

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Кубанский государственный университет»

На правах рукописи

Кустов
Семен Юрьевич

**Эмпидоидные двукрылые (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae,
Brachystomatidae) Кавказа**

Шифр и наименование специальности

03.02.05 – энтомология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Краснодар – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 КАВКАЗ: ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ.....	13
1.1 Границы Кавказа и его особенности.....	13
1.2 Краткая геологическая история	14
1.3 Ландшафтное разнообразие Кавказа.....	17
ГЛАВА 2 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ НА КАВКАЗЕ.....	27
ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	41
3.1 Места и способы проведения авторских исследований.....	42
3.2 Методы исследований.....	49
3.2.1 Методы полевых исследований.....	49
3.2.2 Методы лабораторных исследований и обработки данных.....	55
ГЛАВА 4 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭМПИДОИДОВ	59
4.1 Классификация эмпидоидов.....	59
4.2 Общая характеристика эмпидоидов и их основные диагностические признаки	64
4.3 Семейство <i>Empididae</i>	70
4.4. Семейство <i>Hybotidae</i>	72
4.5. Семейство <i>Atelestidae</i>	74
4.6. Семейство <i>Brachystomatidae</i>	74
ГЛАВА 5 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА ЭМПИДОИДОВ КАВКАЗА	76
5.1 Видовой состав эмпидоидов Кавказа и динамика его исследования.....	76
5.1.1 Семейство <i>Empididae</i> – толкунчики	76
5.1.2 Определительная таблица кавказских родов	

семейства <i>Empididae</i>	79
5.1.3 Некоторые таксономические замечания по составам и характеристикам видовых групп подрода <i>Empis s. str.</i> , сформулированные на основании изучения кавказского материала	84
5.1.3.1 Группа видов <i>Empis pennipes</i>	87
5.1.3.2 Группа видов <i>Empis nigripes</i>	94
5.1.3.3 Группа видов <i>Empis chioptera</i>	97
5.1.4 Определительная таблица родов с неясным положением среди <i>Empidoidea</i> (группа <i>Iteaphila</i>)	99
5.1.5 Семейство <i>Hybotidae</i> – гиботиды.....	99
5.1.6 Определительная таблица кавказских родов семейства <i>Hybotidae</i>	102
5.1.7 Семейство <i>Brachystomatidae</i> – брахистоматиды	105
5.1.8 Определительная таблица кавказских родов семейства <i>Brachystomatidae</i>	105
5.1.9 Семейство <i>Atelestidae</i> – ателестиды	106
5.1.10 Итоги исследования таксономического состава	106
5.2 Таксономическое богатство эмпидоидов в мировой фауне, в Палеарктике и на Кавказе: сравнительный анализ.....	108
5.3 Хорологический анализ фауны эмпидоидов Кавказа.....	117
5.4 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидоидов на Кавказе и сопредельных территориях	133
5.5 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидоидов в Палеарктике.....	140
ГЛАВА 6 ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ КАВКАЗА.....	155
6.1 Вероятные пути формирования фауны эмпидоидов Кавказа	155
6.2 Экологическое видообразование как возможный путь формирования видообразия эмпидоидов Кавказа.....	163

ГЛАВА 7 ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ЭМПИДОИДОВ

КАВКАЗА.....	169
7.1. Эмпидоиды в сложении фауны двукрылых.....	169
7.2. Высотно-поясное распределение.....	180
7.3. Ландшафтное распределение.....	184
7.4. Экологические группы эмпидоидов.....	193
7.5. Трофические связи.....	199
7.6. Опылительная деятельность эмпидоидов.....	218
7.7. Фенология эмпидоидов.....	219

ГЛАВА 8 ОХРАНА И ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

ЭМПИДОИДОВ.....	228
8.1. Вопросы охраны эмпидоидов.....	228
8.2. Использование эмпидоидов в качестве маркерных таксонов для выделения и оценки состояния ООПТ.....	268
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	322
ВЫВОДЫ.....	327
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	329
ЛИТЕРАТУРА.....	330
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	373
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Аннотированный список эмпидоидов (Diptera: Empididae, Nybotidae Atelestidae и Brachystomatidae) Кавказа	373
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Распространение эмпидоидов в различных высотных поясах Кавказа	447
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Ландшафтное распределение эмпидоидов Кавказа	457
ПРИЛОЖЕНИЕ Г. Авторские фотографии эмпидоидов фауны Кавказа, иллюстрирующие их различные трофические предпочтения	468
ПРИЛОЖЕНИЕ Д. Фенология эмпидоидов	480
ПРИЛОЖЕНИЕ Е. Важнейшие местообитания эмпидоидов	502

ВВЕДЕНИЕ

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 находятся сейчас 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, 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 их 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, Nybotidae, 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 видообразия 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, Nybotidae, 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*, *Lissempis*.

Впервые проведен хорологический анализ фауны эмпидоидов Кавказа, показавший, что фауна региона 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 *chioptera*, 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 г. подготовлены и направлены в Министерство природных ресурсов Краснодарского края предложения по выделению энтомологических ООПТ на территории региона.

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

Методология и методы исследования.

В процессе проведения исследования использовались различные методы полевых сборов и наблюдений, лабораторных анализов, интерпретации и статистической обработки полученных данных. Методологической основой при проведении работы стали положения международного кодекса зоологической номенклатуры, синтетической теории эволюции, биогеографии, палеогеографии, экологии и нормативно-правовые акты охраны биоразнообразия.

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 самостоятельно разработал программу проведения исследований, планировал и организовывал полевые сборы, лабораторные работы, проводил обработку данных. Самостоятельно формулировались гипотезы, велось написание диссертации и выводов, осуществлялась подготовка презентаций и докладов, написание монографий. В диссертационной работе представлено теоретическое обобщение материалов, собранных автором в течение 20 лет.

Благодарности.

Выполнение моей работы было бы невозможным без поддержки и дружеского участия многих коллег-энтомологов. Я глубоко 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. Кривоухатскому за важные советы и идеи при проведении анализа фауны, а также всему коллективу отделения двукрылых лаборатории систематики насекомых, способствовавшему выполнению этой работы. Я искренне признателен С.Ю.

Синеву (ЗИН) и И.Я. Гричанову (ВИЗР) за ценные советы и редактирование рукописей моих монографий.

Я 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. Я благодарен 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 видов эмпидоидов были любезно отсняты 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.

ГЛАВА 1 КАВКАЗ: ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ

1.1 Границы Кавказа и его особенности

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). Сегодня принято использовать для этого более естественные рубежи: водораздельный хребет Талышских гор (в восточной части), р. Аракс в центральной части и административную границу Грузии на западе. При этом Малый Кавказ и Талышские горы являются северной окраиной Иранского нагорья. Кавказ сочетает в себе самые разнообразные типы ландшафтов от низменностей и всхолмленных равнин до высокогорий, однако считается истинно горной страной, так как именно цепи горных хребтов определяют специфику его территории, ландшафтное и климатическое разнообразие, режимы рек и т.д. Все низменности здесь по своему происхождению являются межгорными или предгорными впадинами и также возникли в ходе орогенеза. На Кавказе классически выражена горная поясность, так что природные условия изменяются от степных и субтропических до нивальных.

Природа Кавказа уникальна и содержит множество эндемичных таксонов флоры и фауны, однако различные его участки, несмотря на сильное воздействие горных цепей, имеют много общего с соседствующими территориями. Так, Западное Предкавказье испытывает заметно влияние южнорусских степей, а Черноморское побережье – Средиземноморья, что проявляется в сходстве климатических условий и, как следствие, в общности флористических и фаунистических элементов. Природа Закавказья в западной части находится под влиянием Понтийских гор, на востоке –

континентальных нагорий Передней Азии. В Восточном Предкавказье сказывается близость пустынь Средней Азии. Контраст в разнообразии природы Кавказа, кроме барьера Большого Кавказского хребта, вносят и поперечные поднятия Ставропольской возвышенности и Сурамского хребта.

1.2 Краткая геологическая история

Начало геологической истории Кавказа относят к протерозою и связывают с несколькими периодами складчатости, первыми из которых были докембрийский и каледонский. К последнему этапу относится грандиозная интрузия гранитов Главного хребта и «оруднение» Большого Кавказа. Во время следующей герцинской складчатости (девон), Кавказ был разделен системой геосинклинальных прогибов, которые в карбоне начали интенсивно подниматься, после чего рельеф стал гористым. Пенепленизация рельефа активно происходила в пермский период, а в триасе территория была разбита на множество грабенов, в которых происходило накопление вулканических и осадочных пород. Образование же тектонических структур современного Кавказа начинается лишь с юры.

В мезозойскую эру наступила эпоха тектогенеза, в процессе которого сформировался крупнейший горный альпийский пояс, пересекающий Евразию от Пиренейского полуострова на западе до Японских островов на востоке. В ранней юре территория Кавказа испытала опускание и морскую трансгрессию по краям геосинклинальных зон вдоль южного склона Большого Кавказа, которая на востоке переходила и на северный склон, и на Малом Кавказе; в это время шло интенсивное накопление осадков (мощность отложений достигает нескольких километров). В конце юрского периода происходило поднятие территории Кавказа и регрессия морей, однако в верхнем мелу повторная трансгрессия привела к практически полному ее затоплению. Верхняя юра и мел для Кавказа являются главными эпохами горообразования: общая мощность верхнеюрских отложений составляет 1100-1300 м, а верхнемеловых – до 3000 м (Карлович, 2005). Начиная с конца

мелового периода, происходит постепенное поднятие территории Кавказа, и в миоцене в области Большого Кавказа сформировался крупный массив островной суши, просуществовавший в таком виде до середины неогена. К концу эоцена океан Тетис прекратил свое существование, распавшись на остаточные бассейны Скифского и Туранского морей, а также бассейн Большого Кавказа, сообщавшегося с Атлантическим и Индийским океанами. От цепи островов, впоследствии образовавших Малый Кавказ, остров Большой Кавказ был отделен Закавказским проливом. В начале неогена Кавказ был покрыт тропической растительностью, а острова Малого Кавказа имели значительно бóльшую высоту. Современное Предкавказье и западная часть Большого Кавказа были в то время под водой, над которой возвышались лишь участок Эльбурс-Копетдагской суши и участок суши Восточный Понтид (Попов и др., 2009). Ископаемая флора в начале миоцена была представлена здесь вечнозелеными и листопадными видами и напоминала современную флору аридных областей южного полушария.

К концу верхнего миоцена высота гор и территория суши существенно увеличились, в районе Эльбруса и Казбека начался вулканизм, а севернее Эльбруса образовались лакколиты Минераловодческой группы. Поднятие Ставропольской возвышенности привело к разделению черноморско-каспийского бассейна, однако временами связь между ними восстанавливалась по Манычскому прогибу, и тогда Кавказ вновь оказывался изолированным от Восточно-Европейской равнины. Неогеновые поднятия привели к смыканию суши Большого Кавказа и Закавказья; в верхнем миоцене морской пролив между ними исчезает, и образуются Колхидский залив на западе и Куринский залив на востоке. В результате на территорию Кавказа стали проникать элементы переднеазиатской биоты, а также, круглым путем, горные и степные европейские и среднеазиатские таксоны. При похолодании климата в конце среднего плиоцена, территория Кавказа оказалась в умеренной полосе, и к концу неогена вечнозелёные теплолюбивые растения стали вытесняться северными элементами. В

результате к началу четвертичного периода разнообразие флоры заметно повысилось, однако элементов раннего тропического (полтавского) флористического ядра практически не осталось (Гроссгейм, 1948).

В четвертичном периоде в результате новых поднятий рельеф Большого Кавказа и Закавказья омолаживается, причем амплитуда таких поднятий в некоторых частях Главного хребта оценивается в 1500-2500 м. В предгорных и межгорных впадинах, напротив, происходит погружение, компенсирующееся накоплением продуктов разрушения поднимающихся гор. Четвертичные поднятия и похолодание климата привели к развитию на Кавказе горного оледенения. Первая ледниковая эпоха соответствует рисскому (230-187 тыс. лет назад), а вторая – вюрмскому (около 110-10 тыс. лет назад) оледенениям южной равнины. Рисское (московское) оледенение охватило как Главный Кавказский, так и передовые хребты. При этом по долинам протяженность ледников достигала 45 км, а их нижняя граница опускалась до 500 м. Вюрмское (валдайское) оледенение было горнодолинным, ледники подножий отсутствовали. Четвертичные оледенения значительно сказались на флоре и фауне Кавказа, оттесняя биоту из его гребневой части к подножиям и на равнины. В это время в горах Главного Кавказского хребта не могло быть никакой растительности, кроме альпийской, тогда как ниже были распространены бореальные и неморальные ландшафты, обогащавшиеся за счет северных вселенцев, вытесняемых ледником с Восточно-Европейской равнины. Распространение животных в сторону Кавказа значительно лимитировал морской пролив ложбины Маныча, который для большинства видов был непреодолимой преградой. Оледенения, распространявшиеся на северный склон Большого Кавказа, наряду с резким похолоданием климата, стали причиной вымирания множества теплолюбивых форм, однако сохранились два анклава, мало затронутых влиянием ледников – это Колхида и Талышские горы с Ленкоранской низменностью. Частичное проникновение ледников на южные склоны Кавказского хребта с запада оказало определенное влияние на биоту

– сюда проникли северные элементы флоры и фауны, двигавшиеся по направлению с северо-запада на юго-восток, в то время как Талыш и Ленкоранская низменность подобного влияния не испытали. Главный Кавказский хребет с областями колхидской флоры стал местом «оседания» бореальных форм, барьером для движения которых на юг служил Малый Кавказ (Гроссгейм, 1936).

Четвертичные оледенения оказали огромное влияние на флору и фауну Кавказа, однако важное значение имели и изменения климата в межледниковую и в послеледниковую эпохи. Так, потепление и иссушение ландшафтов в середине четвертичного периода (миндель-рисское межледниковье) привело к значительному смещению вверх высотных поясов с горно-луговым и лесным типом ландшафта. Современная флора к югу от водораздела Большого Кавказа сформировалась под влиянием именно этой эпохи.

В послеледниковое время на Кавказе установилась ксеротермическая эпоха, сопровождающаяся проникновением сюда степных и средиземноморских элементов флоры и фауны. С этим же периодом связывают и неозндемизм Кавказа. Отступление ледников привело к смещению бореальных видов в горную зону, создав своеобразный анклав лесных и альпийских ландшафтов, окруженных ксерофильной и средиземноморской растительностью равнинных и предгорных районов.

В настоящее время тектоническое развитие Кавказа продолжается: Большой Кавказ поднимается со скоростью 10-15 мм в год.

1.3 Ландшафтное разнообразие Кавказа

В орографическом и климатическом отношении Кавказ представляет собой весьма пеструю территорию, что определяется целым рядом обстоятельств. Эта горная страна омывается Азовским, Черным и Каспийским морями, по берегам которых формируются ландшафты песчаных пляжей, шибляковой растительности средиземноморского типа,

водных артерий – рек различного генезиса и питания, распространены озера, лиманы, плавни, заболоченные участки. Значительный разброс высот от равнин до пятидесяти тысячиков Большого Кавказа обуславливает вертикальную поясность ландшафтов: здесь представлены степи, лесостепи, широколиственные и смешанные леса разного происхождения, высокогорные криволесья, субальпийские и альпийские луга, нивальная зона. Кроме того, в пределах региона имеются полупустынные участки, горные степи и солончаки. Основные типы ландшафтов Кавказа кратко охарактеризованы ниже. Сведения по их флористическому составу взяты из трудов А.А. Гроссгейма (1948) и «Конспекта флоры Кавказа» (2003).

1. Полупустыни в пределах Кавказа представлены преимущественно на равнинах его восточной части, где они доминируют, тогда как пустынные растительные группировки встречаются весьма фрагментарно и связаны обычно с распространением солончаков. Полынные полупустыни различаются не столько своими основными флористическими компонентами (полыни Лерхе, таврическая и душистая), сколько составом и характером растительных группировок. На солонцеватых и солончаковых почвах обычны солянково-полынные сообщества, в которых, наряду с полынями, представлены солянки: древовидная, вересковидная, узловатая и др. Полынные полупустыни в долине среднего течения Аракса существенно отличны от восточно-закавказских; обычно они развиваются на сильно каменистых почвах, поэтому называются каменистыми полынными полупустынями. Растительность солянковой пустыни представлена большим разнообразием галофитов, причем формация с солянкой древовидной приурочена к относительно малозаселенным, но пригодным для сельскохозяйственного освоения почвам. По мере усиления засоленности появляются растительные формации, образуемые многолетними кустарниковыми и полукустарниковыми галофитами: солянками узловатой, сизой и вересковидной, сведой кустарничковой и мелколистной,

соляноколосником прикаспийским, поташником каспийским, сарсазаном шишковатым. Три последних вида, особенно сарсазан, развиваются на наиболее засоленных почвах Прикаспийской низменности. На юге Армении, на предгорных холмах долины Аракса, сложенных гипсоносными отложениями, встречаются участки каменистых пустынь более южного типа (гаммады), которые простираются широкой полосой через Сахару, южный Иран и Афганистан.

