам которого определены 8 элементарных фаун и выделены 4 центра видообразования, а также показана высокая самобытность кавказской фауны (Кустов, 2013 б). В 2014 г. опубликованы обзорные статьи по группам видов рода *Empis* – pennipes (Кустов, Шамшев, 2014) и nigripes (Kustov, Shamshev, 2014); годом

позже – кавказским представителям рода *Platypalpus* (Kustov et al., 2015); палеарктической фауне рода *Hybos* (Shamshev et al., 2015); по роду *Wiedemannia* (Kustov, Zhrebilo, 2015). В 2016 г. была опубликована монография «Кавказ как центр видового разнообразия эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) в Палеарктике», где приведен полный таксономический список эмпидоидов Кавказа (Кустов, 2016).

ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная часть материала для работы получена в результате сборов автора на территории Кавказа в период с 1996 по 2016 г. Кроме этого были использованы материалы коллекционных фондов России и других стран. Все авторские сборы производились на территориях Большого Кавказа и Западного Закавказья, горная часть которых практически целиком лежит в пределах Евксинской горной провинции Европейской неморальной области, равнинная – Причерноморской равнинной провинции Скифской области Палеарктики (Емельянов, 1974). Положения и выводы, сформулированные в данной работе, построены именно на этих материалах, однако дополнительно были учтены и коллекционные материалы с территории Восточного Закавказья.

Изучение эмпидоидов проводилось в различных ландшафтных зонах региона в процессе маршрутных и стационарных исследований, с применением различных способов, в 4 странах региона: в Российской Федерации (Ростовская область, Краснодарский край, Ставропольский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия – Алания и Калмыкия), в Абхазии, Южной Осетии и Грузии. Всего за период исследований собрано и просмотрено более 60 000 особей эмпидоидных двукрылых.

В процессе работы основными способами полевого сбора были кошение с помощью энтомологического сачка, применение эксгаустера, ловчих пробирок, ловчих чашек Мерике, ловушек Малеза, светоотражающих поверхностей, дыма, светоловушек и воронковидных ловушек (в целом по: А.А. Штакельбергу (1969), К.К. Фасулати (1971), Э.П. Нарчук (2003), с некоторыми авторскими изменениями и дополнениями).

Определение производили при помощи микроскопов Микромед MC2 Zoom и Leica M 60. Для изготовления иллюстраций мух и деталей строения их фотографировали при использовании бинокулярного микроскопа Микромед–2, цифровых фотокамеры DCM 900 и фотоаппаратов Panasonic DMC-MZ50 и Canon EOS 70 D с использованием объектива CANON MACRO LENS EF 100 mm. При изготовлении фотографий и рисунков было использовано программное обеспечение Scope Photo 3.0 и Photoshop 6.0, CS6, CC. После подготовки карандашного рисунка с него рисовали копию тушью с использованием рапидографов различной толщины: 0,18 – для щетинок и

особо тонких деталей, 0,35 для контура фаллуса и 0,5 для контуров склеритов.

При приготовлении препаратов гениталий для мацерации и осветления конец брюшка мухи помещали в 10–15% КОН или NaOH на 20–24 часа. После этого препарат промывали холодной водой, на несколько минут помещали в 15% раствор молочной кислоты для инактивации щёлочи, затем снова промывали и помещали в глицерин.

Интерпретация полученных количественных данных производилась в программе Statistica (версии 6.0, 10.0) с применением метода кластерного анализа. Достоверность значений оценивалась путем расчета t-критерия Стьюдента. Кластеризация видовых ареалов производилась с использованием метода полной связи (Манхэттенское расстояние). Для выявления связей между локальными фаунистическими группировками эмпидоидов мы использовали индекс видового сходства Чекановского-Серенсена (Песенко, 1982).

При проведении хорологического анализа следовали разделению суши на 6 царств: Палеарктическое, Неарктическое, Афротропическое, Ориентальное, Неотропическое и Австралийское. Для Палеарктики были использованы схемы районирования наземной биоты А.Ф. Емельянова (1974), некоторые понятия и определения использовались вслед за В.А. Кривохатским (1998), В.А. Кривохатским и А.Ф. Емельяновым (2000).

Описания новых видов подготавливали в соответствии с требованиями Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004). В текстах описаний за основу нами взята терминология, предложенная Дж. Мак-Альпайном (McAlpine, 1981), а для антенн – Б. Штукенбергом (Stuckenberg, 1999). Гомология склеритов гениталий самца принята по Б. Синклеру (Sinclair, 2000).

Большая часть исследованного материала по эмпидидам находится в коллекции автора, хранящейся на кафедре зоологии ФГБОУ ВО «КубГУ». Голотипы описанных новых видов, а также часть паратипов по некоторым из них переданы на хранение в коллекционный фонд Зоологического института РАН.

ГЛАВА 4 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭМПИДОИДОВ

4.1 Классификация эмпидоидов

Монофилия Empidoidea была установлена Гриффитсом (Griffiths, 1972) и ныне считается доказанной на основании ряда морфологических особенностей. Долгое время к надсемейству Empidoidea относили два семейства – Empididae и Dolichopodidae (Городков, Ковалев, 1969). Сегодня подобной точки зрения придерживаются китайские исследователи (Yang, Zhang, 2007). В настоящее время почти общепринятой является система Empidoidea, предложенная Б. Синклером и Дж. Каммингом (Sinclair,

Cumming, 2006). Она включает пять семейств (Atelestidae, Empididae, Brachystomatidae, Hybotidae, Dolichopodidae) и 4 рода неясного систематического положения (*Anthepiscopus* Becker и *Iteaphila* Zetterstedt (= группа родов *Iteaphila*), *Homalocnemis* Philippi, *Oreogeton* Schiner). Последним некоторыми авторами дается статус отдельных семейств, т.е. Homalocnemiidae и Oreogetonidae (Pape et al., 2011): эта схема принята нами в диссертационной работе.

В § 4.2–4.6 диссертации приводится морфологическая характеристика надсемейства Empidoidea и входящих в него таксонов, в целом по М. Chvála (1983), И. Шамшеву (2001 а–в); В. Sinclair & J. Cumming (2006).

ГЛАВА 5 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА ЭМПИДОИДОВ КАВКАЗА

5.1 Видовой состав эмпидоидов Кавказа и динамика его исследования

Результатом исследований стало обнаружение на Кавказе представителей 4 семейств и 37 родов эмпидоидов, относящихся к 263 видам, аннотированный список которых содержится в приложении А. Впервые на территории Кавказа были найдены представители семейств Atelestidae и Brachystomatidae, зарегистрированы 14 новых для региона родов *Hormopeza*, *Anthepiscopus*, *Dryodromia* (Empididae), *Chvalaea*, *Trichinomyia*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Euthyneura*, *Symbalophthalmus*, *Elaphropeza* (Hybotidae), *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromia* (Brachystomatidae) и *Atelestus* (Atelestidae), впервые указаны 4 подрода из рода *Empis* (*Coptophlebia*, *Kritempis*, *Anacrostichus*, *Lissemphis*), описано 54 новых для науки вида (20,5 % от выявленного таксономического состава Кавказа), из которых 38 относятся к семейству Empididae и 16 – к семейству Hybotidae. В п. 5.1.2, 5.1.4, 5.1.6, 5.1.8 и 5.1.9 приведены ключи для определения кавказских родов эмпидоидов из различных семейств и указаны ссылки на опубликованные определительные таблицы видов.

5.1.1 Семейство Empididae – толкунчики

На Кавказе обитают 168 видов из 3 подсемейств (Empidinae, Hemerodromiinae, Clinocerinae) и 15 родов (*Anthepiscopus*, *Chelifera*, *Chelipoda*, *Clinocera*, *Dolichocephala*, *Dryodromia*, *Empis*, *Hemerodromia*, *Hilara*, *Hormopeza*, *Iteaphila*, *Kowarzia*, *Rhamphomyia*, *Trichoclinocera*, *Wiedemannia*); при этом 3 рода (*Hormopeza*, *Anthepiscopus*, *Dryodromia*) были указаны для региона впервые. Самыми многочисленными родами являются *Empis*, включающий 86 видов, *Hilara* – 25 видов, *Rhamphomyia* – 24 вида и *Wiedemannia* – 13 видов; остальные роды насчитывают от 1 до 4 видов. В общей сложности 38 видов эмпидид (22,6 % от их общего числа) были описаны как новые для науки. Наибольшее количество новых таксонов было описано в роде *Empis*; из подрода *Lissemphis* описаны оба известных с Кавказа вида, из подрода *Leptempis* – 7 из 10 видов, из номинативного подрода – 17 из

32 видов, а из подрода *Xanthempis* – 6 из 17 видов, а представители подродов *Coptophlebia*, *Kritempis*, *Anacrostichus* и *Lissemis* впервые указаны для региона.

Впервые для Кавказа указаны 38 видов (22 % фауны). Еще 12 видов за последние годы были описаны или указаны с Кавказа другими исследователями (Shamshev, 2006; Chvála, 2012; Çiftçi, 2012; Sinclair, Shamshev, 2014; Shamshev, Sinclair, 2009). Кроме того, нами были обнаружены 25 видов, новых для фауны России.

В п. 5.1.3 изложены некоторые таксономические замечания по составам и характеристикам видовых групп эмпидид подрода *Empis* s. str., включающие изменения и дополнения существующих описаний на основании изучения кавказского материала. Фауна эмпидид Кавказа включает виды *Empis* s. str. из трех групп, для которых нами были подготовлены изменения и дополнения описаний (Кустов, Шамшев, 2013; 2014; Kustov, Shamshev, 2015).

5.1.3.1 Группа видов *pennipes*. М. Хвала (Chvála, 2012) опубликовал ревизию группы видов *E. pennipes* из Европы, включая Кавказ, в которой перечислил ряд характеризующих ее признаков. Проведенный нами анализ кавказского материала выявил возможность различного толкования некоторых приводимых признаков. Кроме этого нами были обнаружены на Кавказе и описаны новые для науки виды из рассматриваемой группы, морфологические особенности которых не вписываются в предложенную схему не только для этой видовой группы, но и для таксонов *Empis* s. str. в целом. Впервые был описан вид группы *pennipes* с полностью желтым телом – *Empis batumiensis*; также впервые был описан самый мелкий представитель группы *pennipes* – *Empis caucasimontanus* (Кустов, Шамшев, 2014), что расширило морфологическую характеристику группы. Считаем, что среди всех характеристик наиболее информативными для *E. pennipes* являются особенности структуры терминалий самца. Нами опубликованы уточненный диагноз группы и ключ для идентификации 17 кавказских видов (Кустов, Шамшев, 2014).