2. Степи занимают различные участки Кавказа и имеют разное происхождение. Разнотравно-типчаково-ковыльные степи с преобладанием дерновинных злаков (ковылей узколистного, волосатика и Лессинга, типчака, тонконога) характерны для некоторых районов Западного Предкавказья и являются непосредственным продолжением степей Восточно-Европейской равнины, однако их современное распространение лимитировано агроценозами. Наиболее значительные участки степей сохранились на Таманском полуострове, локально на причерноморских хребтах крайней западной части Большого Кавказа, а также местами в северной части Предкавказья, в районе Кумо-Манычской впадины. Для Восточного Приазовья характерны гидрогенные степи, сформированные с участием тростников. На предгорных участках северного склона Большого Кавказа и на Ставропольской возвышенности преобладают мезофильные луговые степи с участием ковыля узколистного, костра берегового, адониса весеннего, пиона узколистного и др. В растительных сообществах так называемого «казахстанского варианта» засушливых и сухих степей преобладают типчаково-ковыльные ассоциации на бедных разностях южных черноземов, темно-каштановых почвах и их мицелярно-карбонатных вариантах. Разнотравье этих степей небогатое, а ведущую роль в нем играют злаки (ковыли волосатик, Лессинга и типчак). Луковичных здесь заметно больше, и весной лучше выражен аспект эфемеров и эфемероидов.

В Восточном Закавказье в предгорьях и низкогорьях долин Куры, Иори, Алазани и Агричая на выровненных участках ландшафта пятнами

сохранились участки ковыльных степей. Обычно они соседствуют с аридными редколесьями, шибляковой растительностью, лесостепями и бородачевыми полустепями, а также полынными полупустынями. Бородачевые сообщества играют важную роль в растительном покрове безлесных низкогорий, холмов и наклонных равнин Восточного Закавказья, занимая промежуточное положение между типчаково-ковыльными степями и полынными полупустынями. В бородачевниках часто растут кусты держидерева, образующие заросли по овражкам и лощинам.

Особый интерес представляют нагорные степи, приуроченные к засушливым горным участкам. Они распространены в Дагестане, в Приэльбрусье и на вулканических нагорьях Грузии и Армении, где местами поднимаются до высоты 1200-2600 м. Как и равнинные степи, горные степи расположены на выровненных участках рельефа и в значительной степени распаханы.

3. Сообщества нагорных ксерофитов широко распространены в аридных и семиаридных горных районах Кавказа с сухим континентальным климатом. Значительным разнообразием отличается нагорно-ксерофитная растительность переднеазиатского типа бассейна Аракса, где она занимает большие площади от предгорий до 1500-2000 м, а местами и до 2500 м над уровнем моря. Крупными очагами нагорно-ксерофитной растительности являются также Кобыстанский и Новороссийский. Меньшие по размерам участки есть и в других районах, например, в Зувандской и в Ахалцихской котловинах, в Дагестане и продольных долинах верховьев Терека, а также вдоль предгорий и по сухим склонам нижнего горного пояса в Восточном Закавказье. Основу этих растительных группировок составляют фригана (формация травянистых многолетников и низкорослых ксероморфных полукустарников), шибляк (формация с преобладанием кустарников) и трагакантники с преобладанием колючих астрагалов и эспарцетов.

Главными компонентами нагорно-ксерофитной растительности являются ксероморфные многолетники с одревенелыми основаниями, а

также приземистые кустарнички и полукустарники. Богато представлен род астрагалов, типичны виды тимьянов, дубровников, чистецов, оносм, кузиний, шлемников, зизифор, произрастают крестоцветные и гвоздичные, а также луковичные и корневищные растения, большинство которых вместе с обычными здесь эфемерами и эфемероидами цветут весной.

Фриганоидная растительность большей частью сочетается с растительностью шибляков, аридных редколесий (особенно можжевеловых), нагорных степей, местами с участками горного леса, на Малом Кавказе главным образом дубового и дубово-грабинникового или соснового типа. Ее участие в таких ландшафтах увеличивается по мере иссушения климата. Шибляк по своему генезису делится на первичный, образующийся на базе кустарниковой растительности нагорных ксерофитов, и вторичный, возникающий на месте сведенного леса. Для первичного шибляка характерны крушина Палласа, вишня магалебская, жасмин кустарниковый, виды пузырников, хвойников, курчавок, кизильников, миндалей и других ксерофильных деревьев и кустарников; в предгорьях к ним добавляется держи-дерево, кое-где гранатник и сумах. Во вторичном шибляке чаще всего преобладают закустаренные дериваты самого леса и его подлеска, сменяемые вторичными зарослями держи-дерева, таволги, барбариса и шиповников. Трагакантники в бассейне Аракса поднимаются в горы до субальпийского пояса, занимая здесь выпуклые, хорошо освещенные склоны, но встречаются и в нижнем поясе, спускаясь местами почти до предгорий. Некоторые виды колючих астрагалов и колючий эспарцет заселяют также сухие и щебнистые варианты нагорных степей.

4. Аридные редколесья распространены в сухих районах Северо-Западного Кавказа, предгорьях Дагестана, восточном и юго-восточном Закавказье. Распространены они в широком диапазоне высот практически от уровня моря в районе Анапы-Новороссийска до 2300 м в юго-восточном Закавказье, где проникают в субальпийскую зону по южным склонам горных хребтов. Наиболее характерными аридными редколесьями являются

можжевельниковые (арчовые) и фисташниковые. В восточной и юго-восточной частях Закавказья на сухих и каменистых склонах элементами аридных редколесий являются иволжистые груши, клен грузинский, виды каркаса, местами миндаль Фенцеля и араксинский дуб, а в подлеске произрастают держи-дерево, кизильники, шиповники, пузырники, жасмин и сумах. В подлеске и травяном покрове арчовников преобладают представители нагорно-ксерофитной и горностепной растительности. Фисташниковые редколесья, которые обычно еще более редкостойны и произрастают на выровненных участках рельефа, развиваются на фоне растительности, близкой к формациям предгорных полупустынь и даже солянковых пустынь, но в некоторых ассоциациях для них свойственны и элементы степной и нагорно-ксерофитной растительности. В Зангезуре, кроме того, развиваются редколесья из дуба араксинского, а в районе Анапы-Новороссийска и в предгорьях Дагестана – из дуба пушистого. В Восточном Закавказье одним из характерных элементов редколесий местами является гранатник. Некоторые варианты аридных редколесий (преимущественно фисташники) опоясывали раньше низинные леса Куринской впадины.

5. Лесная растительность. На территории Кавказа распространены преимущественно лиственные леса, произрастающие как в низменностях, так и в горах; хвойные занимают меньшую площадь и встречаются почти исключительно в горах. При этом степень облесенности зависит от сухости и континентальности климата. Несмотря на сравнительно небольшую территорию, число представленных здесь лесных формаций велико, а их типологический состав богат. Видовой состав эдификаторов древесного яруса менее сложен по сравнению с ценотическим разнообразием лесов; большинство формаций моно- и олигодоминантны, тогда как полидоминантные редки и не занимают больших площадей.

Среди низинных лесов выделяются болотистые леса из ольхи, прибрежные леса с участием тополя серебристого и ивы (часто они являются

измененным вариантом окружающих предгорных лесов) и тугайные леса, распространенные узкой полосой вдоль русел рек в безлесных районах.

Субтропические смешанные леса встречаются в предгорьях и низменностях Западного Закавказья и Талыша. В Западном Закавказье они распространены от Туапсе к югу по Черноморскому побережью, значительно расширяясь в Колхидской низменности; в предгорьях они достигают высот 50-60 м. В Талыше такие леса по влажным ущельям поднимаются до высоты 600 м.

Буковые леса (формации бука восточного) занимают на Кавказе наибольшую площадь и типичны для среднегорий. В Колхиде они встречаются почти от уровня моря до верхних пределов леса, но оптимальные условия для развития имеют на высотах 1000-1400 м; выше их частично заменяют темнохвойные леса. В менее влажных районах Закавказья нижняя граница буковых лесов расположена выше, а в Южном Закавказье (Карабах, Зангезур) и в западной части Малого Кавказа они отсутствуют.

Дубовые леса широко представлены на всем Кавказе, кроме южного Закавказья. Обычно дубравами заняты нижние части горных склонов на высотах от 400-500 до 1000-1200 м н.у.м. Из 17 произрастающих на Кавказе видов дубов, 14 эндемичны. Дуб скальный (на крутых склонах) и дуб черешчатый (на равнинах) характерны для дубрав Северного Кавказа, дуб грузинский – основная лесообразующая порода в нижней и средней частях лесного пояса в Закавказье, дуб восточный – одна из основных лесообразующих пород в верхней части лесного пояса Восточного Закавказья. В низинных и тугайных лесах преобладает дуб длинноножковый, в лесах Талыша – дуб каштанолистный, в предгорьях Колхиды – дубы имеретинский и Гартвиса, в Абхазии – чорохский. Наряду с дубравами, обычны также грабово-дубовые, грабово-дубово-ясеновые и грабинниково-дубовые леса. На Северном Кавказе дубняки играют большую роль и в лесостепных ландшафтах; произрастая здесь вместе с ясенем, кленами

(полевым и татарским) и карагачем, они образуют перелески относительно невысокого бонитета, чередующиеся с растительностью луговых степей.

Каштан, чаще в сочетании с грабом и буком, образует леса в горах и предгорьях Колхиды и на склонах северо-западного Кавказа, особенно в бассейне р. Белой, а местами и в Восточном Закавказье, например, на склонах Водораздельного хребта и Алазано-Агричайской депрессии. В Колхиде он растет от уровня моря до 1300 м, в Восточном Закавказье – на высотах от 500 до 1100 м н.у.м. За последнее время неконтролируемые вырубки привели к значительному сокращению площади каштанников.

Темнохвойные еловые и пихтовые леса распространены в горах западной части Северного Кавказа и в западном Закавказье, где они приурочены к среднегорному и высокогорному поясам (от 1000-1200 до 2000-2200 м н.у.м.). Оба встречающихся здесь вида, ель восточная и пихта Нордмана, могут выступать в качестве эдификаторов и доминантов высокогорных горнолесных сообществ.

Сосновые леса шире всего распространены на Северном Кавказе, главным образом по продольным, глубоко врезанным в горы ущельям. Значительные участки их есть и в Закавказье, особенно в бассейне верхнего течения р. Кура. Сосна крючковатая, или кавказская, имеет большой ареал и растет в горных лесах всего Кавказа вплоть до верхней границы леса, входя в состав высокогорного криволесья. На Северном Кавказе в образовании хвойных лесов принимает участие и сосна обыкновенная. Другие виды сосен имеют небольшие ареалы и эндемичны для Кавказа. Сосна пицундская встречается только на Черноморском побережье, а сосна эльдарская растет на сухих каменистых склонах в Восточном Закавказье в долине р. Иори.

На верхней границе своего распространения древесная растительность образует криволесья, редколесья, мелколесья (местами редкостойные) и стланики. Криволесья обычны в горах с очень снежными зимами, тогда как в условиях более сухого и континентального климата естественная опушка леса образуется в основном мелколесьями и стланиками. В состав

высокогорного криволесья входят береза, рябина, бук, дуб восточный, клен высокогорный, реже сосна.

6. Растительность субальпийских лугов. Выше лесного пояса, на высотах от 1600-2100 до 2000-2700 м н.у.м. в зависимости от расположения и экспозиции склонов и степени увлажненности, лежит субальпийский пояс, в который местами языками вклиниваются формации буковых и березовых редколесий и криволесий. В богатых атмосферными осадками горах западных и центральных частей Большого Кавказа и в западной части Малого Кавказа широко распространены заросли кавказского рододендрона, а в более засушливых районах, особенно в восточной части Малого Кавказа, по склонам южной экспозиции развиваются подушки можжевельниковых стлаников.

В условиях хорошего увлажнения и богатства почв на высоте 1200-1800 м н.у.м. встречаются луговые ассоциации гигантских трав: борщевиков, дельфиниумов, девясилов, тмина, аконитов, головчатки и крестовников с участием различных горных злаков. Основную часть субальпийского пояса занимают злаково-разнотравные, преимущественно вейниково-разнотравные ассоциации. Формации совершенно особого состава развиваются в местах стоянок скота, где обычны виды щавеля, манжетки, чемерицы. Редко в субальпийском поясе на седловинах, плоских вершинах и у ручьев можно встретить болота с различными мхами и осоками. Максимальное богатство растительности на субальпийских лугах проявляется в различных понижениях рельефа: карстовых воронках, по руслам ручьев, в ущельях и др. Для этих участков характерно одновременное присутствие растений на разных этапах вегетации в связи с неодновременным схождением снежного покрова.

7. Альпийские луга развиваются в верхней части альпийского пояса, на высотах 2600-3100 м на Большом Кавказе и 3000-4500 м н.у.м. на востоке, в более континентальных частях Малого Кавказа. В восточной части Большого Кавказа они занимают значительные площади в широких плоскодонных

цирках, а также на пологих, слегка вогнутых склонах и в седловинах, благоприятствующих накоплению снега и сравнительно позднему его стаиванию. Альпийские ковры образуются плотным и приземистым (2-4 см высотой) ярусом прижатых к почве побегов и листов прикорневых розеток низкорослых многолетних растений, преимущественно имеющих шпалерную или розеточную форму. Видовой состав растительности небогат, но очень характерен: на различных участках могут преобладать камнеломки, крупки, гентиана, примула, вероника, колокольчики, пупавки, подорожники. На фоне густой зелени этих растений местами встречаются единичные дернинки некоторых злаков и осок. Особую группу формаций составляют так называемые «вторичные ковры», формирующиеся в субальпийском и в нижней части альпийского пояса под влиянием интенсивного выпаса. Видовой состав их богаче, но менее устойчив. В нем участвуют как элементы типичных каровых ковров, так и подавленных выпасом дериватов луговой растительности и пастбищные сорняки; особенно обильно развиваются виды манжеток.

ГЛАВА 2 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ НА КАВКАЗЕ

Надсемейство Empidoidea сегодня является крупнейшим в составе отряда двукрылых насекомых (Diptera) и насчитывает около 11000 видов. В составе надсемейства на долю эмпидид (в широком смысле) приходится более 4000 видов. На территории Палеарктики на момент выхода Каталога палеарктических двукрылых (Catalogue of Palearctic Diptera) установлено около 1507 видов (1050 видов Empididae (Chvála, Wagner, 1989), 450 видов Hybotidae (Chvála, Kovalev, 1989), 3 вида Atelestidae (Chvála, 1989) и 4 вида Brachystomatidae (Chvála, Wagner, 1989). Сегодня, учитывая описания новых видов и новые находки уже известных видов, эта цифра составляет около 2000 видов.

Различные территории Палеарктики исследованы крайне неравномерно. Значительная часть таксонов известна из Европы и Средиземноморья, интенсивно изучалась фауна эмпидид Японии и Китая. В последнее время опубликована серия работ по фауне Турции. В остальных областях сведения достаточно фрагментарны или вовсе отсутствуют. Последнее замечание относится, например, к Средней Азии, Азиатской части России и, до начала XXI века, к Кавказу (Шамшев, Кустов, 2006).

Историю изучения эмпидоидов Кавказа сегодня невозможно рассматривать в отрыве от исследований этой группы, в первую очередь, на территории Европы, Средиземноморья, Передней Азии и Европейской части России. Это обусловлено мозаичностью и недостатком сведений как по эмпидидам Кавказа (до настоящего времени), так и других, в первую очередь соседних с ним территорий. Для проведения различных видов анализа кавказской фауны таксона, таких как ареалогическое исследование, изучение фауногенеза и экологических особенностей, широко использовались сведения по эмпидоидам, обитающим как на территории Палеарктики, так и

в других биогеографических царствах; для сравнения и анализа были привлечены работы многих авторов, география которых охватывает несколько континентов. Особое внимание уделялось близкой в фаунистическом отношении Европе (значительная часть Кавказа в биогеографическом смысле относится к Европейской Неморальной области (Емельянов, 1974)), где фауна эмпидоидов наиболее полно исследована: здесь выявлено 816 видов (Yang et al., 2007).