5.1.3.2 Группа видов *nigripes*. Группа видов *E. nigripes* была выделена О. Сыроваткой (Syrovátka, 1991) по признаку модифицированного восьмого тергита брюшка самцов, который несет бугорок или вырост, однако состав группы сегодня остается дискуссионным. Наши данные, основанные на изучении кавказского материала, показывают, что группа видов *nigripes* должна быть существенно расширена за счет включения таксонов, не имеющих выростов на 8-м тергите, при этом сходных по совокупности других, характеризующих указанную группу, морфологических признаков. Опубликовано уточненный диагноз группы и ключ для идентификации 10 кавказских видов (Кустов, Шамшев, 2014).

5.1.3.3 Группа видов *chioptera*. До настоящего времени в Палеарктике было известно 19 видов группы *chioptera*, из которых 6 известны с территории России и только 2 найдены на территории Кавказа в Кабардино-

Балкарии (Barták, Syrovátka, 1983). В результате проведенных исследований на территории Кавказа обнаружены и описаны три новых для науки вида и указаны еще два, ранее отсюда не известных (Кустов, Шамшев, 2013). Анализ кавказского материала не выявил существенных противоречий с существующей (Syrovátka, 1980, 1991 b) характеристикой видовой группы. Опубликован ключ для идентификации 7 кавказских видов группы (Кустов, Шамшев, 2013).

5.1.5 Семейство Hybotidae – гиботиды

На территории Кавказа установлено обитание 91 вида Hybotidae, которые относятся к 5 подсемействам (Trichiniinae, Hybotinae, Ocydromiinae, Oedaleinae, Tachydromiinae) и 18 родам (*Trichina*, *Trichinomyia*, *Bicellaria*, *Hybos*, *Chvalaea*, *Leptopeza*, *Ocydromia*, *Oropezella*, *Euthyneura*, *Oedalea*, *Symbalophthalmus*, *Platypalpus*, *Tachypeza*, *Tachydromia*, *Crossopalpus*, *Drapetis*, *Chersodromia*, *Elaphropeza*), причем роды *Chvalaea*, *Trichinomyia*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Euthyneura*, *Symbalophthalmus* и *Elaphropeza* приведены для региона впервые. Самым многочисленным родом является *Platypalpus*, насчитывающий 47 видов (51,6 % гиботид региональной фауны). Остальные роды значительно беднее: *Tachydromia* – 7 видов, *Chersodromia* и *Bicellaria* – по 6 видов, в роде *Oedalea* – 5 видов. На долю остальных 13 родов гиботид приходится 20 видов.

За период наших исследований 16 видов гиботид были описаны как новые для науки, в том числе 14 в роде *Platypalpus*, 2 вида относятся к другим родам. Впервые для Кавказа нами были приведены 34 вида гиботид; 14 видов явились новыми для фауны России.

5.1.6 Семейство Brachystomatidae – брахистоматиды

Первый представитель семейства Brachystomatidae – *Trichopeza longicornis* указан для Кавказа с территории заказника «Камышанова Поляна» (Гладун, Кустов, 2010). В дальнейшем были обнаружены виды еще двух родов – *Gloma fuscipennis* и *Heleodromia immaculata* (Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013). Всего в настоящий момент для региональной фауны известны 3 вида из 3 родов брахистоматид.

5.1.8 Семейство Atelestidae – ателестиды

На Кавказе известен единственный вид этого семейства – *Atelestus pulicarius* (Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013).

5.1.10 Итоги исследования таксономического состава

Подводя итоги, следует отметить, что с 2006 по 2016 г. на территории Кавказа выявлено больше таксонов, чем за весь предшествующий период исследований. Так, на первом этапе изучения группы (около 100 лет) было описано и указано только 17 видов, на втором этапе (более 40 лет) – 101 вид, на третьем – 142 новых или не указанных ранее вида – 55% региональной фауны. На рисунке 1 показана динамика накопления сведений о фауне кавказских эмпидоидов за все время проведения исследований.

5.2 Таксономическое богатство эмпидоидов в мировой фауне, в Палеарктике и на Кавказе: сравнительный анализ

Эмпидоиды представлены во всех зоогеографических царствах. Нами был проведен анализ распространения 62 родов семейства Empididae и 62 родов семейства Hybotidae, известных на сегодняшний день в мировой фауне (Кустов, 2013 а). Было показано, что максимальным таксономическим разнообразием характеризуются Неотропическое (60 родов) и Австралийское (53 рода) царства, которым свойственен также и высокий уровень родового эндемизма (40 и 38% соответственно). Палеарктическое царство по своему таксономическому разнообразию находится на третьем месте и насчитывает 49 родов с уровнем эндемизма 20,7%. При этом Кавказ (440 000 км²), составляющий лишь незначительную часть (1/115) территории Палеарктики (50 639 281 км²), населяют представители 33 родов эмпидид и гиботид, что составляет 67,4% от всей палеарктической фауны. Эти цифры свидетельствуют о значительном многообразии Кавказа и обитании здесь большого числа таксонов эмпидоидов.

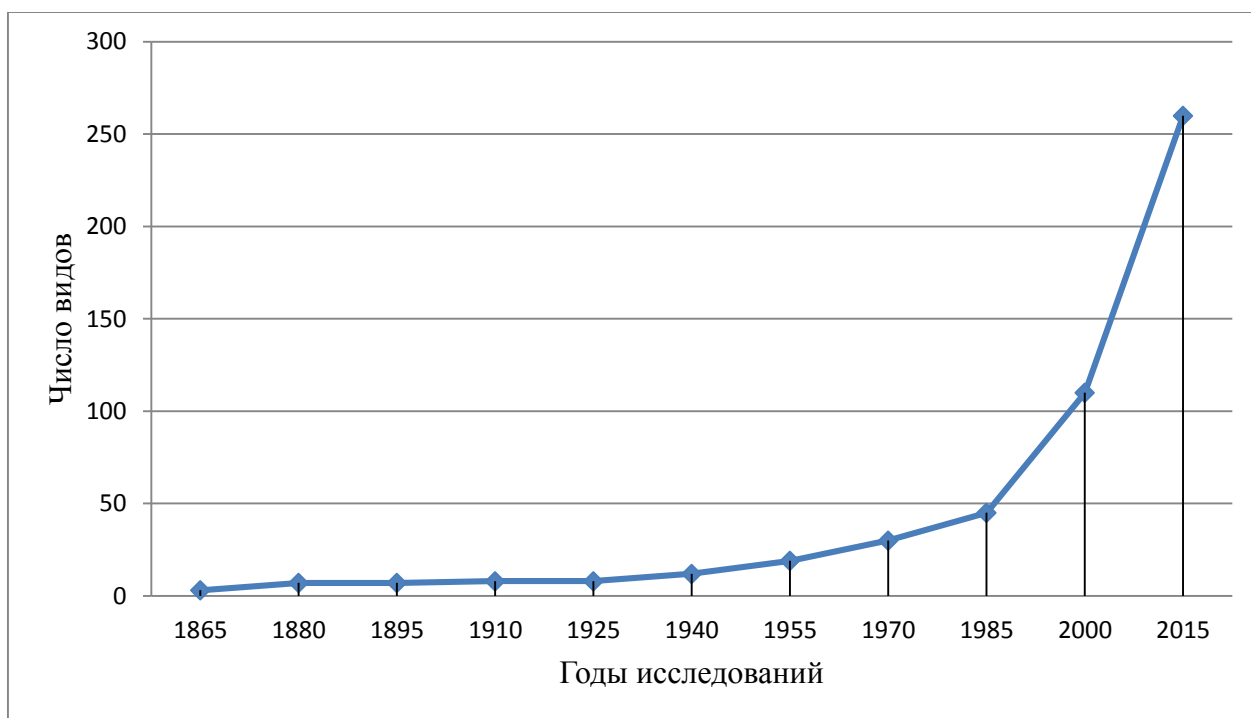


Рисунок 1 – Динамика накопления сведений о видовом составе кавказских эмпидид за весь период исследований (по: Кустов, 2016).

5.3 Хорологический анализ фауны эмпидоидов Кавказа

Разнообразие природных условий Кавказской горной страны послужило одной из основных причин исключительного таксономического богатства эмпидоидов в этом регионе. Для создания общей картины их распространения был проведён ареалогический анализ с использованием всех сведений об обитании каждого вида (данные о распространении

приведены в аннотированном списке, приложение А). При сравнении ареалов 263 видов из 4 семейств была проведена кластеризация по сходству их распространения в различных хоронах. Первоначальное разделение всех видов по характеру их ареалов на 2 больших кластера, Бореально-неморальный и Неморально-субтропический, проиллюстрировало общую структуру фауны Кавказа. Около трети обитающих здесь видов (98, или 37,3% от общего числа) обладают широкими ареалами, значительная часть которых лежит севернее, в пределах одной или нескольких провинций Бореальной области Палеарктики, однако абсолютное большинство (165 видов, 62,7%) демонстрирует более южный тип распространения с заметным преобладанием региональных эндемиков и субэндемиков. Дальнейшее ветвление кладограммы продемонстрировало обособление 5 кластеров, в свою очередь разделившихся на 9 основных групп ареалов: Европейско-сибирские – 5 видов (1,9%); Западно-палеарктические – 12 видов (4,6%); Европейско-скифские – 41 вид (15,6%); Европейские неморальные – 40 видов (15,2%); Восточно-палеарктические – 1 вид (0,4%); Кавказско-скифские – 14 видов (5,3%); Кавказско-неморальные – 136 видов (51,7%); Широкосредиземноморские – 1 вид (0,4%); Гесперийско-неморальные – 13 видов (4,9%).

Проведенное нами исследование позволило сделать следующие заключения: 1) фауна Empididae, Hybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae Кавказа является преимущественно европейской, со значительным участием в ее формировании автохтонных элементов; 2) эндемизм региональной фауны эмпидоидов чрезвычайно высок, достигает в настоящее время 45,6%; 3) все виды кавказских эмпидоидов, не являющиеся эндемичными для Кавказа, за единственным исключением (*Empis pleurica*), обитают также на территории Европы.