История изучения эмпидоидных двукрылых на Кавказе, до настоящего времени, складывалась из немногочисленных разрозненных публикаций, посвященных описанию новых видов и указанию новых находок. В целом, ее можно разделить 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, почти столетний период изучения фауны эмпидоидов Кавказа связан с именами немецких диптерологов Фридриха Лёва (F. Loew) и Эриха Энгеля (E. Engel), итальянского энтомолога Марио Бецци (M. Bezzi), а также финских исследователей Рихарда Фрея (R. Frey) и Ристо Туомикоски (R. Tuomikoski). Первые сведения об эмпидидах Кавказа появились в работах Лёва (Loew, 1865, 1873), описавшего 7 новых видов рода *Empis* из Грузии и Дагестана: *Empis apicalis*, *E. hirta*, *E. basalis*, *E. candidata*, *E. ptilocnemis*, *E. tessellata* (как *E. fraterna*) и *E. obscuripes*. Еще один вид этого рода, *E. caucasica*, описал Бецци (Bezzi, 1909), выделив его в новый подрод *Xanthempis*. Позднее еще 5 видов эмпирид (*Platypalpus albiseta*, *Empis contigua*, *E. mediterranea*, *E. subclavata* и *Wiedemannia fallaciosa*) указал Энгель (Engel, 1939-1946), а затем Фрэй (Frey, 1954-1956) дополнил имеющийся список 5 видами, 3 из которых (*Rhamphomyia distincta*, *R. basispinosa* и *R. caucasica*) описал как новые. Наконец, Туомикоски (Tuomikoski, 1955) впервые для фауны Кавказа привел представителя рода *Bicellaria* – *B. subpilosa*.

На втором этапе, занявшем всю вторую половину XX в., происходило накопление фаунистических данных силами, в первую очередь, отечественных специалистов под руководством родоначальника русской диптерологической школы Александра Александровича Штакельберга. В этот период Владимир Григорьевич Ковалев публикует описания новых видов рода *Platypalpus*: *P. caucasicus* из Тебердинского заповедника (Ковалев, 1967), *P. pallidiseta* из Краснодарского края (Ковалев, 1978) и *P. pallescens* с современной территории Республики Адыгея. Важным этапом в изучении эмпиидоидных двукрылых, в том числе и на Кавказе, стал выход в свет «Определителя насекомых Европейской части СССР», где авторство ключей по семейству Empididae sensu lato принадлежало К.Б. Городкову и В.Г. Ковалеву (1969). Здесь впервые для Кавказа были указаны *Bicellaria nigra*, *Platypalpus mikii*, *Crossopalpus aeneus*, *Empis stercorea* и *Rhamphomyia dentata*.

Существенный вклад в познание кавказской фауны Кавказа на этом этапе внесли и зарубежные ученые. Ряд новых для науки видов из различных родов эмпиидоидных двукрылых описал Милан Хвала (M. Chvála). Это, в частности, *Tachydromyia elbrusiensis* и *T. caucasica* (Chvála, 1970a), *Chersodromia nigrosetosa* и *C. caucasica* (Chvála, 1970b). Позднее им впервые для Кавказа приведены *Tachypeza nubila*, *Platypalpus exilis* и *P. cryptospina* (Chvála, 1975), *Oedalea zetterstedti* (Chvála, 1981), *Oropezella sphenoptera* (Chvála, 1983), а также *Platypalpus longiseta*, *P. pectoralis* и *P. luteolus* (Chvála, 1989a). Затем Хвала описывает два новых кавказских вида из подрода *Xanthempis* – *Empis adriani* и *E. ponti* (Chvála, 1996), и два вида рода *Hilara* с территории Грузии – *H. mauroides* из видовой группы *maura* (Chvála, 1997) и *H. allogastra* из видовой группы *abdominalis* (Chvála, 2001), а также новый вид из подрода *Polyblepharis* – *Empis zachardai* из Карачаево-Черкессии (Chvála, 1999a). Кроме того, впервые для Кавказа приводятся *Drapetis completa*, *Crossopalpus nigritellus* (Chvála, Kovalev, 1989), *Rhamphomyia nigripennis* и *R. trigemina* (Chvála, Wagner, 1989).

Первая обзорная работа по эмпидоидам Кавказа была опубликована Мирославом Бартаком и Олдричем Сыроваткой (Barták, Syrovátka, 1983). В ней приведено 45 видов, в том числе 7 описаны как новые для науки: *Empis tenera*, *E. socrus*, *E. consobrina* и *Rhamphomyia azauensis* из Приэльбрусья, а также *Rhamphomyia dombai*, *R. drahomirae* и *R. teberdana* из Теберды. Впервые для Кавказа отмечены 28 видов: *Empis aestiva*, *E. prodromus*, *E. crassa*, *Rhamphomyia variabilis*, *R. kerteszi*, *Hilara brevivittata*, *H. splendida*, *H. gallica*, *Trichina elongata*, *T. opaca*, *Bicellaria sulcata*, *Ocydromia glabricula*, *Platypalpus brevicornis*, *P. brachystylus* (как *P. brunneitibia*), *P. stigmatellus*, *P. rapidoides*, *P. pallidiventris*, *P. notatus*, *P. nigritarsis*, *P. minutus* и *Tachydromia parva* из Кабардино-Балкарии; *Rhamphomyia sulcata*, *R. tibialis*, *Hilara clypeata* из Карачаево-Черкессии; *Empis genualis*, *Hilara clavipes*, *Tachypeza fuscipennis* и *Tachydromia arrogans* из окрестностей Каладжика (Азербайджан). Кроме того, для 10 видов приведены новые точки находок.

Позже, в результате ревизии типовых экземпляров видов, описанных Лёвом и Штроблом, Сыроватка переописывает *Empis hirta* и *E. genualis* (Syrovátka, 1991, 2000), а затем Бартак описывает с территории Кавказа еще 2 вида рода *Rhamphomyia*: *R. kovalevi* из Краснодарского края и *R. tuberifemur* из Аджарии (Barták, 2004).

Существенный вклад в познание эмпидид кавказской фауны внес немецкий энтомолог Вольфганг Джуст (W. Joost), занимавшийся изучением различных групп водных насекомых и предпринявший множество поездок за фаунистическим материалом, в том числе, и на Кавказ. Им описаны *Hemerodromia illiesi* из Грузии (Joost, 1980), *Dolichocephala monae* из Армении (Joost, 1981a), *Clinocera shumanni* из Кабардино-Балкарии, *Wiedemannia caucasica* и *W. klaustnitzeri* из Краснодарского края, *W. chvalai*, *W. pseudovaillanti* и *W. vaillanti* из Кабардино-Балкарии и Карачаево-Черкессии (Joost, 1981b). В последней работе им приводятся новые указания для еще 11 видов: *Chelifera flavella*, *C. precabunda*, *Chelipoda vocatoria*, *Dolichocephala irrorata*, *Clinocera appendiculata*, *Kowarzia plectrum* и

Wiedemannia beckeri из Кабардино-Балкарии, *Clinocera nigra*, *Wiedemannia braueri* и *W. zetterstedti* из Краснодарского края и *C. stagnalis* из Ставропольского края; *Wiedemannia beckeri* и *C. stagnalis* впоследствии были отмечены и для Грузии (Chvála, Wagner, 1989).

Владимир Страка (V. Straka) обработал материалы по кавказским представителям рода *Hilara*, описав три новых вида – *H. hystricoides* из Азербайджана (позже отмечен Хвалой и из Кабардино-Балкарии), а также *H. azauensis* и *H. bartaki* из высокогорных (2300 м н.у.м.) окрестностей Азау в Кабардино-Балкарии. Еще один новый вид этого рода, *H. dzhantuganensis*, был описан с перевала Джантуган (Straka, Obuch, 1985).

Значительный вклад в изучение эмпидоидных двукрылых Кавказа внес Игорь Васильевич Шамшев, который за последние 20 лет опубликовал ряд работ с описаниями новых таксонов, а также ревизии родов *Empis* и *Tachydromia*. В двух статьях, посвященных палеарктическим видам рода *Tachydromia* из групп *terricola*, *interrupta* и *connexa* он описывает *T. georgiana* и *T. borzhomica* из окрестностей Боржоми (Грузия), а также *T. gorodkovi* из Карачаево-Черкессии и Абхазии (Shamshev, 1993, 1994). Чуть позже им была осуществлена ревизия видов рода *Empis* из подрода *Xanthempis* России и сопредельных территорий (Shamshev, 1998) с описанием 11 новых для науки видов, в том числе 5 – с Кавказа: *E. adzharica* (Грузия, Абхазия), *E. alanica* (Краснодарский и Ставропольский края), *E. kovalevi* (Грузия), *E. pavli* (Грузия, Абхазия), *E. zinovjevae* (Грузия). В этой же работе для Кавказа приводится *Empis concolor*, ранее известный с территории Европы, однако впоследствии, при сравнении кавказских экземпляров с лектотипом этого вида, хранящимся в Музее Оксфордского университета, было установлено, что кавказские экземпляры представляют самостоятельный вид, описанный как *Empis pseudoconcolor* (Шамшев, Кустов, 2008). Кроме того, Шамшевым впервые для Кавказа был указан вид *Dryodromia testacea* из Азербайджана и Грузии (Shamshev, 1999), а также описаны два новых вида подрода *Euempis*

рода *Empis*: *E. sevanensis* из Армении и *E. shushaensis* из Азербайджана (Shamshev, 2001).

Таким образом, к началу исследований автора настоящей работы с территории Кавказа всего было известно 118 видов: 40 видов семейства Nubotidae, относящихся к 11 родам (8 эндемичных) и 78 видов Empididae из 11 родов (41 эндемичный).

Первым этапом новейшего периода в познании мух-толкунчиков Кавказа стала статья И.В. Шамшева и С.Ю. Кустова (2006), при подготовке которой были учтены все имеющиеся на тот период литературные сведения по эмпидоидным двукрылым региона. За 10 следующих лет нашей работы с территории Кавказа было описано 66 новых видов, в том числе 54 вида – благодаря работе исследователей: С.Ю. Кустова, И.В. Шамшева, а также учеников С.Ю. Кустова: В.В. Гладуна, Д.А. Жеребило, А.Н. Криштопа, Т.В. Михайличенко, М.М. Бабичева. Часть материалов была опубликована также И.В. Шамшевым в т.ч. в соавторстве с зарубежными коллегами М. Хвалой, П. Грутертом и Б. Синклером.

Ниже приведены сведения обо всех новых находках и описании новых видов для изучаемого региона. В 2006 г. И.В. Шамшевым в рамках ревизии подрода *Polyblepharis* рода *Empis* восточной Палеарктики по сборам В.А. Рихтер из Азербайджана были описаны 2 новых кавказских вида *E. azerbaijanica* и *E. talyshensis* (Shamshev, 2006). Еще 8 новых видов рода *Empis* с Кавказа устанавливаются в 2007-2008 гг. И.В. Шамшев и С.Ю. Кустов.

В составе подрода *Leptempis*, ранее представленного на Кавказе всего одним видом, ими из Краснодарского края, Армении и Грузии описаны *E. afipsiensis*, *E. kubaniensis* и *E. yaroshenkoi* (Shamshev, Kustov, 2007). Годом позже в составе подрода *Xanthempis* ими описаны *E. annae* из Адыгеи, *E. grichanovi* из Краснодарского края и Грузии, *E. pseudoconcolor* из Краснодарского края, Карачаево-Черкессии, Абхазии и Грузии, *E. teberdaensis* из Карачаево-Черкессии и *E. zamotajlovi* из Краснодарского края

и Адыгеи (Шамшев, Кустов, 2008). В этой же работе впервые для Кавказа приведены *E. trigramma* и *E. assalemensis*.

Предварительный ареалогический анализ видов семейств Empididae и Hybotidae, обитающих на территории Кавказа, был сделан в докладе С.Ю. Кустова на XIII съезде Русского энтомологического общества (Кустов, 2007).

Наконец, в Красную книгу Краснодарского края был занесен первый вид мух-толкунчиков – *Empis apicalis* (Шамшев, Кустов, 2007).

В 2009 г. публикуются ревизия группы видов *Iteaphila setosa* с Кавказа с описаниями двух новых видов, *Iteaphila caucasica* из Адыгеи и *I. kubaniensis* из Краснодарского края (Shamshev, Sinclair, 2009), а также обновлённый список кавказских эмпидид (92 вида) и гиботид (45 видов), в котором впервые для региона указаны *Empis femorata* и *Rhamphomyia flava* (Кустов и др., 2009). В том же году впервые для Северо-Западного Кавказа отмечен вид *Empis crassa* и рассмотрены его распространение, ландшафтно-биотопическая приуроченность, фенология и трофическое поведение (Кустов, Гладун, 2009).

В работе, посвященной фауне семейств Empididae и Hybotidae заказника «Камышанова Поляна» (Краснодарский край), приведен целый ряд новых для Кавказа видов Empididae – *Dolichocephala ocellata* и *Empis hyalipennis*, Brachystomatidae – *Trichopeza longicornis* и *Hilara aeronetha* (последний ошибочно) и Hybotidae – *Bicellaria austriaca*, *B. spuria*, *B. vana*, *Elaphropeza ehippiata*, *Hybos femoratus* и *H. grossipes* (последний ошибочно), *Leptopeza flavipes*, *Oedalea flavipes* и *Symballophthalmus pictipes* (Гладун, Кустов, 2010). Несколько видов рода *Platypalpus* в этой статье приведены ошибочно; впоследствии все они были описаны как новые (Kustov et al., 2014, 2015). Годом позже с территории заказника «Камышанова Поляна» были указаны еще три новых для региона вида Hybotidae – *Euthyneura myrtilli*, *Oedalea holmgreni* и *O. montana* (Криштопа, Кустов, 2011). В это же время описываются два новых вида гиботид из Краснодарского края – *Chersodromia isabellae* (Grootaert, Shamshev, 2010) и *Ch. nikolayi* (Grootaert et

al., 2012), а также впервые для черноморского побережья Кавказа приводятся виды *Ch. pontica* и *Ch. cursitans*.

В 2011 г. В.В. Гладун публикует большую статью по фауне и экологии эмпидид рода *Rhamphomyia* на Северо-Западном Кавказе, в которой приводит список из 16 видов, в том числе 6 видов (*R. czizeki*, *R. ignobilis*, *R. laevipes*, *R. sulcatella*, *R. crassirostris*, *R. umbripennis*) новых для Кавказа (Гладун, 2011а), а затем в автореферате своей кандидатской диссертации дает общий список кавказских видов трибы Empidini (Гладун, 2011б). В это же время ведется активная работа с мухами-толкунчиками подрода *Xanthempis* рода *Empis*, в результате которой обобщены сведения по их распространению (Кустов, Шамшев, 2011а), ландшафтно-биотопическому распределению и фенологии (Кустов, Гладун, 2011), а также описан новый кавказский вид *Empis shamshevi* (Кустов, 2011а).

В обзорной статье по кавказским представителям подрода *Leptempis* рода *Empis* приведены описания трех новых видов из Краснодарского края, Закавказья и Турции – *Empis euxinus*, *E. nagalevskii* и *E. tatyanae*, и впервые для России и Кавказа приводится *E. confusa* из Краснодарского края и Адыгеи (Кустов, Шамшев, 2011б). Кроме того, из Краснодарского края был описан еще один новый вид *E. grootaerti*, а список эмпидид Кавказа и России дополнен видом *E. grisea* (Гладун, Кустов, 2011). Также была изучена внутривидовая изменчивость вида *Empis (Leptempis) kubaniensis* из различных локалитетов на территории Северо-Западного Кавказа (Кустов, 2011б).

Подрод *Leptempis* послужил одной из модельных групп, на примере которых было проанализировано общее распространение эмпидид, выявлены центры их видового разнообразия и установлены элементарные фауны; этот анализ позволил сделать вывод о том, что Кавказ представляет собой наиболее самобытный центр видообразования, поскольку среди обитающих здесь видов 64 % являются эндемичными (Кустов, 2012а).