Результаты хорологического анализа свидетельствуют о том, что Кавказ является одним из крупнейших центров видового разнообразия и, вероятно, видообразования эмпидоидных двукрылых на территории Палеарктики. Для проверки этого положения мы провели анализ общего распространения некоторых таксонов эмпидоидов с учетом не только кавказских, но и всех известных для территории Палеарктики видов, результаты которого приведены в § 5.5.

5.4 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидоидов на Кавказе и сопредельных территориях

Исследование распространения эмпидоидных двукрылых на Кавказе и на соседних с ним территориях позволило провести сравнение локальных ареалов эмпидоидов в пределах региона и оценить уровень сходства – различия локальных региональных группировок. Нами были использованы сведения о распространении таксонов из различных подродов рода *Empis*: *Euempis*, *Kritempis*, *Leptempis*, *Lissemis*, *Pachymeria*, *Polyblepharis*, *Xanthempis*, локальные ареалы которых в пределах всего Кавказа и его

окрестностей (Крымский полуостров, Северный Иран и др.) изучены наиболее полно (Гладун, Кустов, 2015; Кустов, 2016; Кустов, Гладун, 2016, Kazerani et al., 2014).

Показано, что Кавказ представляет собой неоднородное в фаунистическом отношении образование, однако еще большие различия продемонстрировали сопредельные с ним регионы. Анализ уровня сходства группировок эмписов Кавказа и сопредельных территорий позволил выделить в составе исследуемой поверхности суши пять участков, различных по уровням фаунистического сходства: 1. Равнинный степной Крым и степное Предкавказье (внутри этого участка Восточное Предкавказье характеризуется более значительными различиями). 2. Большой Кавказ и Колхидская низменность (в составе участка восточная часть Большого Кавказа более самобытна). 3. Малый Кавказ и Армянское нагорье. 4. Горный Крым. 5. Талыш и Кура-Араксинская низменность (рисунок 2). Границы этих участков в целом совпадают со схемой биогеографического районирования Палеарктики (в части Кавказа), предложенной А.Ф. Емельяновым (1974), имеющиеся частные различия обсуждаются в тексте диссертации.

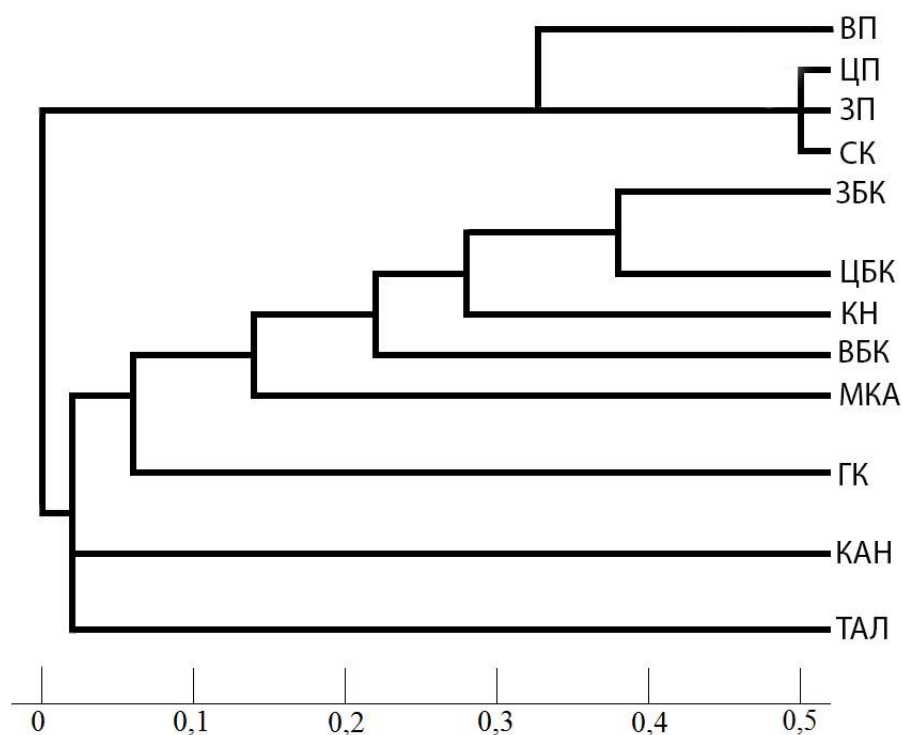


Рисунок 2 – Дендрограмма фаунистического сходства группировок исследуемых таксонов, обитающих в различных частях Кавказа и на сопредельных территориях. Обозначения: степной Крым – СК, горный Крым – ГК, равнинное степное Предкавказье: Западное – ЗП, Центральное – ЦП, Восточное – ВП, участки Большого Кавказа: Западный – ЗБК, Центральные – ЦБК, Восточный – ВБК, Колхидская низменность – КН, Кура-Араксинская низменность – КАН, Малый Кавказ и Армянское нагорье – МКА, Талыш – ТАЛ.

5.5 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидоидов в Палеарктике

С целью сформулировать аргументированный ответ на вопрос о том, действительно ли Кавказ является одним из центров видового разнообразия и видообразования на территории Палеарктики, нами были предприняты попытки проанализировать распространение некоторых таксонов эмпидоидов на подродовом и родовом уровнях. В диссертационной работе исследование вопроса об уникальности фауны Кавказа проводилось нами не в направлении от видового разнообразия региона, а в направлении изучения глобального распространения какого-либо таксона и доли кавказских автохтонов в его сложении. Нами были выбраны небольшие таксоны, видовой состав которых на Кавказе более или менее выяснен, которые также достаточно полно изучены на территории Палеарктики. К ним отнесены два подрода эмпидид рода *Empis* (*Leptempis* и *Xanthempis*), а также род *Hybos* (*Hybotidae*). Результаты таких исследований были опубликованы нами в нескольких статьях (Кустов, 2012 а, 2013 б; Shamshev et al., 2014, 2015, Кустов, 2016).

Анализ состава элементарных фаун, включающий оценку видового разнообразия и доли автохтонных видов, позволил выделить для 37 видов подрода *Leptempis* пять четких центров видообразования: Среднеевропейский, Иберийский, Латинский, Эгейский и Кавказский (Кустов, 2012 а). При этом наиболее самобытным является Кавказский центр: 7 из 11 обитающих здесь видов (64%) являются его эндемиками, что позволяет рассматривать Кавказ как важный центр видообразования для этого таксона, характеризующийся высокой степенью автохтонности фауны.

Представители подрода *Xanthempis* известны только в пределах Палеарктики, где насчитывается 60 видов. Полностью эндемичны Атласская и Приморско-Японская элементарные фауны. Высок эндемизм и одной из самых южных – Евксинской элементарной фауны (94%). По результатам исследования выделено четыре центра видообразования таксона в Палеарктике. Среди них крупный Евксинский центр (с уровнем эндемизма 94%) демонстрирует глубокую самобытность кавказских видов и, на наш взгляд, служит иллюстрацией утверждения о том, что Кавказ является не только центром видового разнообразия, но и центром видообразования *Xanthempis*.

Род *Hybos* имеет всесветное распространение и на территории Палеарктики представлен 23 видами; для Европы отмечены лишь 4 вида. Анализ распространения палеарктических видов *Hybos* позволил выявить два крупных фаунистических комплекса: Европейско-Среднеазиатский и Восточно-Азиатский (Shamshev et al., 2015). Европейско-Среднеазиатский комплекс включает 8 видов, лишь 3 из которых известны из разных регионов Европы, при этом лишь *H. femoratus* встречается на Кавказе, где также отмечен и субэндемичный *H. vagans*. Следует отметить, что несмотря на малочисленность видов Европейско-Среднеазиатского комплекса,

большинство из них эндемичны для тех или иных территорий, что позволяет говорить об одноименном центре видообразования рода.

Такая ситуация в целом согласуется с распространением двух других, рассмотренных ранее таксонов – *Xanthempis* и *Leptempis*. Исследование глобального распространения эмпидоидов на подродовом и родовом уровнях показало, что на территории Кавказа формируются элементарные фауны этих таксонов, так же как и то, что Кавказ в настоящее время является одним из важных центров видообразования на территории Западной Палеарктики.

ГЛАВА 6 ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ КАВКАЗА

6.1 Вероятные пути формирования фауны эмпидоидов Кавказа

Палеонтологические материалы свидетельствуют об обособлении общего предка Empidoidea около 170 млн лет назад (на стыке Байосского и Батского веков, юра) (Urlich, 2003) как монофилетической группы, сестринской Cyclorrhapha (Grimaldi, Engel, 2005). Однако для реконструкции истории становления фауны Кавказа важен период с момента последнего поднятия его территории, приведший к образованию Эльбурс-Копетдагской суши, располагавшейся на месте современной восточной части Малого Кавказа и продолжавшейся далее на восток (Попов и др., 2009). Поскольку к моменту формирования Кавказа основные высшие таксоны эмпидоидов были уже давно сформированы, его нельзя рассматривать как центр их происхождения. Это подтверждается отсутствием эндемичных для Кавказа семейств, подсемейств, триб и даже родов. Здесь сформировался лишь достаточно молодой центр видообразования.

Вероятно, заселение Кавказа эмпидоидами происходило в несколько этапов, однако наиболее существенным является послеледниковый период. Первоначальное заселение Кавказа может быть датировано временем его последнего поднятия. Островной характер древнего Кавказа вряд ли служил непреодолимым препятствием для его заселения хорошо летающими насекомыми, которое могло происходить как со стороны Анатолийской суши и Понтида с юго-запада, так и со стороны Центрально-Афганской возвышенности и Эльбурс-Копетдагской суши с юго-востока. Вероятно, с дальнейшим поднятием суши Кавказа стало возможным непосредственное проникновение таксонов с территории Русской равнины, преимущественно со стороны бассейна Дона через сокращающиеся площади Скифского моря.

Поднятие суши к концу верхнего миоцена привело к образованию равнинных, горных и высокогорных ландшафтов, а исчезновение водных преград с юга, со стороны Передней Азии, и их сокращение с севера, со стороны Восточно-Европейской равнины, значительно расширили возможности заселения Кавказа, как из Европы, так и из Азии. При похолодании конца среднего плиоцена территория Кавказа оказалась в умеренной зоне: именно в конце неогена – начале четвертичного периода

должно было начаться формирование современного таксономического облика фауны эмпидоидов. Очевидно, важными факторами в эволюции кавказских видов явились серии четвертичных оледенений, особенно рисского (230–187 тыс. лет назад) и вюрмского (около 110–10 тыс. лет назад), которые придавали заселению Кавказа «маятниковый» характер. В результате в горах Кавказа сформировалось население из бореальных таксонов, ныне обитающих в более высоких широтах Палеарктики. Некоторые виды, очевидно, попали на Кавказ позже через Переднюю Азию. Примерами такого типа заселения могут служить среднеевропейско-кавказские виды *Empis crassa*, *Wiedemannia beckeri*, *Oedalea montana*, *Oe. austroholmgreni*, *Chvalaea sopianae*, *Platypalpus baldensis*, *P. caroli*, *P. nigrinus*, *P. rapidoides*, *Tachypeza yinyang*, а также *Wiedemannia ivkovichi* – высокогорный двойник вида *Wiedemannia horvati* из высокогорий Сьерра-Невады (Испания). В более позднее время отступление ледников и потепление климата привели к образованию преграды – полосы степного ландшафта в Предкавказье и юго-восточной Европе, очевидно, непреодолимой для бореальных и неморальных видов. Интересно присутствие на Кавказе и представителей некоторых реликтовых родов эмпидоидов, к каковым относятся *Iteaphila kubaniensis*, *I. caucasica*, *Anthepiscopus* sp. 1, *Dryodromia testacea*, *Heleodromia immaculata*, *Gloma fuscipennis*, *Atelestus pulicarius* и *Trichopeza longicornis*. При этом первые 3 вида являются эндемичными для региона.

Отступление ледников открыло возможности и для распространения небольшой группы видов эмпидоидов, тяготеющих к степным типам ландшафтов. Типичными обитателями степей и лесостепей Предкавказья являются *Empis albicans*, *E. eumera*, *E. skufini*, *E. temryukiensis* и *Platypalpus arzanovi*, известные также из Восточной Европы, Крыма и Поволжья.

Расселение гесперийских видов, по-видимому, происходило не только под влиянием динамики оледенений: вероятно, их проникновение на Кавказ шло по южному побережью Черного моря, однако в климатически благоприятные периоды могло осуществляться и по его северному побережью. К числу таких таксонов относятся обитающие как на Кавказе, так и в Средиземноморье *Empis sericans*, *E. pleurica*, *E. calcarata*, *E. mediterranea*, *E. subclavata*, *E. obscuripes*, *E. haemi*, *E. confusa*, *Rhamphomyia kerteszi*, *Chersodromia curtipennis*, *Ch. pontica*.

Переднеазиатская фауна на территории Кавказа представлена слабо. Меньшая представленность эмпидоидов в горах Закавказья, по сравнению с ландшафтами Большого Кавказа, частично объясняется значительно более жарким и засушливым климатом, неблагоприятным для эмпидоидов. Большинство обитающих здесь видов (*Empis azerbaijanica*, *E. talyshensis*, *E. adzharica*, *E. assalemensis*, и др.) известно только с территории Закавказья, однако существует высокая вероятность их более широкого распространения, поскольку фауны эмпидоидов соседних стран, например Ирана и Турции, все еще слабо изучены.

Рассмотрение Кавказа как источника широкого расселения возникших здесь таксонов маловероятно. Конечно, некоторые виды могли в четвертичное время заселить прилегающие районы Передней Азии, например *Empis euxinus* и *E. grisea*, обитающие как на Кавказе, так и в Турции, а в номинативном подроде – *Empis daronicola*, описанный из Малой Азии, но широко распространенный и на Кавказе (Кустов, Шамшев, 2013). А вот проникновение кавказских видов на территорию Европы, по-видимому, следует исключить.

Большинство автохтонных для Кавказа таксонов, вероятно, являются неозэндемиками четвертичного периода. Их становление связано с процессами гляциации и дегляциации среднего и верхнего плейстоцена, хотя вполне возможно и существование более молодых эндемиков голоценового возраста. Вероятной иллюстрацией продолжающегося процесса видообразования, по-видимому, служит изменчивость видов *Empis (Leptempis) kubaniensis* и *Empis (Empis) daronicola*, собранных в различных местах Кавказа и Турции (Кустов, 2011б; Кустов, Шамшев, 2014). Оба вида демонстрируют значительные морфологические различия у особей, принадлежащих к разным локальным популяциям, что может свидетельствовать об интенсивных микроэволюционных процессах, проходящих и в настоящее время.

Более древние виды кавказской фауны с обширным палеарктическим распространением относятся к родам *Hormopeza*, *Iteaphila*, *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromyia* и др. Представители трех последних родов известны из балтийского янтаря (Ulrich, 2003, Кустов, 2015 с).

6.2 Экологическое видообразование как возможный путь формирования разнообразия эмпидоидов Кавказа

Анализ зависимости окраски тела у видов рода *Empis* от фенологии показал тенденцию к ее осветлению при переходе от весеннего периода лёта к летнему. При сопоставлении типа окраски скутума у видов из весенней и летней фенологических групп выяснилось, что весенние виды отличаются значительным преобладанием черной окраски над жёлтой (*E. adriani*, *E. shamshevi*) либо наличием срединной чёрной полосы (*E. alanica*) или двух пар тёмных пятен (*E. zamotajlovi*), тогда как летние виды имеют полностью жёлтый скутум. Полученные данные о тенденции к осветлению окраски у видов эмпидид при переходе от весеннего периода лёта к летнему могут служить индикатором процессов видообразования, детали которого требуют более глубокого изучения. Во всяком случае доминирование жёлтой окраски тела над черной явно связано со сдвигом сроков лёта с более прохладного весеннего к более тепловому летнему периоду у видов, формирование которых происходило на Кавказе.

ГЛАВА 7 ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ЭМПИДОИДОВ КАВКАЗА

7.1 Эмпидоиды в сложении фауны двукрылых

В результате комплексного анализа таксономического состава и численности двукрылых насекомых (на примере типичных горнолесных сообществ территории заказника «Камышанова Поляна», Северо-Западный Кавказ) путем применения ловушек Малеза дана оценка доли эмпидоидных двукрылых в сложении диптерофауны изучаемого региона (Михайличенко, Кустов, 2012). Установлено, что двукрылые представлены 71 семейством, из которых 18 принадлежат к Nematocera и 53 – к Brachycera. Статистический анализ данных по общей численности представителей различных семейств позволил достоверно разделить их на три кластера – немногочисленные (средняя сумма частот равна 0,49), обычные (средняя сумма частот равна 5,01) и массовые (средняя сумма частот равна 27,66). При этом численность представителей ключевых семейств эмпидоидов – Empididae и Hybotidae составила 8,4 % и 8,1 % соответственно, что в совокупности составляет 16,5 % от общей численности собранных короткоусых двукрылых. Этот факт свидетельствует, что эмпидоиды являются массовыми ландшафтными насекомыми в горнолесных сообществах Большого Кавказа.

7.2 Высотно-поясное распределение

Приведены сведения по высотному распределению эмпидоидов на Большом Кавказе и обсуждаются возможные причины бедности либо богатства населения различных горных поясов. Минимальное таксономическое разнообразие демонстрирует пояс равнин и предгорий – 103 вида из 14 родов, что составляет 39 % кавказской фауны, и высокогорный пояс – 105 видов из 21 рода (40 % фауны). Низкогорный и среднегорный пояса показывают более значительное разнообразие – 112 видов из 22 родов (42 % фауны) и 137 видов из 27 родов (52 % фауны), что является следствием мезофильности и неморальности абсолютного большинства таксонов эмпидоидов.

7.3 Ландшафтное распределение

Нами был проведен анализ для пяти основных укрупненных ландшафтных типов, каждый из которых находится в пределах одного или нескольких высотных поясов.

1. Степные и полупустынные насчитывают 35 видов, среди которых 19 из 3 родов относятся к Empididae и 16, также из 3 родов – к Hybotidae, 19 видов эмпидоидов обитают только в данном типе сообществ, что составляет 54,3 % – это более половины таксонов. В их числе можно привести такие наиболее характерные, маркерные степные таксоны, как эндемичные *Empis temryukiensis*, *Platypalpus arzanovi*; субэндемичные *Empis skufini* и *E. eumera*; а также населяющие прибрежную зону Азовского и части Черного моря эндемичные виды *Chersodromia isabellae* и *Ch. nikolayi*.

2. Аридные редколесья и нагорно-ксерофитная растительность. Население обитающих здесь эмпидоидов насчитывает 49 видов. Среди них 32 вида из 3 родов относятся к Empididae и 17 видов из 8 родов – к Hybotidae. Только в данном типе сообществ встречается 3 вида (6 %). Маркерными таксонами для этих форм ландшафта являются эндемики Кавказа *Empis assalemensis*, *E. talyshensis*, а также более широко распространенные *E. contigua* и *E. calcarata*.

3. Равнинные и низкогорные широколиственные леса. Здесь зарегистрировано 120 видов из 19 родов: 85 видов из 8 родов Empididae, 1 вид Atelestidae и 34 вида из 10 родов Hybotidae; 24 вида (20 %) обитают только в данном типе сообществ. Из них в качестве маркерных таксонов выделены: охраняемый на территории Краснодарского края *Empis apicalis*, уникальный представитель с желтым телом, закавказский *E. batumiensis*, характерный предгорный черный весенний вид *E. hirta*, реликтовые виды *Iteaphila caucasica*, *I. kubaniensis*, а также *E. ladae*, *Rhamphomyia caucasica*, *Wiedemannia klausnitzeri*, *Platypalpus kintrishiensis*, *Tachydromia caucasica* и субэндемичный *Empis euxinus*.

4. Среднегорные смешанные леса насчитывают 146 видов: 86 видов из 13 родов к Empididae, 56 из 14 родов Hybotidae 3 из 3 родов, Brachystomatidae и 1 вид Atelestidae. Самобытность населения формируют 34 вида (23,3 %). В качестве маркерных таксонов нами выделены эндемичные *Hilara caucasica*, *H. psequashae*, *Hemerodromia illiesi*, *Empis kamyshanovensis*, *E. mezikhi*, *Euthyneura zaitsevi*, *Platypalpus akhunensis*, *P. kamyshanovensis*, *P. negrobovi*; субэндемичные *Chvalaea sopiana*, *Tachypeza yinyang*; более широко распространенные *Hormopeza obliterated*, *Dryodromia testacea*, *Gloma fuscipennis*, *Heleodromia immaculata*, *Atelestus pulicarius*, *Elaphropeza ephippiata*.