Два новых кавказских вида гиботид были описаны в 2012 г. – *Platypalpus negrobovi* с территории заказника «Камышанова Поляна» в Краснодарском крае (Grootaert et al., 2012) и *Euthyneura zaitsevi* с плато Лаго-Наки в Республике Адыгея (Шамшев, Кустов, 2012а). По материалам, собранным и определенным С.Ю. Кустовым, с территории Кавказского заповедника впервые приводятся еще три вида: *Tachypeza yinyang* (новый для России), *Trichinomyia fuscipes* и *Symballophthalmus dissimilis* (Криштопа, 2012). Проведена также типизация роев, образуемых видами рода *Hilara* (Бабичев, Кустов, 2012).

В ревизии европейских видов рода *Empis* группы *pennipes* М. Хвалой были описаны 4 новых вида из Грузии (*E. caucasidecora*, *E. brendae*, *E. aseponti* и *E. planti*), впервые для Кавказа приведен описанный ранее из Турции вид *E. doronicola* и дан ключ для определения по самцам (Chvála, 2012). В этом же году были обнаружены два новых для Кавказа семейства эмпидоидов, Atelestidae и Brachystomatidae, а для родов *Gloma* и *Heleodromia* отмечены первые кавказские виды, *G. fuscipennis* и *H. immaculata* (Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013), описан новый вид *Rhamphomyia pseudopoissoni* с территории Краснодарского края (Кустов, Гладун, 2012а) и опубликовано первое обобщение по региональной фауне эмпидид в широком смысле, в котором приведены 132 вида из 15 родов Empididae, 72 вида из 18 родов Nybotidae, 1 вид Atelestidae и 2 вида Brachystomatidae (Кустов, 2012б).

Накопленные на этот момент данные о распространении и численности эмпидоидов на Кавказе были использованы при составлении Красной книги Республики Адыгея, в которую в качестве редких и требующих охраны видов вошли *Empis annae*, *E. kubaniensis*, *Iteaphila caucasica*, *Atelestus pulicarius* и *Platypalpus pallescens* (Кустов, Гладун, 2012б; Кустов, Шамшев, 2012а, 2012б; Шамшев, Кустов, 2012б; Кустов, Криштопа, 2012).

Особенно продуктивным оказался 2013 г., ознаменовавшийся серией публикаций, посвященных описанию новых кавказских видов эмпидид, а

также анализом их распространения и экологических особенностей. В обзоре видов группы chioptera рода *Empis* описаны *E. abagoensis* из Адыгеи, *E. kamushanovensis* из Краснодарского края и *E. pseudochioptera* из Краснодарского края и Карачаево-Черкессии, впервые для Кавказа указан *E. pusio* и приведен ключ для определения кавказских видов этой группы (Кустов, Шамшев, 2013). Еще 5 новых видов рода *Empis* (*E. arkhyziensis*, *E. cherkessica*, *E. temryukiensis*, *E. xanthopoda* и *E. hamatophallus*) были описаны из Краснодарского края, Карачаево-Черкессии и Адыгеи, а *E. albopilosa* и *E. acinerea* впервые отмечены для фауны Кавказа (Kustov, Shamshev, 2013; Kustov, Mikhaylichenko, 2013).

Ключ для определения европейских видов подрода *Lissempris* рода *Empis* с описанием двух новых видов *E. azishtauensis* и *E. krasnodarensis* из Краснодарского края был опубликован И.В. Шамшевым и С.Ю. Кустовым (Shamshev, Kustov, 2013). В обновленном перечне таксонов трибы Empidini впервые для Кавказа приведены *Empis livida*, *E. opaca* (ошибочно), *E. haemi*, *E. pleurica*, *E. sericans* и *E. calcarata* (Гладун, 2013). Дополнительные сведения были получены по эмпидидам рода *Hilara*: 7 обнаруженных в Краснодарском крае видов (*H. anglodanica*, *H. angustifrons*, *H. brevistyla*, *H. cilipes*, *H. discalis*, *H. galactoptera* и *H. thoracica*) впервые отмечены для Кавказа (Бабичев, Кустов, 2013а), а 3 вида из Карачаево-Черкессии и Краснодарского края (*H. arkhyziensis*, *H. caucasica* и *H. pseguashae*) описаны как новые (Kustov et al., 2013). Одновременно в статье об особенностях экологии некоторых видов рода *Hilara* приведены новые находки *H. lurida* из Краснодарского края и *H. woodinella* из Адыгеи (Бабичев, Кустов, 2013б).

Обобщение всех накопленных данных позволило осуществить анализ распространения родов эмпидид (в широком смысле) мировой фауны и показать, что максимальное сходство имеют фауны Палеарктического, Ориентального и Неарктического царств (Кустов, 2013а).

Была также проведена кластеризация 60 видов мух-толкунчиков подрода *Xanthempis*, обитающих на территории Палеарктики, по результатам

которой определены 8 элементарных фаун и выделены 4 центра видообразования, а также показана высокая самобытность кавказской фауны (Кустов, 2013б). Обзор ландшафтного распределения эмпидид Кавказа позволил выделить восемь их основных экологических групп: псаммофилы, степные хортофилы, плейстонофилы, водные эмпидиды, лесные дендрофилы, опушечные хортофилы, субальпийские хортофилы и высокогорные литофилы (Кустов, 2013в). Фенология водных эмпидид подсемейства *Nemerodromyinae* рассмотрена для территории Лагонакского нагорья (Жеребило, Кустов, 2013). Для кавказских представителей рода *Empis* проанализировано влияние периода лета на формирование у них жёлтой окраски (Кустов, 2013г).

Большая статья авторского коллектива Кубанских энтомологов, посвященная изучению энтомофауны заказника «Камышанова Поляна», содержит сведения о 50 видах Empididae, 38 видах Nybotidae, 1 виде Atelestidae и 2 видах Brachystomatidae, первые указания для Кавказа *Hilara canescens*, *H. hybrida*, а также обсуждение вопросов охраны и мониторинга двукрылых (Михайличенко и др., 2013).

В обзоре клиноцерин Кавказа региональная фауна дополнена тремя новыми для науки видами – *Kowarzia caucasica* и *Wiedemannia kustovi* из Адыгеи, *Trichoclinocera grichanovi* из Кабардино-Балкарии (род *Trichoclinocera* указывается для Кавказа впервые), приведен ключ для определения известных видов и дано обоснование переноса вида *Clinocera schumanni* в род *Kowarzia* (Sinclair, Shamshev, 2014). Еще два новых вида рода *Wiedemannia* – *W. shamshevi* из Карачаево-Черкессии и Южной Осетии и *W. sinclairi* из Краснодарского края, Адыгеи, Карачаево-Черкессии и Абхазии, были описаны чуть позже и в обзор не вошли (Кустов, Жеребило, 2014).

В этом же году опубликованы описания еще 6 новых для науки видов рода *Platypalpus* из Краснодарского края, Адыгеи и Ростовской области: *P.*

abagoensis, *P. arzanovi*, *P. gazaryani*, *P. kamyshanovensis*, *P. odintsovi* и *P. neberdzaensis* (Kustov et al., 2014).

На 2014 г. приходится сразу несколько публикаций по роду *Empis* (s. str.), обитающих на территории Кавказа, в которых описываются 9 новых видов. В группе видов *pennipes* это *E. gladuni* и *E. mezitkhi* из Краснодарского края (Шамшев, Кустов, 2014), а также *E. batumiensis* из Грузии, *E. caucasimontanus* из Адыгеи и Краснодарского края), *E. caucasipennipes* и *E. ladae* из Краснодарского края и *E. longiphallus* из Адыгеи, Краснодарского края и Южной Осетии (Кустов, Шамшев, 2014), а в группе *nigripes* – *E. hilariformis* и *E. ovchinnikovaе* из Краснодарского края (Kustov, Shamshev, 2014). Составлен также определитель кавказских видов группы *pennipes*, приводятся оригинальные описания самок *E. arkhyziensis*, *E. gladuni* и *E. planti* и впервые для региона и России в целом указываются *E. daronicola*, *E. planti* и *E. caucasidecora* (Кустов, Шамшев, 2014). В ходе уточнения состава фауны водных эмпирид рода *Kowarzia* впервые для Кавказа указан вид *K. barbatula* и существенно уточнено распространение *K. plectrum* (Жеребило, Кустов, 2014).

На состоявшемся в 2014 г. в Поттсдаме (Германия) Восьмом Международном Диптерологическом конгрессе были доложены основные результаты изучения эмпиридов на Кавказе (Kustov, 2014) и представителей рода *Hybos* на территории Палеарктики (Shamshev et al., 2014).

В самое последнее время появились две обзорные работы по кавказским представителям рода *Platypalpus* (Kustov et al., 2015) и палеарктической фауне рода *Hybos* (Shamshev et al., 2015). Первая из них содержит описания 7 новых видов (*Platypalpus akhunensis*, *P. kintrishiensis*, *P. lantsovi*, *P. pseudosilvahumidus*, *P. sinevi*, *P. subcausicus* и *P. teberdaensis*), указания 14 видов, новых для Кавказа (*P. albicornis*, *P. baldensis*, *P. caroli*, *P. ciliaris*, *P. clarandus*, *P. collini*, *P. cothurnatus*, *P. infectus*, *P. longicornis*, *P. luteicornis*, *P. nigrinus*, *P. pseudociliaris*, *P. ruficornis* и *P. smirnovi*), а также ключ для определения всех 47 известных на данный момент кавказских

видов рода. Вторая статья содержит новые сведения об обитании на Кавказе видов *Hybos vagans* и *H. femoratus*.

Обработка и обобщение обширного материала сборов клиноцерин из различных субъектов РФ и других государств Кавказского региона, легло в основу обзорной статьи по роду *Wiedemannia* фауны Кавказа, где 4 вида описаны как новые для науки – *W. ivkovicæ* и *W. nartshukæ* и *W. ossetiana* из Северной Осетии, и *W. pseguashæ* из Грузии и Северной Осетии (Kustov, Zhrebilo, 2015). Здесь же вид *Wiedemannia lota* приводится впервые для фауны России; впервые дан ключ к видам рода, уточнено обитание разных таксонов по различным государствам Кавказа, устранены имеющиеся неточности в более ранних указаниях уже известных видов.

В этом же году опубликованы исследования фауны клиноцерин заказника «Камышанова Поляна», указаны 12 видов из 3-х родов и приведен ключ для их определения.

В 2016 г. впервые публикуется таксономический список Empidoidea, обнаруженных для территории организованного в 2010 г. государственного природного заповедника «Утриш». Для этой ООПТ указываются 1 вид Atelestidae, 26 – Empididae и 14 – Hybotidae. Вид *Rhamphomyia maculipennis* впервые приведена для России и Кавказа (Kustov, Grichanov, Getman, 2016).

В этом же году публикуется монография «Кавказ как центр видового разнообразия эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) в Палеарктике», являющаяся расширенным изложением доклада С.Ю. Кустова, на проведенных 3 апреля 2015 г. 68–х Чтениях памяти Н.А. Холодковского с сообщением о результатах исследования таксономического состава, хорологии и происхождения эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) фауны Кавказа. Здесь же приводится полный таксономический список эмпидоидов Кавказа (Кустов, 2016).

Год 2016 ознаменовался проведением очередного, X Всероссийского Диптерологического симпозиума, прошедшего на базе ФГБОУ ВО

«Кубанский государственный университет», а также в одном из структурных подразделений – биологической станции «Камышанова Поляна» им. проф. В.Я. Нагалецкого. В сборнике материалов, опубликованном по результатам работы мероприятия, вышло несколько статей, посвященных познанию эмпидоидных двукрылых, в том числе и на Кавказе. Так, И.В. Шамшевым приведены сведения по исследованию эмпидоидов России (Шамшев, 2016 а) и морфологии прегенитальных сегментов эмпидоидей (Шамшев, 2016 б). Результаты исследований урбанизированной фауны толкунчиков (на примере г. Краснодара) были опубликованы В.В. Гладуном (2016). Впервые был приведен таксономический список водных эмпидид Причерноморья (Kustov et al., 2016). Сведения по экологии эмпидоидов опубликованы в материалах выступления С.Ю. Кустова (2016 а) и С.Ю. Кустова и Ю.К. Горбуновой (2016). Кроме этого, в 2016 г. впервые опубликованы сведения по возможности использования двукрылых, в т.ч. и эмпидоидных в качестве маркерных таксонов в целях выделения и мониторинга энтомологических ООПТ (Голова и др., 2016; Кустов, 2017). Важным для решения вопросов региональной охраны двукрылых, в т.ч. и эмпидоидных, стала публикация возможных путей биоконсервации на региональном уровне (Вольфов, 2016).

Таким образом, всего в ходе последнего этапа познания кавказской фауны эмпидид в широком смысле, было описано 66 новых для науки видов (в том числе 54 автором настоящей работы единолично или в соавторстве), а еще 78 видов указаны для Кавказа впервые. В итоге, общее число видов в регионе, известных в настоящее время, составляет 263, среди которых 168 видов относятся к Empididae, 91 – к Nybotidae, 1 – к Atelestidae и 3 вида – к Brachystomatidae.

ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основная часть материала для настоящей работы получена в результате собственных сборов автора на территории Кавказа в период с 1996 по 2016 гг. Кроме этого, были использованы материалы коллекционных фондов различных научных учреждений России и ряда других стран: Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Всероссийского института защиты растений РАСХН (Пушкин); Кубанского государственного университета и Кубанского государственного аграрного университета (Краснодар); Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва); Королевского бельгийского института естественных наук (Royal Belgian Institute on Nature Sciences, Brussels, Belgium); Загребского университета (University of Zagreb, Croatia). Все авторские сборы произведены 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. Положения и выводы, сформулированные в данной работе, построены именно на этих материалах, однако дополнительно были учтены материалы с территории Восточного Закавказья.

Всего за период исследований было собрано и идентифицировано более 60 тысяч особей имаго из семейств Empididae, Nybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae, приготовлено более 600 микропрепаратов гениталий самцов. Сборы осуществлялись ежегодно, с начала вегетационного периода – первой декады марта, до его завершения – конца ноября или начала декабря, с применением различных методик. Ими были охвачены различные ландшафтные зоны и высотные пояса от 0 до 3500 м н.у.м.

3.1 Места и способы проведения авторских исследований

Исследования проводились в различных ландшафтных зонах Кавказа различными способами.

1. Осуществлялись 1-5-дневные выезды в различные географические точки Кавказа. При реализации таких кратких экскурсий проведены выезды в различные точки Северо-Западного, Центрального Кавказа и Западного Закавказья на личном автотранспорте. Предварительно на карте определялись пункты проведения сборов – по ходу следования совершались до десяти остановок в различных ландшафтных зонах на 1-3 часа для проведения исследований.

2. Автор принял участие в пяти маршрутных экологических экспедициях в 1996-2000 гг., организуемых биологическим факультетом Кубанского государственного университета (руководитель – проф. В.Я. Нагалецкий) по различным территориям Восточного Приазовья России. Эти экспедиции длительностью 14-17 дней проходили во второй половине июня. Исследования велись как в местах стационарной стоянки, так и в процессе маршрутных выездов в радиусе до 70 км от места стоянки. В 2013 г. было принято участие в экспедиции в Ростовский заповедник (руководитель – Ю.Г. Арзанов).

3. Значительная часть материала была получена в процессе организованных автором в 2004-2016 гг. маршрутных энтомологических экспедиций: кордон Пслух – гора Аишха (2004); Абхазия (2004); пос. Красная Поляна – гора Ачишхо (2005); горы Большой Тхач и Малый Тхач – Ачишбоки (2006); гора Фишт (2007); пос. Гузерипль – горы Абаго-Атамажи (2008); гора Оштен (2008); пос. Гузерипль – гора Тыбга (2009); озеро Кардывач (2010); Восточное Приазовье (2011); пастбище Абаго – ручей Холодный (2011); плато Лаго-Наки (2011); плато Лаго-Наки – г. Дагомыс (2012); Центральный Кавказ (2012); Лагонакское нагорье (2013, 2015); Утришский заповедник (2014, 2016). Данные экспедиции совершались в июле-августе, их продолжительность составляла до 15 дней, протяженность

проходимых маршрутов – до 70 км. Маршруты всегда охватывали различные высотные пояса и ландшафтные зоны. В сборе материалов задействовались студенты и аспиранты биологического факультета КубГУ. Впоследствии материалы, собранные в указанных экспедициях, были также положены в основу множества успешно защищенных дипломных проектов и трех кандидатских диссертаций, выполненных под руководством автора (Вольфов, 2010; Гладун, 2011; Нестеренко, 2014).

Кроме этого, использовались материалы длительных экспедиционных исследований 2013-2015 гг., проводимых по плану автора аспирантом Д.А. Жеребило на территориях Абхазии, Грузии, Южной Осетии, а также в ряде кавказских субъектах РФ (Карачаево-Черкесская Республика, Кабардино-Балкарская Республика, Республика Дагестан, Республика Северная Осетия – Алания).

4. Регулярные стационарные исследования проводились на территориях структурных подразделений ФГБОУ ВО «КубГУ» – Ботанического сада (Краснодар), биологической станции «Камышанова Поляна» (Апшеронский район Краснодарского края, 650-1450 м н.у.м.) и опорного пункта в х. Октябрьский (р-он п. Горячий Ключ, 160-340 м н.у.м.). Удобство и репрезентативность исследований в данных подразделениях объясняется закрытостью их территорий и возможностью использования одновременно ряда методов, позволяющих получить репрезентативные сведения как по качественному и количественному составу таксонов, так и по фенологии, трофическим связям и другим экологическим особенностям. Работа здесь велась в течение всего вегетационного периода как путём использования энтомологического сачка и ловчих пробирок, так и путём применения стационарных светоловушек и ловушек Малеза.

Ежегодно сборы материала с использованием стационарных светоловушек и ловушек Малеза велись также на территориях Кавказского государственного природного биосферного заповедника им Х.Г. Шапошникова (с 2006 г.), государственных природных заповедниках

«Утриш» (с 2010 г.) и «Ростовский» (2013 г.). В целом полевые исследования проводились автором в 4 странах региона: России (Ростовская область, Краснодарский край, Ставропольский край, Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия – Алания и Дагестан), Абхазии, Южной Осетии и Грузии. Перечень всех пунктов сбора и исследований приведён ниже. Авторскими исследованиями наиболее полно были охвачены Северо-Западный, Центральный Кавказ и Западное Закавказье. На рисунке 3.1 показана карта Кавказа с обозначением степени охвата его территории в зависимости от имеющихся материалов, как авторских, так и из других коллекционных фондов, а также литературных сведений. В соответствии с этими сведениями, на территории Кавказа показаны три типа областей по степени изученности.

Первая степень – территория изучена полно в фаунистическом отношении: в типовых ландшафтах данной территории проводились многолетние исследования эмпидоидов различными методами и в различные фенологические периоды. На карте Кавказа эти области отмечены границами красного цвета.

Вторая степень – территория изучена относительно полно, однако авторские исследования здесь проводились с применением не всех эффективных методов и (или) не во все фенологические периоды, т.е. эпизодически. На карте Кавказа эти территории отмечены границами желтого цвета.

Третья степень – таксономический состав эмпидоидов здесь известен только по материалам различных коллекционных фондов и литературных источников т.к. авторские сборы здесь не проводились. Это обусловлено сложной и небезопасной обстановкой в данных регионах Кавказа, а также тем, что эти территории в настоящее время являются территориями других государств, что усложняет проведение здесь непосредственных полевых исследований. На карте данные территории отмечены границами розового

цвета. Ниже приведен перечень географических точек и населённых пунктов, в окрестностях которых проводились сборы и исследования эмпиоидов.

Россия, Краснодарский край:

Щербиновский район: окрестности населённых пунктов: Шабельское, Глафировка, Молчановка, Старощербиновская, Ейское Укрепление, Глафировская коса, побережье Азовского моря, остров Ейская Коса;

Ейский район: окрестности населённых пунктов: Ясенская, Ясенская Переправа, Копанская, берег озера Ханское; Ясенская коса;

Староминской район: окрестности населённых пунктов: Староминская, Канеловская, берег реки Сосыка в окрестностях станицы Канеловской;

Куцевский район: берег реки Сосыка в окрестностях станицы Шкуринской;

Приморско-Ахтарский район: окрестности населённых пунктов: Приморско-Ахтарск, Бриньковская, Возрождение, Ольгинская, Садки, Лиманокирпили, Степная, берега лиманов Бейсугский, Большой и Малый Кирпильский, Степнянский.

Каневской район: окрестности населённых пунктов: Каневская, Стародеревянковская, Привольная, Придорожная, Кубанская Степь, Челбасская, Красный Лес Челбасского лесничества, болото Большие Челбасы, берег р. Средняя и Сухая Челбаска;

Павловский район: окрестности населённых пунктов: Павловская, Атаманская, берег реки Сосыка;

Славянский район: окрестности населённых пунктов: Петровская, Черноерковская, Анастасиевская, Ханьков, Коржевский, Семисводный, берег лимана Мечетный;

Красноармейский район: окрестности населённых пунктов: Полтавская, Ивановская;

Калининский район: окрестности населённых пунктов: Лебеди, Могукоровка, Гривенская;

Тимашевский район: окрестности населённых пунктов: Медведовская;



Рисунок 3.1 – Карта Кавказа с обозначением степени охвата его территории авторскими сборами.

Брюховецкий район: окрестности населённых пунктов: Свободное, Переясловская, Чепигинская, берег реки Бейсуг;

Кореновский район: окрестности населённых пунктов: Пластуновская, Платнировская, Журавский, Раздольное, берега рек Бейсужек и Кочеты.

Выселковский район: окрестности населённых пунктов: Выселки;

Белоглинский район: окрестности населённых пунктов: Белая Глина;

Темрюкский район: окрестности населённых пунктов: Темрюк, Голубицкая, Старотитаровская, Тамань, Кучугуры, Пересыпь, Ахтанизовская, Фонталовская, Веселовка, Вышестеблиевский, Виноградный, Сенной, Прогресс, Старотитаровская, косы: Вербяная, Чушка, Бугазская, берега лиманов Ахтанизовский, Бугазский, Кизилташский и Цокур, берег Таманского залива, побережья Чёрного и Азовского морей;

М.О. город-курорт Анапа: окрестности населённых пунктов: Анапа, Чекон, Сукко, Большой Утриш, берег Витязевского лимана, косы Бугазская, Голенькая, побережье Чёрного моря, Утришский заповедник;

Крымский район: окрестности населённых пунктов: Неберджаевская, Троицкая, Новотроицкий;

М.О. город Краснодар: ботанический сад ФГБОУ ВПО «КубГУ», парк «Солнечный остров», парк 30-летия Октября, лесопарк Красный Кут, окрестности населённых пунктов: Старокорсункая.

Динской район: окрестности населённых пунктов: Агроном, Динская;

Усть-Лабинский район: окрестности населённых пунктов: Кирпильская, Ладожская, Тбилисская, Воронежская, берег реки Кубань;

М.О. город-курорт Геленджик: окрестности населённых пунктов: Джанхот, Бетта, Криница, Пшада, Архипо-Осиповка, берега рек Пшада, Бетта, побережье Чёрного моря;

Абинский район: окрестности населённых пунктов: Абинск, Ахтырский, Холмская, 1 км к северу от горы Сахалин, Панасенкова щель;

Северский район: окрестности населённых пунктов: Ставропольская, Калужская, Смоленская, Крепостная, Планческая, Убинская, Азовская,

хребет Шебш, подножие горы Пшада, русло реки Афипс, Верхнеафипское охотничье хозяйство;

М.О. город Горячий Ключ: окрестности населённых пунктов: Горячий Ключ, Саратовская, Фанагорийское, Октябрьский, Кутаис, Имеретинская.

Белореченский район: окрестности населённых пунктов: Рязанская, Первомайский;

Туапсинский район: окр. п. Большое Псеушхо; южный макросклон хребта Мецецу;

Апшеронский район: окр. г. Апшеронск, окр. ст. Тверская; хребет Азиш-Тау; заказник «Камышанова Поляна»;

Мостовской район: гора Аишха (КГПБЗ); гора Большой Тхач;

Отраденский район: окрестности населённых пунктов: Отрадная, Попутная, Ильич, верховья р. Тигинь.

м.о. Город-курорт Сочи: окрестности населённых пунктов Сочи, Адлер, Галицино, Красная Поляна, окр. оз. Кардывач; окр. оз. Средний Кардывач; окр. оз. Верхний Кардывач; гора Ачишхо; гора Аишха; кордоны КГПБЗ Пслух, Лаура.

Республика Адыгея:

м.о. Тахтамукайский район: окр. вдхр. Шапсугское;

м.о. Майкопский район: гора Тыбга (КГПБЗ); окр. оз. Псенодах (КГПБЗ); хребет Абаго (КГПБЗ); пастбище Абаго (КГПБЗ); плато Лаго-Наки (КГПБЗ); подножие горы Оштен;

м.о. Тлюстенхабльское городское поселение: окр. поселка Тлюстенхабль, берег реки Кубань;

Ростовская область: Орловский район: Ростовский заповедник; Кумо-Манычская впадина.

Республика Карачаево-Черкессия: долины рек Большая Лаба, Пхия, Рожкао; хр. Абишира-Ахуба; хр. Аркасара, северо-западный склон г. Загзан-Сырт, 2100 м н.у.м.; г. София.

Ставропольский край: Кумо-Манычская впадина; окрестности городов Ставрополь, Невинномыск, Ипатово, Пятигорск, Нефтекумск.

Республика Абхазия: р. Восточная Гумиста, неподалеку от Сухумской ГЭС 1й участок, 500 м н.у.м.; юго-западный склон г. Дзыхва, 2100 м н.у.м.; истоки р. Кот-Кот, 2300 м н.у.м., перевал Анчо, урочище «Каменистая поляна», родник, 2100 м н.у.м.; р. Пшица, 500 м н.у.м. Минимальная высота сбора 500 м н.у.м., максимальная 2100 м н.у.м. Минимальная высота на которой проводился облов 570 м н.у.м., максимальная 2300 м н.у.м.

Республика Южная Осетия: долина р. Бритадон, хр. Гудисский, 2100 м н.у.м.; северный склон г. Мангавцаг, 2700 м н.у.м.; западный склон г. Мангавцаг, 2900 м н.у.м.; истоки р. Чапарухицкали, 2800 м н.у.м.; Минимальная высота сбора насекомых 2100 м н.у.м., максимальная 2900 м н.у.м.

Грузия: окрестности поселка Абастумани, р. Абасчемисцкали, 1400 м н.у.м.; перевал Накеральский, хр. Рачинский, 1100 м н.у.м.; р. Ладжанури, хр. Лечхумский, 600 м н.у.м.; северные склоны г. Хвамли, 900 м н.у.м.; г. Мигария, р. Техури, 300 м н.у.м.; хр. Офицари, безымянный ручей, 800 м н.у.м., истоки р. Шакви, 1500 м н.у.м.; ГКХ, г. Кистанистави, 3000 м н.у.м.; ГКХ, юго-западный склон г. Таниэ, 3100 м н.у.м.; перевал Котонис-Геле, 2800 м н.у.м.; ГКХ, г. Чокисмта-Матура, истоки р. Аргун, 2850 м н.у.м. Минимальная высота, на которой происходил сбор насекомых – 300 м н.у.м., максимальная – 3100 м н.у.м.

3.2 Методы исследований

3.2.1 Методы полевых исследований

В процессе работы нами применялись различные методы исследования, адаптированные к особенностям распространения, биологии и экологии изучаемых объектов. Эмпидоиды населяют самые разнообразные местообитания, используют для питания различные субстраты, их лёт и роение осуществляется в различных биотопах и в разное время. В

зависимости от этого, нами были предприняты самые разнообразные методики для их поиска или привлечения. Основными способами полевого сбора были кошение с помощью энтомологического сачка, применение эксгаустера, ловчих пробирок, ловчих чашек Мерике, ловушек Малеза, светоотражающих поверхностей, дыма и светоловушек.

Энтомологический сачок. Для сбора эмпирид нами были использованы энтомологические сачки двух типов. Сачок стандартного типа, диаметром 30-35 см и ручкой длиной 1 м применялся нами для кошения по травянистой растительности и индивидуального вылова особей. Максимальная эффективность кошения отмечается для хортофильных эмпиридов, хищничающих на травянистых растениях или питающихся на цветах, например многих представителей *Platypalpus*, *Bicellaria*, *Empis*, *Rhamphomyia*. Сачок увеличенного диаметра до 50 см и телескопической ручкой длиной до 3 м использовался нами для ловли эмпиридов, роящихся высоко над землей (многие *Empis*) или над водной гладью на значительном расстоянии от берега, например виды *Hilara*. В некоторых случаях для вылова *Hilara* энтомологический сачок приходилось замачивать в воде, т.к. их лёт происходит практически на поверхности воды. В таких случаях особи намокают, они выбираются из сачка отдельным эксгаустером и не замариваются до полного высыхания внутри него. Однако справедливо отметить, что не все особи после высыхания достигают нормального состояния.

Эксгаустер. С его помощью производилась выемка особей из ловчих пробирок и энтомологических сачков. Непосредственный сбор эксгаустером был эффективен лишь для некоторых эмпиридов, например для *Tachydromia* и *Tachypeza*. Представители этих родов хищничают преимущественно на камнях и стволах деревьев, при этом для их вылова сложно применять ловчую пробирку – они выскакивают в щели, образуемымися между краями пробирки и неровностями субстрата. Поэтому эффективнее было медленно поднести к особи конец трубки эксгаустера (на расстояние примерно 1-3 см,

а затем резким движением, одновременно с резким вдохом, выловить особь. В некоторых случаях: в пасмурную погоду, в утренние часы мы использовали эксгаустер для индивидуального вылова особей, когда они становились менее подвижными. Также неплохие результаты показал непосредственный сбор эксгаустером эмпидоидов (преимущественно мелких *Empis*, *Bicellaria*) из цветков с длинным венчиком, например, таксонов семейства *Campanulaceae*.

Ловчая пробирка. Для сбора видов рода *Rhamphomyia*, выбирающих для мест своего отдыха нависающие над водной гладью стволы деревьев и крупные листья околоводных растений, удобными и эффективными, нежели эксгаустер, являются ловчие пробирки (Рубцов, 1956). Для этого метода лова обычные пробирки неудобны, в наших исследованиях была использована пластиковая прозрачная ловчая пробирка диаметром 30 мм и высотой 70 мм. Использование ловчей пробирки было оправдано в некоторых случаях для сбора *Tachydromia* и *Tachypeza*, но только с более или менее ровных поверхностей, таких как мощные стволы деревьев с ровной поверхностью, стены построек, плоские камни и др. Высокую эффективность ловчие пробирки показали при ловле водных эмпидид из родов *Clinocera* и *Wiedemannia*, обитающих на субстратах в зоне брызг или у уреза воды. При использовании сачка или эксгаустера, как правило, происходит намокание особей и их опыления «сваливание» их крыльев, что зачастую делало невозможным их последующую идентификацию. При ловле ловчей пробиркой особь оказывалась внутри нее, откуда затем извлекалась эксгаустером и замаривалась.

Ловчие чашки Мерики. Проявили высокую эффективность для вылова различных, преимущественно мелких, представителей эмпидоидов, например *Chersodromia*, *Crossopalpus*, *Elaphropeza*, *Platypalpus* и др. В качестве фиксирующей жидкости в них мы использовали спирт или 4-% формалин, в который добавляли несколько капель ПАВ (средство для мытья посуды). Выемка производилась раз в 1-3 дня в зависимости от места, погодных

условий и т.д. Нами применялись пластиковые одноразовые тарелки разной глубины жёлтого и белого цветов. В качестве подставки, если необходимо, использовали небольшие кусочки ДВП размером 15x15 см, на трех ножках, высоту ножек подбирали исходя из высоты растений. Недостатком метода является то, что собранный материал является влажным: для идентификации ряда таксонов необходимо исследовать опыление, которое на влажном материале неразлично, а высушивание – трудоемкий процесс.