5. Высокогорное криволесье, субальпийские и альпийские луга. Таксономический список включает 104 вида, среди которых 72 вида из 11 родов Empididae и 32 вида из 11 родов Hybotidae. Только в данном типе ландшафтов зарегистрирован 41 вид эмпидоидов – 39,4 %. Маркерными таксонами являются эндемичные: *Hilara arkhyziensis*, *H. azauensis*, *H. bartáki*, *Trichoclinocera grichanovi*, *Wiedemannia ivkovicæ*, *W. nartshukae*, *Empis abagoensis*, *E. arkhyziensis*, *E. caucasidécora*, *E. caucasimontanus*, *E. caucasipennipes*, *E. cherkessica*, *E. longiphallus*, *E. planti*, *E. annae*, *E. teberdaensis*, *Rhamphomyia dombai*, *Rh. drahomirae*, *Rh. teberdana*, *Platypalpus gazaryani*, *Tachydromia gorodkovi*.

Эмпидоиды на Кавказе в целом являются стенотопной группой, большинство из представителей которой держится в одном типе ландшафта или двух близких типах ландшафтов (85,6 %). Результаты кластерного анализа подтвердили важную роль высотно-поясной составляющей в ландшафтном распределении эмпидоидов: ожидаемая кластеризация обоих типов лесных сообществ на близком уровне объединения не состоялась, что

демонстрирует важность «горного» фактора – пониженной температуры и повышенной влажности и его значения в распределении эмпидоидов.

7.4 Экологические группы эмпидоидов

Фауна эмпидоидов региона была проанализирована на основе общности ландшафтных и топических предпочтений видов. Были выделены следующие группы эмпидид для основных типов ландшафтов: прибрежные (7 видов), характерные для песчаных побережий Азовского, Чёрного и Каспийского морей; степные (15 видов), обитающие в травостое степной растительности; шибляковые (14 видов), живущие на разреженных лесных ландшафтах средиземноморского типа; плейстонные (25 видов), топически и трофически приуроченные к поверхности воды; водные эмпидиды (29 видов), имаго которых связаны с зонами заплеска и брызг, личиночные стадии живут в воде; лесные (162 вида), встречающиеся на стволах деревьев (дендрофилы) и в травостое под пологом леса, опушечных формациях и послелесных полянах (хортофилы); субальпийские (11 видов), характерные для травостоя субальпийского пояса (хортофилы) либо скал и камней, покрытых лишайником (литофилы). Наиболее значительную по таксономическому разнообразию группу образуют лесные виды (162 таксона) – 62% от всей выявленной фауны (рисунок 3).

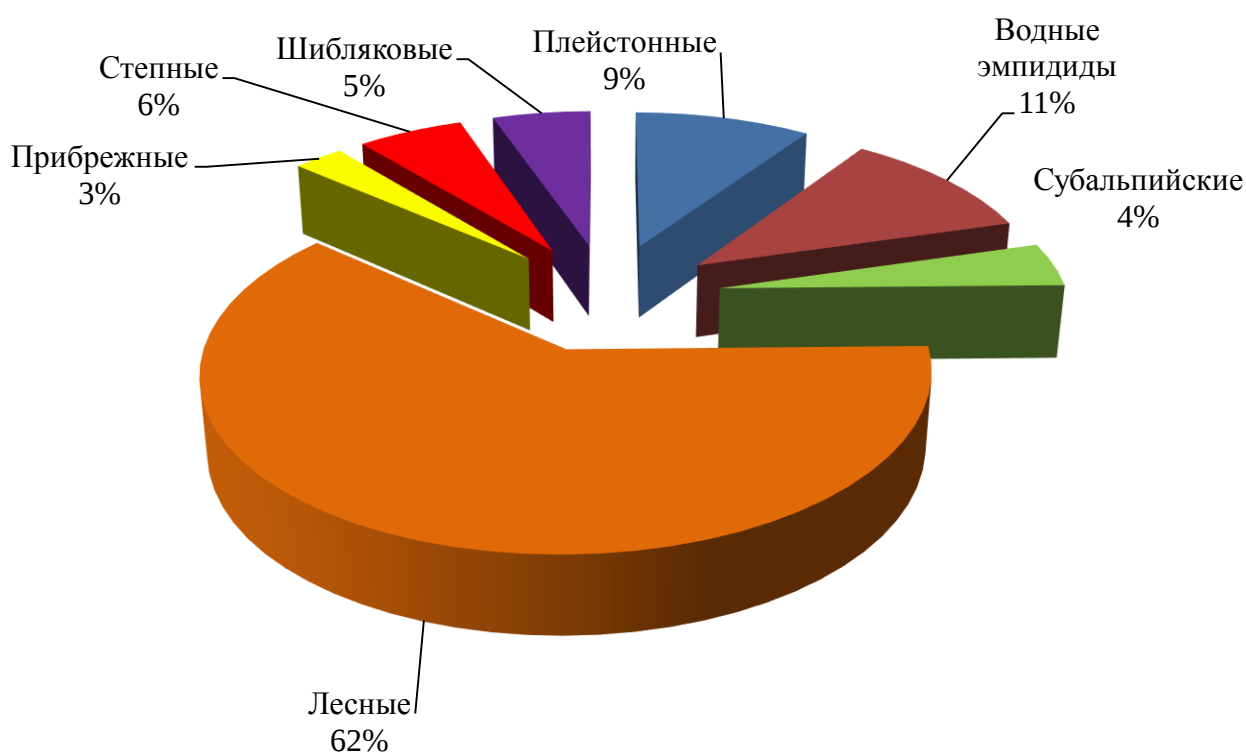


Рисунок 3 – Доли эмпидоидов Кавказа из различных групп.

7.5 Трофические связи

Изучение трофических связей эмпидоидов как на имагинальной, так и на преимагинальной фазе только начато, а для представителей большинства родов они не полны, либо вообще отсутствуют. Трофические связи преимагинальных и имагинальных стадий у эмпидоидов могут различаться. Изначальный тип питания – хищничество, сохранился, по-видимому, у всех ювенильных стадий эмпидоидов, в то время как у имаго хищничество может дополняться другими типами диеты либо быть исключено вовсе. В диссертации проанализированы сведения наблюдений за процессом питания и брачным поведением эмпидоидов Кавказа и на примере различных видов – представителей отдельных семейств, родов и подродов, показаны основные трофические предпочтения. Нами были установлены следующие его разновидности среди таксонов кавказской фауны (Кустов, 2016 б).

1. Хищничество (в том числе с элементами некрофагии). Исходный и повсеместный тип питания для эмпидоидов, характерен для 118 видов (44,8 %). В качестве специальных приспособлений для захвата добычи могут использоваться модифицированные конечности первой или второй пары ног. Добыча захватывается в полете, ловится «из засады», активно настигается на субстратах либо выхватывается с поверхности воды. К облигатным хищникам принадлежат виды семейств Brachystomatidae и Hybotidae (кроме *Euthyneura*), а также представители водных Empididae (Clinocerinae и Hemerodromiinae).

2. Двойственное питание при сочетании хищничества (реже – некрофагии) с нектаро- и палинофагией демонстрируют 136 видов (51,7%) семейства Empididae. Двойственность питания проявляется в их трофических предпочтениях как хищников (перманентных или лишь в период роения) и как посетителей цветков, потребляющих пыльцу и нектар растений.

3. Посещение цветков (нектаро- и палинофагия) является единственным типом питания имаго 6 видов (2,3 %). Этот тип питания отмечен для нескольких родов кавказских эмпидоидов: *Dryodromia* (Empididae); *Anthepiscopus*, *Iteaphila*, (*incertae sedis* среди Empidoidea); *Euthyneura* (Hybotidae).

Для 3 видов эмпидоидов трофические предпочтения не установлены: *Atelestus* (1 вид) (Atelestidae), *Chvalaea* (1 вид) (Hybotidae) и *Heleodromia* (1 вид) (Brachystomatidae).

В целом, исходный тип питания – хищничество, в том или ином виде фигурирует не менее чем у 96,5 % видов кавказской фауны.

7.6 Опылительная деятельность эмпидоидов

Различными исследователями отмечалось активное посещение эмпидоидами разных цветковых растений в целом, однако более конкретных данных немного; полностью отсутствуют сведения о способности этих мух переносить пыльцевые зерна, в соотношении с их численностью. Нами наблюдалось доминирование Empididae среди посетителей цветков в горных

типах ландшафтов. Наиболее адаптированными к питанию на определенных видах цветковых растений являются виды номинативного подрода *Empis*. Многие из них обладают очень длинным и тонким хоботком, идеально подходящим для извлечения нектара длинновенчиковых цветков. Особенно ярко это выражено у видов группы *E. pennipes*, среди которых длина лабрума может в 3 раза превосходить высоту головы, как, например, у *E. (s. str.) ladae* (Кустов, Шамшев, 2014).

Коэволюция с цветковыми растениями у видов номинативного подрода на Кавказе может быть причиной значительного эндемизма высокогорных кавказских видов этой группы, которые не только являются активными посетителями цветков с открытыми нектарниками, но и питаются на длинновенчиковых видах многих цветковых растений, например из семейств *Lamiaceae* и *Boeraginaceae*. Также поведенческим приспособлением к питанию на длинновенчиковых цветках может быть «заползание» в них представителей *Empis* s. str., характеризующихся стройным строением. Направляя вперед хоботок и выгибая голову, они проникают вовнутрь цветка, где дотягиваются до находящихся в глубине нектарников.

Кроме особенностей питания, у эмпидид наблюдается этологическая коэволюция с цветковыми растениями, связанная с возможностью переживания неблагоприятных условий и защитой от хищников (Кустов, Горбунова, 2016).

7.7 Фенология эмпидоидов

На Кавказе, находящемся в значительной степени в умеренном поясе, сезонность лета эмпидоидов выражена повсеместно. При этом наступление зимнего периода лимитирует активность с ноября по февраль, в то же время в различной степени длительные засушливые периоды вносят существенные коррективы в динамику лета в теплое время года на равнинах и предгорной части.

Вылет имаго, как на равнинах, так и в горной части, происходит в марте, однако в равнинной части пик разнообразия приходится на май, в то время как в горной – на июнь-июль. Кроме этого в горной части период активности эмпидоидов является значительно более протяженным в сравнении с равнинами, где к июлю лет практически заканчивается из-за высокой температуры и иссушения местообитаний (рисунок 4).

Эмпидоидные двукрылые в исследуемом регионе являются исключительно весенней группой в равнинной части и весенне-летней группой в горной части. Лет абсолютного большинства видов продолжается 1–2 месяца. Скоротечность лета имаго особенно показательна на равнине: среди 86 обитающих здесь видов у 31 (36 %) время лета составляет до 1 месяца, у 47 (55 %) – от 1 до 2 месяцев и только 8 видов (9 %) имеют продолжительность лета более 2 месяцев. Безусловно, такая динамика объясняется высокой температурой и засухой, характерными для летних месяцев. В горной зоне наблюдается большее число таксонов, имеющих

период лета 3–4 месяца. Виды, проявляющие активность до 1 месяца, составляют чуть более трети – 36 % (83 вида) и этот показатель совпадает с таковым в равнинной зоне. Таксоны с продолжительностью лета от 1 до 2 месяцев представлены 84 видами (36 %), что значительно меньше, чем в равнинной части. При этом 36 видов (16 %) имеют сроки лета от 2 до 3 месяцев, а 20 видов (9 %) – до 4 месяцев. Также в горной части зарегистрированы 9 видов с периодом лета 5–6 месяцев (3 %), что может быть объяснено би- или поливольтичностью этих мух, климатическими условиями гор и возможностью развития в разные сроки на различных высотах.

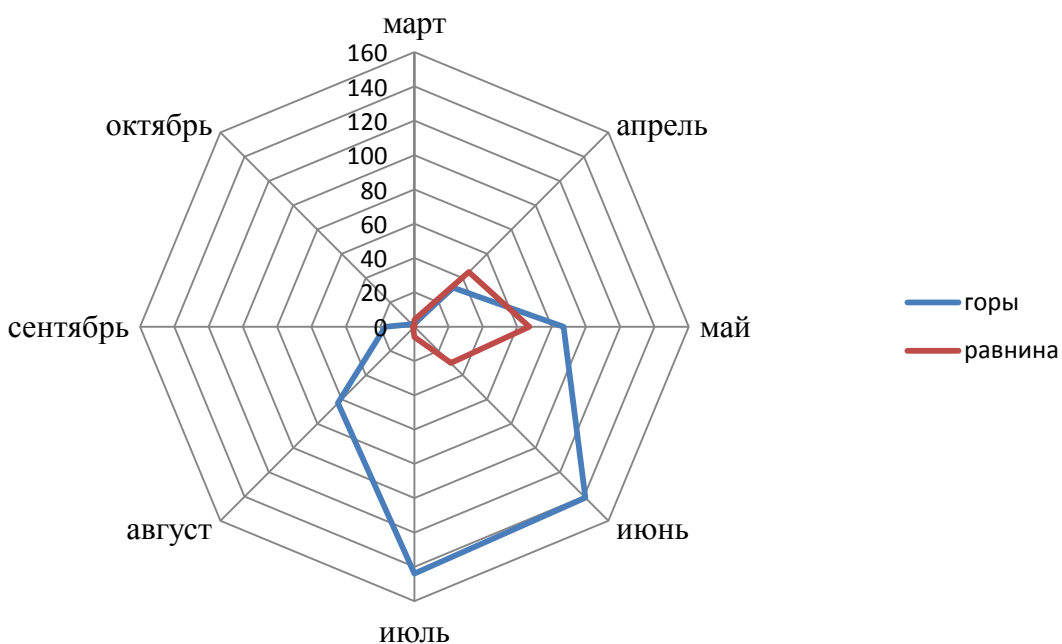


Рисунок 4 – Сравнительная сезонная динамика видового разнообразия эмпидоидов в равнинной и горной частях Кавказа.

ГЛАВА 8 ОХРАНА И ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭМПИДОИДОВ

8.1 Вопросы охраны эмпидоидов

Созобиологические исследования эмпидоидных двукрылых, как и в целом всех Diptera, на территории российского Кавказа только начаты. Первым опытом в деле охраны двукрылых российского Кавказа стала публикация работ автора, содержащих предложения по включению двукрылых из различных семейств в списки охраняемых таксонов и региональные Красные книги (Кустов, 2003; 2005; Щуров, Замотайлов, Кустов, 2004). В Красную книгу Краснодарского края (2007) включены 16 видов двукрылых, включая 1 вид Empididae, в Красную книгу Республики Адыгея включено также 16 видов двукрылых, среди которых 5 таксонов из числа эмпидоидных двукрылых.

В диссертации приведен предлагаемый Красный список 22 видов эмпидоидов с оценками угрозы, согласно шкале категорий угрозы исчезновения региональной популяции по критериям Красного списка МСОП (2001), предлагаемых также для включения в новые издания Красных книг регионов российского Кавказа с указанием предлагаемой категории для каждого из видов: Краснодарского края, Республики Адыгея, Ставропольского края, Республики Кабардино-Балкария, Республики Карачаево-Черкесия, Республики Северная Осетия – Алания.

Для планируемого III издания Красной книги Краснодарского края подготовлены список и описание предлагаемых к включению таксонов, которые наряду с их персонифицированной охраной создают возможность охраны свойственных им местообитаний, становясь «видами-зонтиками» для комплекса других насекомых данного ландшафта. Охрана этих таксонов также будет способствовать решению проблемы сохранения различных ландшафтов на территории региона и создавать условия для сохранения других, зачастую малоизученных видов насекомых.

8.2 Использование эмпидоидов в качестве маркерных таксонов для выделения ООПТ и оценки их состояния

Нами предпринята попытка обоснования использования эмпидоидов, как массовой и ландшафтной группы насекомых в качестве маркерных таксонов для выделения и оценки состояния ООПТ на примере административного региона Краснодарский край, который целиком лежит в пределах Северо-Западного Кавказа и составляет его значительную часть. Работы по выделению важнейших участков здесь ранее не велись, однако имеется положительный опыт разработок подобного рода (выделение энтомологических рефугиумов) на территории Ростовской области (Полтавский, 2012), где в качестве модельной группы были использованы чешуекрылые.

Кроме созологической важности участков, одним из критериев отбора стало их расположение в различных типах ландшафтов Краснодарского края (для максимального охвата таксонов, различных по топической приуроченности). Это будет способствовать формированию разностороннего «созологического скелета» энтомофауны различных ландшафтов региона. Нами предложено создание сети энтомологических микро-ООПТ на основании исследования эмпидоидных двукрылых (Кустов, 2017): «Сенной» – Темрюкский р-он (прибрежные и псаммофитные ландшафты) «Веселовка» – Темрюкский р-он (псаммофитные и степные ландшафты); «Соболевский» – Славянский р-он (пойменные равнинные леса); «Октябрьский» – г. Горячий Ключ (предгорные широколиственные леса); «Бетта» – г. Геленджик (шибляки и мелколиственные леса); «Темнолесский» – Апшеронский р-он (низкогорные широколиственные и среднегорные смешанные леса); «Лаганакский» – Апшеронский р-он (высокогорное криволесье и субальпийские ландшафты).

Для каждого из предлагаемых важнейших местообитаний приведен картографический материал, при их выделении мы, по возможности, использовали четко различимые на местности естественные границы. Для каждого из участков приведен список редких, эндемичных и реликтовых таксонов эмпидоидов, часть из которых может быть использована в качестве маркеров состояния данного местообитания. Произведена общая оценка ландшафтного разнообразия, показаны основные растительные сообщества; особое внимание уделено степени существующей антропогенной нагрузки и ее формам, предложены возможные меры охраны. Предложения по выделению данных местообитаний и придания им статуса ООПТ были направлены в Министерство природных ресурсов Краснодарского края в 2015 и 2016 гг.

Выводы

1. В результате исследования фауны эмпидоидов (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae) Кавказа описаны 54 новых для науки вида (более 20% фауны); впервые обнаружены 2 семейства (Atelestidae и Brachystomatidae); указаны 14 родов, 4 подрода и 78 видов; фауна России дополнена 39 видами. В целом, к семейству Empididae относятся 168 видов из 15 родов, к Hybotidae – 91 вид из 18 родов, к Atelestidae – 1 вид и к Brachystomatidae – 3 вида из 3 родов.

2. Фауна эмпидоидов Кавказа охарактеризована как автохтонно-европейская. Установлено, что их ареалы группируются в 9 основных типов: Европейско-сибирские – 5 видов (1,9%); Западно-палеарктические – 12 видов (4,6%); Европейско-скифские – 41 вид (15,6%); Европейские неморальные – 40 видов (15,2%); Восточно-палеарктические – 1 вид (0,4%); Кавказско-скифские – 14 видов (5,3%); Кавказско-неморальные – 136 видов (51,7%); Широкосредиземноморские – 1 вид (0,4%); Гесперийско-неморальные – 13 видов (4,9%).

3. Показано, что Кавказ отличается значительным видовым разнообразием: территориально являясь 1/115 частью Палеарктики, его фауна насчитывает 33 рода эмпидид и гиботид, что составляет более 2/3 таксонов этих семейств в фауне хорона в целом. Значительный эндемизм региональной фауны (45,6%) частично обусловлен многообразием ландшафтов региона и ограничением фаунистического обмена с соседними территориями. На примере представителей 7 подродов рода *Empis* показан высокий уровень сходства фаунистических группировок эмпидоидов различных участков Большого Кавказа и Западного Закавказья и низкий уровень сходства с таковыми для Восточного Закавказья и горного Крыма.

4. На примере изучения глобального распространения отдельных таксонов эмпидоидов подродового (*Xanthempis* и *Leptempis* рода *Empis*) и родового (*Hybos*) уровней установлено наличие элементарных фаун этих таксонов на территории Кавказа и показано, что регион является одним из важных центров видообразования на территории Западной Палеарктики.

Предложена гипотеза о становлении фауны эмпидоидов Кавказа с момента поднятия суши на его территории.