Для сбора материала и получения данных по экологическим особенностям видов были использованы ловушки Малеза. Их эффективность для изучения двукрылых демонстрировалась неоднократно (Терешкин, Шлехтёнок, 1989; Сидоренко, и др., 2007; Кустов, Михайличенко, 2010; Михайличенко, Кустов, 2012). Преимуществом применения ловушки Малеза служит возможность отслеживания численности таксонов в течение всего сезона. Нами применялась модификация ловушки, предложенная Генри Тоунсом (Townes, 1972). В качестве фиксирующей жидкости для ловчего стакана мы использовали 70% этиловый спирт. После извлечения материала, которое мы производили один раз в 1-3 недели (в зависимости от локализации ловушки), материал перезаливался подобным раствором спирта и хранился в тёмном месте. В зависимости от места установки ловушка проявляла значительную эффективность в отношении целого ряда таксонов эмпидоидов, в том числе тех родов, виды которых сложно выловить с использованием других методов: *Chelifera*, *Chelipoda*, *Anthepiscopus*, *Trichina*, *Oedalea*, *Euthyneura*, *Oropezella*, *Leptopeza* и др. Существенным недостатком этого метода является то, что собранный материал является спиртовым и в ряде случаев требует высушивания для идентификации.

Светоотражающие поверхности. Данный новаторский метод был опробован нами впервые в 2011 г. для ловли эмпидид, принадлежащих к роду *Hilara*. В основе действия данного метода лежит этологическая особенность гилляр – они используют мерцающую поверхность воды в качестве маркера для формирования роя. Для имитации поверхности водной глади нами

применялись два типа поверхностей: ярко-голубая полиуретановая туристическая пенка и блестящий светоотражательный экран из фольги для автомобилей. Они расстилались на берегу водоёма, после чего мы вылавливали образующиеся над ними рои. Удобство метода состоит в том, что особи, пойманные над такими искусственными поверхностями, остаются сухими, за ними не нужно охотиться в часто неудобных и труднодоступных местах водоёма.

Ловля на дым является средством, эффективным для вылова мух из рода *Hormoza*, которые встречались как одиночно, так и роящимися над дымящейся древесиной.

Светоловушка. Для вылова представителей Empidoidea светоловушка не является особо эффективным методом. При ловле на свет эффективность ловушки была справедлива для некоторых представителей родов *Dolichocephala* и *Platypalpus*. В качестве экрана нами использовалась белая бязь 1,5x2 м, для освещения применялся переносной бензогенератор мощностью 1 кВт и лампа ДРЛ-250.

Воронковидные ловушки. Наряду с использованием перечисленных выше методик сбора двукрылых насекомых, отлов эмпидоидов в характерных биотопах проводился с применением разработанного нами собственного метода сбора двукрылых с различных субстратов с использованием изготовленных нами воронковидных ловушек. Преимущество данной методики заключается в возможности устанавливать ловушки над различными характерными для вылова двукрылых субстратами, что давало возможность оценить качественный и количественный состав, а также некоторые особенности их биологии и экологии (Чумакова, Кустов, Жеребило, 2013). Ловушка (рисунок 3.2) представляет собой конус с дуговидно изогнутой вершиной и состоит из металлического каркаса: трех ребер жесткости, скрепленных тремя округлыми кольцами разных диаметров на различной высоте.



Рисунок 3.2 – Воронковидная ловушка в рабочем состоянии (по: Чумакова, Кустов, Жеребило, 2013).

Диаметр основания определяется типом субстратов: плодовое тело гриба, навоз, трупы животных, разлагающаяся органика и др. Нами использовались в основном ловушки с диаметром до 30 см и высотой до 35 см. Каркас на вершине загибается примерно на 90° таким образом, что в вершинное кольцо снизу вставляется пластиковый ловчий стакан. Внизу ребра каркаса выступают за кольцо, что позволяет втыкать ловушку в субстрат или окружающий его грунт. Снаружи каркас обтянут органзой или мельничным газом. В ловчий стакан помещается фиксирующая жидкость (мы использовали этиловый спирт 70 % или формалин 4 %). Вылетающие из субстрата двукрылые оказываются в ловчем стакане и фиксируются. Периодичность выемки материала определяется погодными условиями, типами субстрата и скоростью наполнения ловчих стаканов.

Применение указанной методики отлова двукрылых насекомых позволило проводить их сбор в течение всего года в местах с наличием характерных для выплода личинок мух субстратов (навоз, гниющий лиственный опад, плодовые тела грибов, и др.). Установление подобных ловушек представляет собой альтернативу некоторым методикам выведения многих видов двукрылых, используемых в лаборатории. В нашей модификации ловушки развитие интересующих групп двукрылых (ксилофагов, мицетофагов, копрофагов) продолжало происходить в природной среде. Устанавливая ловушки на субстраты различной зрелости, мы отслеживали конкретную экологическую группу двукрылых, например, развивающихся в навозе на разных этапах разложения или в плодовых телах грибов на разных стадиях зрелости.

3.2.2 Методы лабораторных исследований и обработки данных

Монтировка и препарирование мух осуществлялась согласно методикам, подробно изложенным в работах А.А. Штакельберга (1969), К.К. Фасулати (1971) и Э.П. Нарчук (2003), с некоторыми авторскими изменениями.

Монтировка мух производилась на энтомологические булавки различных номеров (00-1), в зависимости от размера экземпляра, в том числе на энтомологические микробулавки – минуции (0,15 мм и 0,25 мм). Минуции вкалывались в мелко нарезанные кусочки пробки или пористого пластика (размером примерно 2x2x2 мм), предварительно наколотые на энтомологическую булавку номеров 1-3.

Этикетирование производилось энтомологическими этикетками обычно размером не более 8x16 мм, отпечатанными на лазерном принтере на плотной бумаге. Предпочтение отдавалось этикеткам мелкого размера, однако их окончательную величину определяла величина текстовой. При составлении географических этикеток указывались преимущественно географические названия, в меньшей степени – административные выделы.

По возможности, указывалась высота над ур. м. места поимки и GPS-координаты точки.

Определение эмпидид производили при помощи микроскопов Микромед МС 2 Zoom и Leica M 60 по различным определительным таблицам, содержащимся в определителях, многочисленных обзорах и ревизиях отдельных таксономических групп эмпидоидов, в т.ч. авторским. Для изготовления иллюстраций мух и деталей строения мы фотографировали их с использованием 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.

Для приготовления препаратов гениталий самцов сухой экземпляр помещали во влажную камеру 1-2 часа. В качестве влажных камер использовали пластиковые контейнеры с кусочком полиуретановой пены а дне, куда наливали небольшое количество воды. Размачивание осуществляли при температуре 20-25°C. Во избежание образования конденсата, препарат не выдерживали в камере более 3-х часов, также не допускали колебаний температуры в камере. Для отделения гениталий мы использовали микроскальпель из осколка лезвия опасной бритвы на ручке, или глазные ножницы. Все операции с препаратом производили под малым увеличением бинокля в часовом стекле или на предметных стёклах с выемкой.

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. Для постоянного хранения препаратов применяли пластинки из прозрачного полимера с углублением. Нами обычно использовался коррекс, который приобретали у коллекционеров старого фотографического оборудования и материалов. В углубление коррекса помещали препарат в глицерине, который сверху

закрывали скотчем. Такие пластинки подкалывали на ту же энтомологическую булавку, на которой находится экземпляр.

Для изготовления рисунков мы размещали препарат гениталий в капле глицерина под объектив бинокля, после чего производили съёмку камерой DCM 900. При изготовлении фотографий и рисунков было использовано программное обеспечение Scope Photo 3.0 и Photoshop 6.0, CS6, CC. Далее на монитор компьютера накладывали кальку и чётко видимые контуры объекта переносили на неё в карандаше; впоследствии на карандашный рисунок наносили детали, уже непосредственно в процессе изучения препарата. После подготовки карандашного рисунка с него рисовали копию в туши с использованием рапидографов различной толщины: 0.18 – для щетинок и особо тонких деталей, 0.35 для контура фаллуса, и 0.5 для контуров склеритов.

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

Система надсемейства Empidoidea в целом дана по Синклеру и Каммингу (Sinclair, Cumming, 2006), которые предложили деление эмпидоидей на следующие семейства: 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 данной работе.

При проведении хорологического анализа использовалось разделение суши на 6 царств: Палеарктическое, Неарктическое, Афротропическое, Ориентальное, Неотропическое и Австралийское. Для Палеарктики использована схема районирования наземной биоты, предложенная А.Ф. Емельяновым (1974), а также В.А. Кривоухатским и А.Ф. Емельяновым (2000).

Описания новых видов подготавливались 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 Кубанский государственный университет. Голотипы описанных новых видов, а также часть паратипов по некоторым из них, переданы на хранение в коллекционные фонды Зоологического института РАН.

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

4.1 Классификация эмпидоидов

Отряд Двукрылые (Diptera) располагается на вершине эволюции класса насекомых. Представители отряда – мухи и комары, легко различимы по передней мембранозной паре крыльев и жужжальцам (колбовидным придаткам), развивающимся на месте задней пары крыльев. Ротовые части образуют лижуще-сосущий или колюще-сосущий хоботок, в зависимости от способа питания. Размеры тела варьируют от 0.4 мм до 5 см в длину.

Преимущественно мелкие размеры, колоссальное разнообразие форм, существенные сложности при идентификации многих видов (даже до уровня семейств), делают этот отряд одним из наиболее трудных для изучения, в связи с чем он является одним из наименее исследованных таксонов. По этим же причинам двукрылые – одна из слабо используемых групп в проведении биоценотических и экологических исследований, поэтому сегодня их значение существенно недооценено.

В мировой фауне среди четырех самых наиболее многочисленных отрядов насекомых, таких как Diptera, Coleoptera, Lepidoptera и Hymenoptera, сочетающих примерно 50% от всех описанных ныне видов животных, отряд Diptera включает более 10-12% таксонов (Pape, Thompson, 2010). Виды этого мегаразнообразного отряда успешно колонизировали все континенты и почти все типы местообитаний. Сегодня описано свыше 154 000 таксонов. Двукрылые демонстрируют экстраординарное разнообразие анатомии, экологической специализации, жизненных стратегий с многочисленными вариантами фитофагии, хищничества, паразитизма и сапрофагии. В настоящее время отряд включает около 10 тысяч родов, объединенных в 150 семейств, 22-32 надсемейства, 8-10 инфраотрядов и 2 подотряда (Yeates, Wiegmann, 1999).

Монофилия (общность происхождения) двукрылых насекомых хорошо доказана и поддерживается следующими бесспорными апоморфиями:

- Среднеспинка несет поперечный шов.
- Задняя пара крыльев преобразована в жужжальца.
- 8-е брюшное дыхальце у имаго самцов отсутствует.
- Тергит 10 у имаго самцов отсутствует.
- Преобразование ротового аппарата имаго: утрата переднего сочленения у щетинковидных мандибул и превращение нижнегубных щупиков в лабеллум с псевдотрахеями
- Утрата ног и отсутствие замыкательного аппарата дыхалец у личинок.

Происхождение двукрылых связывают с группой скорпионовых мух (отряд Mecoptera, подотряд Mesopsychina). Древнейшие двукрылые известны с конца палеозоя и были близки по облику к современным типулоидоподобным формам. Дивергенция и развитие многообразия форм среди двукрылых происходило в три этапа, их время связано с тремя периодами массового вымирания на Земле.

Первый эпизод обусловлен драматическими изменениями, имевшими место между пермским периодом палеозоя и мезозоем, особенно в триасе (247–208 млн. лет). В пермско-триасском периоде 8-9 отрядов насекомых полностью вымерли, еще 10 существенно сократились. В этот период низшие двукрылые дали значительную радиацию.

Второй этап – радиация низших короткоусых, связан с восстановлением фауны после триаса. В связи с похолоданием и осушением экосистем в юрском периоде (207-146 млн. лет) личинки двукрылых развили механизмы противостоять иссушению, оставаясь в почве, при этом формировались хищные и паразитические формы.

Третий этап – радиация среди низших круглошовных, был самым крупным, он связан с прогрессивной эволюцией пупария как механизма противостояния потере влаги. Круглошовные – самая молодая и

разнообразная группа двукрылых, их происхождение и развитие связано с меловым периодом.

В современной системе отряд *Diptera* относят к мекоптероидному комплексу насекомых, включающий также отряды *Mecoptera*, *Trichoptera*, *Lepidoptera* и *Siphonaptera*. Происхождение двукрылых связывают с группой скорпионовых мух (отряд *Mecoptera*, подотряд *Mesopsychina*). Древнейшие двукрылые известны с конца палеозоя и были близки по облику к современным типулоидоподобным формам.

Окончательная система двукрылых, которая была бы принята большинством исследователей, еще не разработана. Самих двукрылых принято сегодня разделять на 3 подотряда (Нарчук, 2003): *Nematocera* – Длинноусые двукрылые, *Brachycera Orthorrhapha* – Короткоусые прямошовные и *Brachycera Cyclorrhapha* – Короткоусые круглошовные. Эта классическая схема сложилось из сочетания деления имаго по строению антенн (на длинноусых и короткоусых), а также по характеру растрескивания куколок при выходе имаго (на прямошовных и круглошовных). Однако это подразделение является искусственным, применяемым больше для практического удобства и не отражающем филогению отряда. Так, *Cyclorrhapha* представляет собой монофилетический таксон, в то время как *Nematocera* и *Orthorrhapha* – парафилетические группы. В различных схемах классификации двукрылых используются разные схемы деления на инфраотряды. Вслед за современными филогенетическими реконструкциями различных исследователей (Grimaldi, Engel, 2005; Sinclair, Cumming, 2006), мы рассматриваем *Empidoidea* как сестринский таксон *Cyclorrhapha*, находящиеся в составе объединяющей эти два таксона группы *Eremoneura* (рисунок 4.1).

Систематическое положение надсемейства *Empidoidea*, его таксономический состав и отношения с родственными группами являются предметом активных дискуссий. Монофилия *Empidoidea* была установлена

Гриффитсом (Griffiths, 1972) и ныне считается доказанной на основании следующих морфологических особенностей:

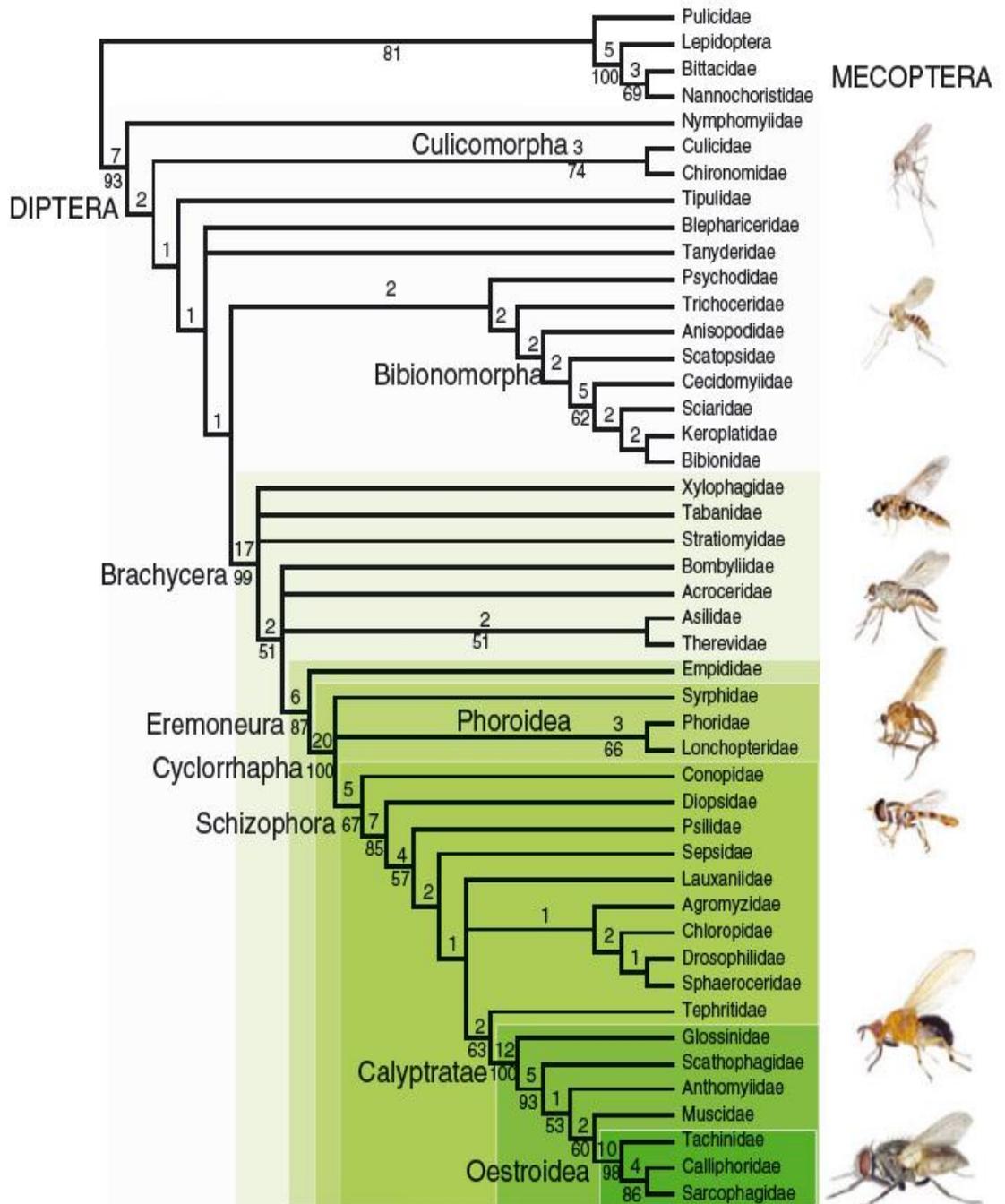


Рисунок 4.1 – Филогенетическое дерево основных таксонов двукрылых (по: Lambkin et al., 2013).

особое строение мандибул финальных стадий личинок, четкое разделение метэпистернума на спинной и брюшной склериты; наличие переднеапикального гребня на передних голенях и заднеапикального гребня

на задних голенях; изгиб жилки CuA_2 ; редукция крылышка; наличие единственной сперматеки; рычаговидная эякуляторная аподема. Подтверждают монофилию надсемейства и молекулярные исследования (Collins, Wiegmann, 2002; Moulton, Wiegmann, 2004).

Долгое время к надсемейству Empidoidea относили только два семейства – Empididae (толкунчики) и Dolichopodidae (зеленушки). В качестве единого семейства эмпидоиды рассматривались, в частности, и в определителе по фауне европейской части России (Городков, Ковалев, 1969). Сегодня подобной точки зрения придерживаются китайские исследователи в опубликованном ими каталоге эмпидид мировой фауны (Yang, Zhang, 2007).

Статус семейств, которых включают в Empidoidea в настоящее время, неоднократно изменялся. Так, Хвала (Chvála, 1983) разделил Empididae sensu lato на четыре отдельных семейства – Atelestidae, Microphoridae, Hybotidae и Empididae. Эта система была популярной среди диптерологов вплоть до начала XXI века. Дальнейшие филогенетические исследования продемонстрировали монофилию весьма разнообразного семейства Dolichopodidae и принадлежность к нему микрофорид (Microphoridae sensu Chvála) в качестве базальной группы, достигавшей значительного разнообразия в меловой период (Cumming, Brooks, 2002). На рубеже веков была предложена новая классификация Empidoidea в составе 4 семейств: Empididae, Hybotidae (включая Atelestidae sensu Chvála), Brachystomatidae (в том числе несколько родов из Empididae sensu Chvála) и Dolichopodidae (включая Microphoridae sensu Chvála), а также ряд групп архаичных родов неясного систематического положения (Cumming, Sinclair, 2000). 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., *Nomalocnemiidae* и *Oreogetonidae* (Pape et al., 2011). Данная схема принята нами в данной работе (здесь и далее: авторство родов и видов для таксонов, обитающих на Кавказе, в тексте не указывается, поскольку приведено в аннотированном каталоге).

4.2. Общая характеристика эмпидоидов и их основные диагностические признаки

Эмпидоиды являются важными консументами в составе большинства кавказских природных сообществ и нередко являются массовыми насекомыми, населяющими самые разнообразные биотопы. Это преимущественно весенняя и весенне-летняя группа двукрылых, но в горах, где они достигают особого разнообразия, их активность наблюдается в течение всего теплого периода года. По типу питания эмпидоиды как в имагинальной, так и в личиночной фазе преимущественно являются активными хищниками. Многим из них свойственно смешанное питание, а случаи облигатной нектаро- или палинофагии единичны. Личинки обитают в почве, различных разлагающихся субстратах, на дне водоемов и пр. Значительную роль играют эмпидоиды и в антропогенных ландшафтах, существенно лимитируя численность многих видов вредных насекомых или же являясь эффективными опылителями культурных растений. Некоторые виды рассматриваются в качестве агентов биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства.

Подробная морфологическая характеристика надсемейства *Empidoidea* и входящих в него таксонов приведена М. Хвалой (Chvála, 1983). Ниже дается общее описание эмпидоидов в составе *Empididae*, *Hybotidae*, *Atelestidae* и *Brachystomatidae* и суммируются их основные диагностические признаки. Габитусы представителей семейств показаны на рисунках 4.2-4.5.

Размеры имаго составляют от 1 до 15 мм; тело обычно темное, лишенное (в отличие от долихоподид) металлического блеска, реже желтое (подрод *Xanthempis*, некоторые виды подрода *Leptempis* и один вид *Empis* s.

str. семейства Empididae). Голова сравнительно маленькая, округлая, уже груди; затылок хорошо развит, а его длина примерно равна высоте; имеются 1 пара оцеллярных и 1-2 пары вертекальных щетинок. Глаза всегда с угловым внутренним разрезом вблизи антенн, у самцов обычно соприкасаются в верхней части на значительном расстоянии, у самок более или менее широко разделены. Иногда глаза у обоих полов сближены или соприкасаются на лице увеличенными передними фасетками, как у Brachystomatidae, некоторых Empididae (Nemerodromiinae) и Nybotidae (часть Tachydromiinae); у представителей ряда таксонов Empididae incertae sedis (*Brochella*), Clinocerinae и Brachystomatidae (Ceratomerinae) глаза разделены у обоих полов. Антенны обычно с короткими базальными члениками; первый членик голый или с волосками, второй членик с апикальным кольцом щетинок. Постпедицель короткий или длинный, конусообразно сужающийся к вершине. Стилус апикальный, обычно 2-сегментный, иногда 1- или 3-сегментный, голый или усаженный щетинковидными или простыми волосками, в некоторых случаях отсутствует; у Nybotidae он обычно очень длинный и волосковидный в вершинной части. Ротовые органы удлинённые, иногда в несколько раз превосходящие высоту головы, с маленьким лабеллумом, обычно без псевдотрахеи, либо клювовидные, короткие, с толстым лабеллумом, обычно несущим псевдотрахеи. Пальпы длинные, цилиндрические, почти прямые, но могут быть короткими и широкими.

Грудь в разной степени горбатая у большинства представителей, кроме некоторых Empididae (Nemerodromiinae), у которых она удлинена. Всегда развиты нотоплевральные и скутеллярные щетинки, другие щетинки скутума могут быть выражены в разной степени. Простернум может быть большим и слитым с эпистернумом в виде прекоксального моста, либо маленьким и изолированным от эпистернума (у Nybotidae); латеротергит голый, либо в волосках. Крылья прозрачные или в разной степени затемненные, реже пятнистые. Обычно крыло в основании широкое, обычно с хорошо выраженными анальной долей и анальным углом; иногда крыло в основании

узкое, и тогда анальная доля и угол отсутствуют. Костальная жилка не прервана, оканчивается на жилке R_{4+5} , M_1 , либо огибает все крыло. Расположение жилки R_s варьирует; она может быть значительно удалена от поперечной плечевой жилки (h) либо располагаться вблизи или напротив нее. Жилка R_{2+3} не разделена, жилка R_{4+5} может быть как разделенной, так и неразделенной. Дискальная медиальная ячейка имеется, и тогда от нее к краю крыла отходят 2-3 жилки, либо отсутствует. Жилка M_{1+2} может быть как разделенной, так и неразделенной. Анальная жилка обычно редуцирована в вершинной части, реже отсутствует или выражена по всей длине. Базальные и анальная ячейки у представителей разных таксонов сильно варьируют по длине и размеру. Крылышко имеется лишь у некоторых *Atelestidae* (*Atelestinae*).

Ноги ходильные, у *Clinocerinae* (*Empididae*) и *Trichopezinae* (*Brachystomatidae*) длинные и тонкие, с прямыми крепкими щетинками. У *Nemerodromiinae* (*Empididae*) передние ноги хватательные с удлинненными тазиками и снабженными вентральными шипиками бедрами; наличие специализированных шипиков и шпор на передних или средних ногах для удержания жертв характерно и для большинства *Tachidromyinae* (*Hybotidae*). Половой диморфизм может проявляться в различной форме и хетотаксии ног, причем ноги самок иногда несут своеобразное «оперение» в виде рядов уплощенных щетинок. Эмподий у большинства представителей группы щетинковидный, и только у *Clinocerinae* (*Empididae*) он пульвилловидный.

Брюшко самцов удлинненное, цилиндрическое, прямое или загнутое книзу, обычно с поднятой вверх вершиной; только у некоторых *Tachidromyinae* (*Hybotidae*) оно короткое. Терминалии могут быть симметричными и не повернутыми, либо ассиметричными и повернутыми на $45-90^\circ$ (*Hybotidae*). Эпандрий четко очерчен, с очень узкой среднебазальной областью; церки удлинненные и цилиндрические, иногда приспособленные для захвата самки и склеротизированные; гонококситы редуцированы, гоностиль отсутствует. Фаллус может быть как коротким и толстым, так и

длинным и тонким, даже волосовидным; часто он в той или иной мере изогнут. Гипандрий хорошо развит, по размерам обычно сопоставим с эпандрием, от которого он широко или полностью отделен; лишь у *Atelestidae* гипандрий укороченный.



Рисунок 4.2 – Габитус Empididae (*Empis*) (фото: В.В. Нейморовец).



Рисунок 4.3 – Габитус Nybotidae (*Nybos*) (по: Shamshev et al., 2015).



Рисунок 4.4 – Габитус Atelestidae (*Atelestus*) (фото: А. Plant).



Рисунок 4.5 – Габитус Brachystomatidae (*Gloma*) (фото: А. Plant).

Брюшко самок отчетливо сужающееся дистально, с длинными цилиндрическими церками, либо усеченное, с модифицированными IX и X тергитами и церками. При этом IX и X тергиты могут быть как длинными и цельными, так и короткими, разделенными на два покрытых шипиками или щетинками гемитергита.

Яркой и хорошо известной этологической особенностью эмпидоидов является их брачное поведение, включающее образование роев и «дарение» самке перед копуляцией пойманного самцом насекомого (или искусственного предмета).

Преимагинальные стадии эмпидоидов изучены очень слабо, а для многих родов вообще неизвестны. Личинки червеобразные (лишь у некоторых водных групп имеются ложные ножки), с редуцированными склеритами головы и мандибулами, состоящими из 4-6 компонентов.

Ниже представлена определительная таблица таксонов Empidoidea: семейств и групп родов неясного положения (по Sinclair & Cumming, 2006, с незначительными изменениями).

1 Жилка R_{4+5} не разветвлена; простернум обычно маленький и отделен от проэпимерона (кроме Dolichopodidae *s.lat.* и некоторых Tachydromiinae); латеротергит всегда голый; костальная жилка оканчивается на вершине крыла (кроме Microphorinae и Parathalassiinae); первый антеннальный сегмент (scape) обычно лишен щетинок 2

– Жилка R_{4+5} разветвлена; если нет, то либо простернум большой и слит с проэпимероном, формируя прекоксальный мост и латеротергит обычно несет щетинки, либо костальная жилка обходит все крыло; первый антеннальный сегмент обычно покрыт щетинками 4

2 Передние голени лишены желез; жилка R_s возникает на уровне или вблизи поперечной жилки h ; поперечная жилка $r-m$ лежит в базальной четверти крыла; терминалии самца повернуты вперед под предыдущие сегменты брюшка; прегенитальные сегменты частично перекручены или повернуты Dolichopodidae s.lat.

– Основания передних голеней обычно с задневентральными железами; если нет, основание крыла с крылышком (*Atelestinae*) или r-m возвратная и вершина ячейки br с тремя сближенными жилками (*Nemedininae*); Rs возникает дальше от уровня поперечной жилки h; поперечная жилка r-m дистальнее базальной четверти крыла; терминалии самцов часто перекручены вправо, но без участия прегенитальных сегментов 3

3 Основания передних голеней с задневентральными железами; вершина антенны обычно с удлинённым щетинковидным стилусом *Hybotidae*

– Основания передних голеней лишены задневентральных желез; вершина антенны с утолщённым кольшковидным рецептором либо рецептор отсутствует на жгутиковидном стилусе *Atelestidae*

4 Лабрум сильно загнут, особенно у самок; на вершине лабрума обычно имеется эпифарингальный гребень; если нет, то передние тазики с прямыми крепкими шипиками *Ragas group (Empididae)*

– Лабрум прямой или не сильно загнутый; эпифарингальный гребень отсутствует; передние тазики не несут торчащих шипиков 5

5 Жилки R_1 и R_{4+5} на верхней стороне крыла и жилка M на нижней стороне крыла с щетинками; брюшко самок апикально заострено, лишено крючьев (*acanthophorites*) *Oreogetonidae*

– Жилки R_1 и R_{4+5} , а также M голые; если щетинки присутствуют, брюшко самки усечено на вершине и несет крючья 6

6 Ячейка sup длиннее ячейки bm; среднее бедро сильно утолщено; брюшко самок апикально заострено, лишено крючьев *Nomalocnemiidae*

– Ячейка sup не длиннее ячейки bm, если длиннее, то брюшко самки усечено на вершине и несет крючья; среднее бедро сильно утолщено 7

7 Лабрум лишен эпифарингальных лопастей и направлен косо вперед *Iteaphila group*

– Лабрум с эпифарингальными лопастями и обычно направлен вниз; если лопасти не различимы или вторично слиты (*Hesperempis* group), то щетинки груди очень короткие и светлые 8

8 Аподема эякулятора пластинчатая и узко соединена с основанием фаллуса. Второй антеннальный сегмент входит конусом в постпедицель (*Ceratomerinae*); или ячейка *cup* длиннее, чем ячейка *bm* (большинство *Brachystomatinae*); или некоторые жилки покрыты щетинками (*Trichopezinae*, часть – *Heterophlebus* group); или эпандрий и гипандрий слиты (*Trichopezinae*, часть – *Trichopeza* group); или постпедицель немного почковидный, не симметричный, несет длинный дорсо-терминальный стилус (*Trichopezinae*, часть – *Gloma*); или эпандрий с крючковидным терминальным выростом (*Trichopezinae*, часть – *Niphogenia* group); или гипандрий удлинены кзади, чашевидный (*Trichopezinae*, часть – *Heleodromia* group). Брюшко самки усечено, обычно несет шипики (тергит 10); тергит и стернит 8 самки тесно сближены, сочленены или слиты антеролатерально ... Brachystomatidae

– Аподема эякулятора не соединена с основанием фаллуса. Второй антеннальный сегмент лишен конуса, входящего в постпедицель; ячейка *cup* короче или почти равна ячейке *bm*; все жилки обычно голые (исключение *Trichoclinocera*—*Clinocerinae*); эпандрий и гипандрий обычно не сочленены; постпедицель симметричный с апикальным стилусом (стилус отсутствует у *Brochella*); эпандрий лишен крючковидного терминального выроста. Брюшко самки апикально заострено, лишено шипиков на тергите 10; если они имеются, тогда тергит и стернит 8 сочленены антеролатерально и обычно широко разделены Empididae (часть)

Краткие характеристики каждого из семейств эмпидоидов представлены ниже по Шамшеву (2001а–в), с изменениями.

4.3 Семейство Empididae (габитус – рисунок 4.2)

Мухи значительно варьируют по размеру (от 2.0 до 12.0 мм) и окраске, обычно сероватые, черновато-серые, иногда полностью или частично

желтые, редко металлически блестящие. Жилка R4+5 обычно ветвящаяся; простернум удлинён и формирует прекоксальный мост; латеротергит обычно с щетинками; терминалии самцов часто с обхватывающими церками, гипандрий уплощён с боков, либо килеобразный; терминалии самок преимущественно более или менее телескопические с простыми церками. Нередко хорошо выражен половой диморфизм, проявляющийся в различных видоизменениях формы и хетотаксии ног самцов и самок; у многих видов ноги самок несут своеобразное «оперение» из рядов уплощённых щетинок, а в отдельных родах передние ноги хватательные или несут на лапках специальные железы, выделяющие тонкие нити. Некоторые из перечисленных выше признаков связаны с особенностями пищевого, а также брачного (предкопуляционного) поведения, которое отличается большой сложностью и является наиболее одной из наиболее ярких и хорошо известных черт представителей семейства.