5. Предложены пути формирования фаунистического облика Кавказа, которые включали: вселение бореальных и неморальных видов европейского происхождения через Кумо-Манычскую впадину при их вытеснении с Русской равнины в периоды ледниковых эпох; проникновение скифских видов на территорию Предкавказья с территории юго-восточной Европы и Средней Азии; миграцию гесперийских видов со стороны Средиземноморья по северному и южному побережьям Черного моря; вселение сетийских переднеазиатских видов из Передней Азии с юга Кавказского перешейка. В то же время некоторые неозндемичные для Кавказа виды могли заселить соседние территории, например прилегающие районы Передней Азии. В формировании эндемичных таксонов, по-видимому, присутствовали эпизоды как аллопатрического, так и симпатрического видообразования.

6. Доказано, что на Кавказе эмпидоиды максимально разнообразны в горнолесных ландшафтах и наиболее обильны в весенне-летний период: доля особей Empididae и Hybotidae составляет до 16,5 % среди всех особей Brachycera из 53 выявленных семейств. Большинство эмпидоидов характеризуется стенотопностью, встречаясь в одном (45,8 %) или двух (обычно соседних) типах ландшафтов (39,8 %). При этом наибольшим разнообразием (62 %) характеризуется группа лесных видов. В фауне региона доминируют моновольтинные таксоны с длительностью лёта до двух месяцев: 91% в равнинной части и 72 % в горной части. Исходный тип питания эмпидоидов – хищничество, фигурирует не менее чем у 96,5 % имаго эмпидоидов; для 2,3 % видов известно исключительное питание на цветках.

Практические рекомендации

Предложено использование эмпидоидов как преимущественно стенотопных таксонов, отличающихся высоким уровнем регионального эндемизма, в качестве ключевых объектов для определения зоологического статуса территорий, обоснования выделения и мониторинга энтомологических ООПТ. На основании анализа распространения и распределения эмпидоидов выделено семь участков для создания энтомологических микро-ООПТ в Краснодарском крае (Кустов, 2017).

В список охраняемых таксонов для различных регионов российского Кавказа предложены 22 вида, среди которых выделены маркерные таксоны для ландшафтов различных типов. В Красные книги регионов Южного федерального округа внесены 9 видов эмпидоидов, подготовлены видовые очерки дополнительно для 10 таксонов, планируемых к внесению в новые издания Красных книг регионов Кавказа.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи, опубликованные в журналах, входящих в перечень международных реферативных баз данных и систем цитирования:

1. **Kustov, S.Yu.** The Empidoidea (Diptera) of the Utrish Nature Reserve, Russia / **S.Yu.Kustov**, I.Ya.Grichanov, A.A.Getman // *Halteres*. – 2016. – Vol. 7. – P. 46-63.
2. **Kustov, S.Yu.** New data on the genus *Platypalpus* (Diptera: Hybotidae) from the Caucasus with description of seven new species / **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev, P.Grootaert // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3973, No 3. – P. 451-473.
3. **Kustov, S.Yu.** New data on the genus *Wiedemannia* Zetterstedt (Diptera: Empididae) from the Caucasus with description of four new species / **Kustov S.Yu.**, Zhrebilo D.A. // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 4032, No 4. – P. 351-369.
4. Shamshev, I.V. New data on the genus *Hybos* Meigen (Diptera: Hybotidae) from the Palearctic region / I.V.Shamshev, P.Grootaert, **S.Yu.Kustov** // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3936, No 4. – P. 451–484.
5. **Kustov, S.Yu.** Six new species of the *Platypalpus palliventris-cursitans* group (Diptera: Hybotidae) from the Caucasus / **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev, P.Grootaert // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3779, No 5. – P. 529–539.
6. Шамшев, И.В. Два новых вида мух-толкунчиков подрода *Empis* s. str. (Diptera, Empididae) из Краснодарского края России / И.В.Шамшев, **С.Ю.Кустов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2014. – Т. 93, вып. 2. – С. 469-473.
7. Shamshev, I.V. Two new species of the *Empis* subgenus *Lissemphis* (Diptera: Empididae) from the Caucasus / I.V.Shamshev, **S.Yu.Kustov** // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3637, No 1. – P. 74-78.
8. Шамшев, И.В. Новые и малоизвестные виды толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi рода *Empis* L. (Diptera, Empididae) с Кавказа / И.В.Шамшев, **С.Ю.Кустов** // *Энтомологическое обозрение*. – 2008. – Т. 87, вып. 4. – С. 776-790. (Shamshev, I.V. New and Little Known Species of the Dance-Fly Subgenus *Xanthempis* Bezzi, Genus *Empis* L. (Diptera, Empididae), from the Caucasus / I.V.Shamshev, **S.Yu.Kustov** // *Entomological Review*. – 2008. – Vol. 88, No 9. – P. 1115–1126).

Статьи, опубликованные в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК:

9. **Кустов, С.Ю.** Два новых вида водных эмпирид рода *Wiedemannia* Zetterstedt 1838 (Diptera: Empididae) с Кавказа / **С.Ю. Кустов**, Д.А.Жеребило // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2014. – Т. 10, вып. 1. – С. 165-169.
10. **Кустов, С.Ю.** Обзор мух-толкунчиков группы видов *Empis* (s. str.) pennipes (Diptera: Empididae) Кавказа, с описанием пяти новых видов / **С.Ю. Кустов**, И.В. Шамшев // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2014. – Т. 10, вып. 1. – С. 170-184.
11. Жеребило, Д.А. Новые и интересные находки водных эмпирид рода *Kowarzia* Mik, 1881 (Diptera: Empididae) для территории России и Кавказа / Д.А.Жеребило, **С.Ю. Кустов** // *Кавказский энтомологический бюллетень*. – 2014. – Т. 10, вып. 2. – С. 281-282.
12. **Кустов, С.Ю.** Экологические и филогенетические аспекты в формировании жёлтой окраски у мух рода *Empis* Linnaeus, 1758 (Diptera, Empididae) в фауне Кавказа / **С.Ю.Кустов** // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. – 2013. – Вып. 5, № 44. – С. 85-87.
13. **Кустов, С.Ю.** Новые сведения по видам группы *Empis* (s. str.) chioptera Meigen (Diptera, Empididae) Кавказа / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2013. – Т. 12, вып. 1. – С. 79-86.

14. Михайличенко, Т.В. Энтомофауна заказника «Камышанова поляна». 2. Двукрылые (Diptera) / Т.В.Михайличенко, В.В.Гладун, **С.Ю.Кустов**, С.В.Нестеренко, А.С.Замотайлов, И.Б.Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2013. – Т. 44, № 5. – С. 94-111.
15. **Кустов, С.Ю.** Новый вид толкунчиков рода *Rhamphomyia* Meigen, 1822 (Diptera: Empididae) с Кавказа / **С.Ю.Кустов**, В.В.Гладун // Кавказский энтомологический бюллетень. 2012. – Т. 2, вып. 8. – С. 353-355.
16. Шамшев, И.В. Новый вид рода *Euthyneura* Macquart, 1836 (Diptera: Hybotidae) с Кавказа / И.В.Шамшев, **С.Ю.Кустов** // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012. – Т. 8, вып. 2. – С. 353-355.
17. Михайличенко, Т.В. Таксономический состав и особенности экологии двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) природного заказника «Камышанова поляна» / Т.В.Михайличенко, **С.Ю.Кустов** // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012. – Т. 8, вып. 2. – С. 333-338.
18. Grootaert, P. *Platypalpus negrobovi* a new species of the family Hybotidae (Diptera: Empidoidea) from the North-West Caucasus / P.Grootaert, **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev // Caucasian Entomological Bulletin. – 2012. – Vol. 8, No 1. – P. 161-163.
19. Гладун, В.В. Новые и малоизвестные виды толкунчиков подрода *Leptempis* Collin рода *Empis* L. (Diptera, Empididae) с Кавказа / В.В.Гладун, **С.Ю.Кустов** // Евроазиатский энтомологический журнал. – 2011. Т. 10, №. 2. – С. 255-257.
20. **Кустов, С.Ю.** Новый вид толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi, 1909 рода *Empis* Linnaeus, 1758 (Diptera, Empididae) с Кавказа / **С.Ю.Кустов** // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. – Т. 7, вып. 1. – С. 109-111.
21. **Кустов, С.Ю.** Обзор мух-толкунчиков подрода *Leptempis* Collin рода *Empis* L. (Diptera: Empididae) Кавказа, с описанием трех новых видов / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. – Т.7, вып. 2. – С. 241-251.
22. **Кустов, С.Ю.** Особенности распространения и экологии эмпирид подрода *Xanthempis* Bezzi рода *Empis* L. (Diptera, Empididae) Северо-Западного Кавказа / **С.Ю.Кустов**, В.В.Гладун // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2011. – Т.1, № 28. – С. 82-87.
23. **Кустов, С.Ю.** Зоогеографический анализ фауны мух из семейств Hybotidae и Empididae (Diptera) Кавказа / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев, А.С.Замотайлов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2009. – Т. 5, вып. 20. – С. 122-127.

Монографии:

24. **Кустов, С.Ю.** Кавказ – как центр видового разнообразия эмпиридных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) в Палеарктике / **С.Ю.Кустов** // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 2016. – Т. 1, вып. 68. – 158 с.
25. **Кустов, С. Ю.** Вопросы охраны эмпиридных мух (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) на Северо-Западном Кавказе / **С.Ю. Кустов** // Вестник защиты растений. Приложения.– 2017. – Вып. 20 (электронная версия: <http://vizr.spb.ru/assets/docs/vestnik/sup/Kustov-2017-20-s.pdf>). – 103 с.

Работы в прочих научных журналах и сборниках:

26. **Кустов, С.Ю.** К вопросу об особенностях посещения цветков эмпиридами (Diptera: Hybotidae, Empididae) на Кавказе / **С.Ю.Кустов**, Ю.К.Горбунова // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума (с международным участием). – Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 151-154.

27. **Кустов, С.Ю.** Трофические связи эмпидоидов (Diptera, Empidoidea: Hybotidae, Empididae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / **С.Ю.Кустов** // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума с международным участием. – Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 141-146.
28. **Kustov, S.Yu.** To the knowledge of aquatic Empididae (Diptera, Empididae: Clinocerinae) of the Euxinian territory / **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev, M.Ivković // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума (с международным участием). Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 154-160.
29. Голова, А.А. К вопросу об использовании двукрылых насекомых (Diptera) в качестве объектов для обоснования создания энтомологических микрозаказников в Краснодарском крае / А.А.Голова, А.А.Евтушенко, **С.Ю.Кустов** // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума с международным участием. – Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 88-94.
30. **Кустов, С.Ю.** Кавказ: Европа или Азия? Биogeографический взгляд / **С.Ю.Кустов** // Наука Кубани. – 2015 а. – Вып. 1. – С. 10-13.
31. **Кустов, С.Ю.** Предварительные данные об эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) заповедника «Утриш» / **С.Ю.Кустов** // Охрана биоты в государственном природном заповеднике «Утриш». Научные труды. – 2015 б. – Т. 3. – С. 202-210.
32. **Кустов, С.Ю.** К вопросу о времени возникновения фауны эмпидоидов (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. Майкоп, 2015в. – С. 51-54.
33. Клименко, А.В. Таксономический список мух семейства Hybotidae Macquart, 1827 (Diptera) Лагонакского нагорья и его окрестностей // А.В.Клименко, Ю.К.Горбунова, **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. Майкоп, 2015. – С. 46-48.
34. **Kustov, S.Yu.** The Empididae s.l. fauna of the Caucasus (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) / **S.Yu.Kustov** // 8th International Congress of Dipterology. Abstracts. – Potstdam, 2014. – P. 192.
35. **Kustov, S.Yu.** Two new species of the genus *Empis* nigripes-group (Diptera, Empididae, Empis str.) from the North-West Caucasus / **S.Yu Kustov**, I.V.Shamshev // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2014. – Vol. 318, No 2. – P. 177-183.
36. Shamshev, I.V. New data on the genus *Hybos* Meigen (Diptera: Hybotidae) from the Palearctic region / I.V.Shamshev, **S.Yu.Kustov**, P.Grootaert // 8th International Congress of Dipterology. Abstracts. Potstdam, 2014. – P. 320.
37. **Кустов, С.Ю.** Анализ распространения мух семейства Empididae (Insecta, Diptera) мировой фауны / **С.Ю.Кустов** // Труды Русского энтомологического общества. – 2013 а. – Т. 84, вып. 1. – С. 61–68.
38. **Кустов, С.Ю.** Зоогеография мух-толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi, 1909 (Diptera, Empididae) Палеарктики / **С.Ю.Кустов** // Труды Русского энтомологического общества. – 2013 б. – Т. 84, вып. 1. – С. 69–75.
39. **Кустов, С.Ю.** Особенности ландшафтного распределения эмпидоидей (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) на Кавказе / **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. Майкоп, 2013 в. – С. 47-50.
40. **Kustov, S.Yu.** A new species of the genus *Empis* Linnaeus, 1758 (Diptera, Empididae) from the Caucasus / **S.Yu.Kustov**, T.V.Mikhaylichenko // Russian Entomological Journal. – 2013. – Vol. 22, No 1. – P. 71-73.

41. **Kustov, S.Yu.** New species of *Empis* (s.str.) (Diptera, Empididae) from the Northwest Caucasus / **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2013. – Vol. 317, No 1. – P. 45-53.
42. **Kustov, S.Yu.** Three new species of the genus *Hilara* (Diptera, Empididae) from the Caucasus / **S.Yu.Kustov**, I.V.Shamshev, P.Grootaert // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2013. Vol. 317, No 2. – P. 185-194.
43. Бабичев, М.М. К познанию мух-толкунчиков рода *Hilara* Meigen (Diptera, Empididae) Северо-Западного Кавказа / М.М.Бабичев, **С.Ю.Кустов** // Труды Русского энтомологического общества. – 2013 г. – Т. 84, вып. 1. – С. 34–37.
44. Бабичев, М.М. К экологии некоторых видов *Hilara* Meigen, 1822 (Diptera, Empididae) на Северо-Западном Кавказе / М.М.Бабичев, **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. – Майкоп, 2013 б. – С. 21-23.
45. Гриценко, О.П. О видовом составе мух рода *Platypalpus* Maquart (Diptera, Hybotidae) Кавказа / О.П.Гриценко, **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. – Майкоп, 2013. – С. 38-39.
46. Чумакова, И.Е. Использование воронковидных ловушек для сбора двукрылых (Insecta: Diptera) развивающихся на некоторых субстратах // И.Е.Чумакова, **С.Ю. Кустов**, Д.А.Жеребило // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий // Материалы XXVI межреспубл. научно-практич. конф. – Краснодар, 2013. – С. 107-108.
47. Жеребило, Д.А. Фенология водных эмпирид подсемейства *Немеродромыи* (Diptera, Empididae) Лагонакского нагорья / Д.А.Жеребило, **С.Ю.Кустов** // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. Майкоп, 2013. – С. 42-43.
48. **Кустов, С.Ю.** Филогеография мух-толкунчиков подрода *Leptempis* Collin 1926 рода *Empis* Linnaeus 17548 (Diptera, Empididae) / **С.Ю.Кустов** // Известия Кубанского государственного университета. Естественные науки. – 2012 г. – No 1. – С. 69-74.
49. **Кустов, С.Ю.** Фаунистический обзор мух-толкунчиков (Diptera, Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / **С.Ю. Кустов** // XIV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Санкт-Петербург. – 2012 б. – С. 236.
50. **Кустов, С.Ю.** Эмпис Анны – *Empis annae* Shamshev et Kustov, 2008 / **С.Ю.Кустов**, В.В.Гладун // Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / Ответств. ред. А.С. Замотайлов. Издание второе. – Майкоп, 2012. – С. 206.
51. **Кустов С.Ю.**, Платипальпус паллесценс – *Platypalpus pallescens* Kovalev, 1979 / **С.Ю.Кустов**, А.Н.Криштопа // Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / Ответств. ред. А.С. Замотайлов. Издание второе. – Майкоп, 2012. – С. 210.
52. **Кустов, С.Ю.** Эмпис кубанский – *Empis kubaniensis* Shamshev et Kustov, 2007 / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев // Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / Ответств. ред. А.С. Замотайлов. Издание второе. – Майкоп, 2012 г. – С. 207.
53. **Кустов, С.Ю.** Ателестус пуликариус – *Atelestus pulicarius* (Fallen, 1816) / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев // Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / Ответств. ред. А.С. Замотайлов. Издание второе. – Майкоп, 2012 б. – С. 209.
54. Шамшев, И.В. Итеафила кавказская – *Iteaphila caucasica* Shamshev et Sinclair, 2009 / И.В.Шамшев, **С.Ю.Кустов** // Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / Ответств. ред. А.С. Замотайлов. Издание второе. – Майкоп, 2012. – С. 208.
55. Бабичев, М.М. Об образовании роев мухами рода *Hilara* Meigen (Diptera, Empididae) / М.М.Бабичев, **С.Ю.Кустов** // Материалы XIV Съезда Русского Энтомологического общества. – СПб, 2012. – С. 37.

56. Grootaert, P. New records of *Chersodromia* Walker (Diptera: Hybotidae) from the shore of Black Sea and Sea of Azov of Russia with description of a new species / P.Grootaert, I.V.Shamshev, **S.Yu. Kustov** // Miscellaneaena papers. – 2012. – №156. Web Page of the Cesa: <http://www.cesa-tr.org/> Printed in Yüzüncü Yıl University: 1-9.
57. **Кустов, С.Ю.** Об изменчивости вида *Empis (Leptempis) kubaniensis* Shamshev and Kustov, 2007 (Diptera, Empididae) на Северо-Западном Кавказе // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. / **С.Ю.Кустов** // Материалы XXIV Межреспубликанской научно-практической конференции с международным участием. Краснодар: КубГУ. – 2011. – С. 72-74.
58. **Кустов, С.Ю.** Филогеография мух-толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi (Diptera, Empididae) / **С.Ю.Кустов**, И.В.Шамшев // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы междунар. научной конференции. – Санкт-Петербург, 2011. – С. 84.
59. Криштопа, А.Н. К познанию фауны Hybotidae (Insecta, Diptera) Кавказа / А.Н.Криштопа, **С.Ю.Кустов** // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Материалы XXIV Межреспубликанской научно-практической конференции с международным участием. Краснодар: Кубанский государственный университет. – 2011. – С. 71-72.
60. Михайличенко, Т.В. К познанию фауны двукрылых насекомых (Insecta, Diptera) Кавказа / Т.В.Михайличенко, **С.Ю.Кустов** // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий // Материалы XXIV межреспубл. научно-практич. конф. – Краснодар, 2011. – С. 89-90.
61. Гладун, В.В. К познанию фауны семейств Empididae и Hybotidae (Diptera) ландшафтного заказника «Камышанова Поляна» / В.В.Гладун, **С.Ю.Кустов** // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Материалы XXIII Межреспубликанской научно-практической конференции с международным участием. – Краснодар: КубГУ, 2010. – С. 110-112.
62. **Кустов, С.Ю.** К экологии *Empis (Polyblepharis) crassa* Nowicki, 1868 (Diptera, Empididae) на Северо-Западном Кавказе / **С.Ю. Кустов**, В.В. Гладун // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Материалы XXII Межреспубликанской научно-практической конференции с международным участием. – Краснодар, 2009. – С. 44-45.
63. **Кустов, С.Ю.** Зоогеографическая характеристика фауны мух из семейств Hybotidae и Empididae (Diptera) Кавказа / **С.Ю.Кустов**, И.В. Шамшев // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар. – 2007. – С. 184-185.
64. Shamshev, I.V. Three new species of the *Empis* Linnaeus subgenus *Leptempis* Collin (Diptera, Empididae) from the Caucasus = Drei neue Arten der Gattung *Empis* Linnaeus, Untergattung *Leptempis* Collin (Diptera: Empididae) aus dem Kaukasus / I.V.Shamshev, S.Yu.Kustov // Studia dipterologica. – 2007. – Vol.14, No 2. – 377-384.
65. Шамшев, И.В. Эмпис апиалис *Empis apicalis* Loew, 1865 / И.В.Шамшев, Г.В.Попов (авторский псевдоним **С.Ю.Кустова**) // Красная книга Краснодарского края (животные) / Науч. ред. А.С. Замотайлов (издание второе). Краснодар, 2007. – С. 230-231.
66. Шамшев, И.В. Список видов семейств Hybotidae и Empididae (Diptera) Кавказа / И.В.Шамшев, **С.Ю.Кустов** // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 221–230.