Населяют эмпидиды самые разнообразные биотопы и связаны с почвой, растительным покровом, стволами деревьев и т.д., встречаясь с ранней весны до глубокой осени; в умеренных широтах наиболее многочисленны они весной и в начале лета. Имаго в большинстве родов активные хищники, но встречается смешанное питание и питание только пыльцой и нектаром. Личинки обитают в почве, различных разлагающихся субстратах, на дне водоемов и пр. и обычно являются хищниками.

В Палеарктике насчитывается около 1200 видов из 20 родов.

В составе семейства Empididae в настоящее время выделяют три подсемейства. Подсемейство Empidinae включает две трибы – Empidini (роды *Clinorhampha* Collin, *Empidadelpha* Collin, *Empis*, *Hystrichonotus* Collin, *Lamprempis* Wheeler and Melander, *Macrostomus* Wiedemann, *Opeatocerata* Melander, *Porphyrochroa* Melander, *Rhamphella* Malloch, *Rhamphomyia*, *Sphicosa* Philippi и проблемный в таксономическом отношении *Edenophorus* Smith) и Hilarini (роды *Afroempis* Smith, *Allochrotus* Collin, *Amictoides* Bezzi, *Aplomera* Macquart, *Atrichopleura* Bezzi, *Bandella* Bickel, *Cunomyia* Bickel,

Deuteronista Philippi, *Gynatoma* Collin, *Hilara*, *Hilarempis* Bezzi, *Hilarigona* Collin, *Hybomyia* Plant, *Pasitrichotus* Collin, *Thinempis* Bickel и *Trichohilara* Collin).

Подсемейство Hemerodromiinae также включает две трибы – Chelipodini (роды *Afrodromia* Smith, *Chelipoda* Macquart, *Chelipodozus*, *Drymodromia* Becker, *Monodromia* Collin, *Phyllodromia* Zetterstedt и *Ptilophyllodromia* Bezzi) и Hemerodromiini (роды *Chelifera*, *Cladodromia* Bezzi, *Colabris* Melander, *Doliiodromia* Collin, *Hemerodromia*, *Metachela* Coquillett и *Neoplasta* Coquillett).

Подсемейство Clinocerinae морфологически довольно однообразно и включает роды *Aclinocera* Yang & Yang, *Afroclinocera* Sinclair, *Asymphyloptera* Collin, *Bergenstammia* Mik, *Clinocera*, *Clinocerella* Engel, *Dolichocephala*, *Hypenella* Collin, *Kowarzia*, *Oreothalia* Melander, *Phaeobalia* Mik, *Proagomyia* Collin, *Proclinopyga* Melander, *Rhyacodromia* Saigusa, *Roederiodes* Coquillett, *Trichoclinocera* и *Wiedemannia*.

Неясным остается положение групп родов *Ragas* (*Dipsomyia* Bezzi, *Hormopeza*, *Hydropeza* Sinclair, *Ragas* Walker и *Zanclotus* Wilder) и *Hesperempis* (*Dryodromia*, *Hesperempis* Melander и *Toreus* Melander), а также родов *Brochella* Melander и *Philetus* Melander.

4.4. Семейство Hybotidae (забитус – рисунок 4.3)

Обычно мелкие (1.0-3.0), реже среднего размера (около 5.0) мухи черновато-серого или желтого цвета. Ротовые части снабжены пальпифером. Вершина антенны обычно с удлинённым щетинковидным стилусом. Латеротергит голый. Крылья иногда с характерным рисунком (пятна, поперечные полосы); С оканчивается на вершине крыла, Sc неполная, Rs двуветвистая, R4+5 простая, dm отсутствует (Tachydromiinae) или имеется и дает начало 2 или 3 жилкам (Ocydromiinae, Hybotinae). В ряде родов (*Tachypeza*, *Tachydromia*, *Chersodromia*, *Stilpon*) наблюдается укорачивание крыльев, вплоть до полной их редукции. Передние голени на внутренней

поверхности у основания несут тиббиальный орган, который обычно хорошо заметен; средние ноги часто модифицированы, хватательного типа. Гипопигий асимметричный, иногда очень сложной формы, повернут вправо на 45–90°.

Населяют самые разнообразные биотопы, где связаны с почвой, растительным покровом, стволами деревьев и пр., встречаясь с ранней весны до глубокой осени (у некоторых известна зимовка имаго). Взрослые мухи – активные хищники, в редких случаях питаются пыльцой и нектаром. Роение, связанное с половым поведением, отсутствует. Личинки развиваются в почве, навозе, гниющих растительных остатках и т.д., хищники.

В Палеарктике около 600 видов, относящихся к 29 родам.

Семейство Hybotidae разделяют на пять подсемейств: Trichiniinae с родами *Trichina* и *Trichinomyia*; Ocydromiinae с родами *Abocziputa* Plant, *Apterodromia* Oldroyd, *Austropeza* Plant, *Chvalaea* Papp & Földvári, *Hoplopeza* Bezzi, *Leptodromia* Sinclair & Cumming, *Leptodromiella* Tuomikoski, *Leptopeza* Macquart, *Leptopezella* Sinclair & Cumming, *Neotrichina* Sinclair & Cumming, *Ocydromia* Meigen, *Oropezella* Collin, *Pseudoscelolabes* Collin, *Scelolabes* Philippi, и *Stylocydromia* Saigusa; Oedaleinae с родами *Allanthalia* Melander, *Anthalia* Zetterstedt, *Euthyneura* и *Oedalea*; Tachydromiinae с тремя трибами: Symballophthalmini (с одним родом *Symballophthalmus*); Tachydromiini с родами *Ariasella* Gil, *Charadrodromia* Melander, *Dysaletria* Loew, *Pieltaenia* Arias, *Platypalpus*, *Tachydromia*, *Tachyempis* Melander, и *Tachypeza*; Drapetini, включающая роды *Allodromia* Smith, *Atodrapetis* Plant, *Austrodrapetis* Smith, *Austrodromia* Collin, *Chaetodromia* Chillcott, *Chersodromia* Walker, *Crossopalpus* Bigot, *Dusmetina* Gil, *Drapetis* Meigen, *Elaphropeza* Macquart, *Isodrapetis* Collin, *Megagrapha* Melander, *Micrempis* Melander, *Nanodromia* Grootaert, *Ngaheremyia* Plant & Didham, *Pontodromia* Grootaert, *Sinodrapetis* Yang, Gaimari & Grootaert, и *Stilpon* Loew; Hybotinae с трибами Bicellariini (роды *Bicellaria*, *Hoplocyrtoma* Melander, *Leptocyrtoma* Saigusa) и Hybotini (роды *Acarterus* Loew, *Afrohybos* Smith, *Chillcottomyia* Saigusa, *Ceratohybos*

Bezzi, *Euhybus* Coquillett, *Hybos*, *Lactistomyia* Melander, *Lamachella* Melander, *Neohybos* Ale-Rocha & Carvalho, *Parahybos* Kertész, *Smithybos* Ale-Rocha, *Stenoproctus* Loew, *Syndyas* Loew, и *Syneches* Walker). Систематическое положение рода *Stuckenbergomyia* Smith пока точно не определено.

4.5. Семейство Atelestidae (забутус – рисунок 4.4)

Мелкие (2.0-3.0), обычно черновато-серые мухи. Глаза у самцов соприкасающиеся на лбу, у самок широко разделены. Стилус усиков 2- или 3-членистый. Хоботок направлен вперед или косо вперед. Крылья с хорошо развитым крылышком (*alula*); *Rs* двуветвистая, *R4+5* простая, без разветвления в вершинной части; *M1+2* простая или ветвящаяся апикально; *C* оканчивается у *M1*; *Sc* неполная, *dm* имеется или отсутствует; *cup* обычно значительно длиннее, чем *br* и *bm*. Задние ноги у обоих полов уплощенные. Гипопигий симметричный, укороченный; периандрий хорошо развит, эпандрий отсутствует; VIII тергит имеет дорсальное положение, маленький; VIII стернит имеет вентральное положение, крупный. У самок X тергит брюшка отсутствует.

Преимагинальные стадии неизвестны. Считается, что имаго – хищники. Характерно роение. В Палеарктике 2 рода, 3 вида.

В составе семейства *Atelestidae* выделяются два подсемейства: *Nemedininae* с единственным родом *Nemedina* Chandler и *Atelestinae* с тремя родами – *Acarteroptera* Collin, *Atelestus* Walker и *Meghyperus* Loew.

4.6. Семейство Brachystomatidae (забутус – рисунок 4.5)

Семейство выделено на основании комбинации следующих признаков: сосуд сперматеки спирального строения, церки самца сочленены с эпандрием, склериты 8-го сегмента самки сочленены или слиты. В Палеарктике 5 родов и 24 вида.

Семейство *Brachystomatidae* включает три подсемейства. Подсемейство *Trichopezinae* представляется гетерогенным; в него входят группы родов

Heleodromia (*Heleodromia* и *Pseudoheleodromia* Wagner), *Heterophlebus* (*Apalocnemis* Philippi, *Gloma* и *Heterophlebus* Philippi), *Niphogenia* (*Ceratempis* Melander и *Niphogenia* Melander), родов *Trichopeza* (*Boreodromia* Coquillett, *Ephydrempis* Saigusa, *Sabroskyella* Wilder и *Trichopeza*), а также роды *Rubistella* Garrett Jones и *Sematopoda* Collin. Подсемейство Ceratomerinae включает роды *Ceratomerus*, *Glyphidopeza* и *Icasma*, подсемейство Brachystomatinae – роды *Anomalempis* Melander, *Brachystoma* Meigen и *Xanthodromia* Saigusa.

ГЛАВА 5 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА ЭМПИДОИДОВ КАВКАЗА

5.1 Видовой состав эмпидоидов Кавказа и динамика его исследования

Результатом проведения исследований, основанных на анализе собственных сборов, литературных сведений и материалов фондовых коллекций, 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*, *Symballophthalmus*, *Elaphropeza* (Hybotidae), *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromia* (Brachystomatidae) и *Atelestus* (Atelestidae), впервые указаны 4 подрода из рода *Empis* (*Coptophlebia*, *Kritempis*, *Anacrostichus*, *Lissempis*), 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. Более подробный анализ родового и видового состава эмпидоидов по каждому семейству, ключи для определения кавказских таксонов семейств приводится ниже.

5.1.1 Семейство Empididae – толкунчики

Изучение материалов по семейству Empididae с территории Кавказа позволило установить обитание здесь 168 видов, относящихся к 3 подсемействам (Empidinae, Hemerodromiinae, Clinocerinae) и 15 родам (включая все incertae sedis): *Anthepiscopus*, *Chelifera*, *Chelipoda*, *Clinocera*, *Dolichocephala*, *Dryodromia*, *Empis*, *Hemerodromia*, *Hilara*, *Hormopeza*, *Iteaphila*, *Kowarzia*, *Rhamphomyia*, *Trichoclinocera*, *Wiedemannia*); при этом

три рода (*Hormopeza*, *Anthepiscopus*, *Dryodromia*) были указаны для региона впервые. Самым многочисленным родом в региональной фауне является *Empis*, включающий 86 видов, что составляет 88% всех известных видов; далее следуют роды *Hilara* – 25 видов, *Rhamphomyia* – 24 вида и *Wiedemannia* – 13 видов; остальные роды насчитывают всего от 1 до 4 видов. Их процентные соотношения в сложении таксономического состава Кавказа показаны на рисунке 5.1.

В общей сложности 38 видов эмпидид (22.6 % от их общего числа) были описаны как новые для науки. В роде *Hilara* это *H. arkhyziensis*, *H. caucasica* и *H. pseguashae* (Kustov et al., 2013); в роде *Empis*, из подрода *Leptempis* – *E. afipsiensis*, *E. kubaniensis*, *E. yaroshenkoi* (Shamshev, Kustov, 2007), *E. grootaerti* (Гладун, Кустов, 2011); *E. euxinus*, *E. nagalevskii*, *E. tatyanae* (Кустов, Шамшев, 2011), из подрода *Empis* – *E. abagoensis*, *E. kamyshanovensis*, *E. pseudochioptera* (Кустов, Шамшев, 2013), *E. arkhyziensis*, *E. cherkessica*, *E. temryukiensis*, *E. xanthopoda* (Kustov, Shamshev, 2013), *E. hamatophallus* (Kustov, Mikhaylichenko, 2013); *E. batumiensis*, *E. caucasimontanus*, *E. caucasipennipes*, *E. longiphallus*, *E. ladae* (Кустов, Шамшев, 2014), *E. gladuni*, *E. mezitkhi* (Шамшев, Кустов, 2014), *E. hilariformis*, *E. ovchinnikovae* (Kustov, Shamshev, 2014), из подрода *Xanthempis* – *E. annae*, *E. grichanovi*, *E. pseudoconcolor*, *E. teberdaensis*, *E. zamotajlovi* (Шамшев, Кустов, 2008), *E. shamshevi* (Кустов, 2011a), из подрода *Lissemis* – *E. azishtauensis*, *E. krasnodarensis* (Shamshev, Kustov, 2013); в роде *Rhamphomyia*, из подрода *Megacyttarus* – *Rh. pseudopoissoni* (Кустов, Гладун, 2012a); в роде *Wiedemannia* – *W. shamshevi*, *W. sinclairi* (Кустов, Жеребило, 2014). Наибольшее количество новых таксонов было описано в роде *Empis*; из подрода *Lissemis* в качестве новых описаны оба известных с Кавказа вида (100 %), 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. Таким образом 32 из 86 (37%) кавказских видов рода *Empis* описаны как новые для науки.

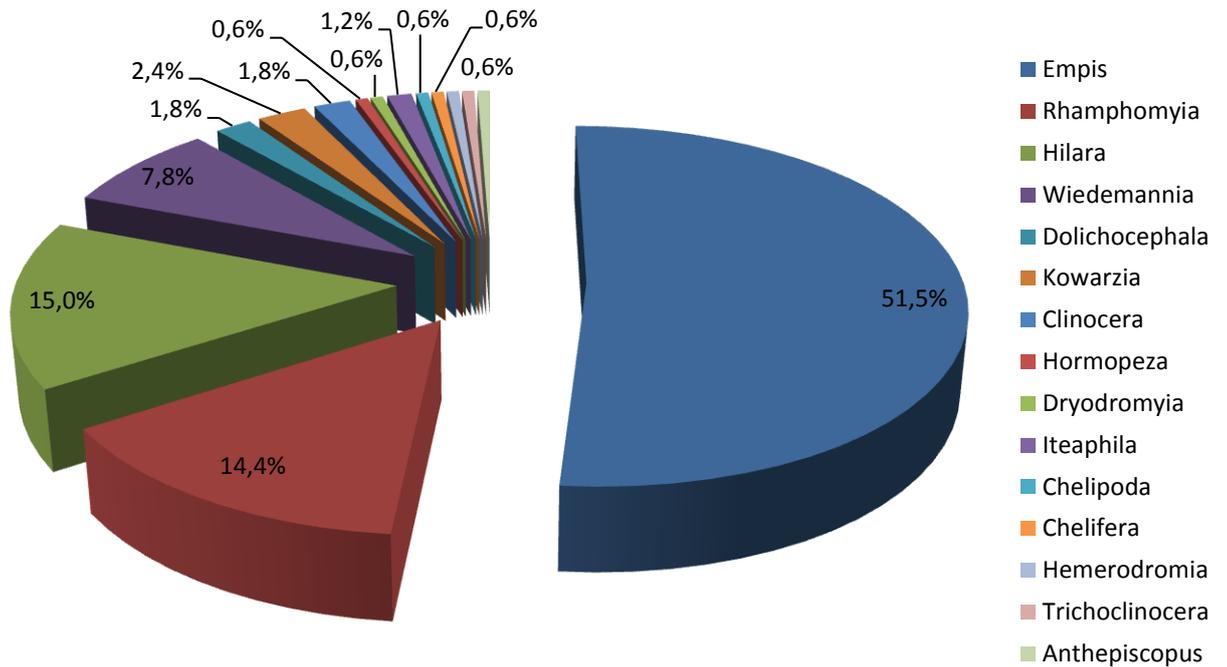


Рисунок 5.1 – Процентные соотношения видов из различных родов эмпидид в сложении таксономического состава Кавказа (по: Кустов, 2016).

Впервые для Кавказа были указаны 38 видов эмпидид, что составило 22 % от их региональной фауны: *Hormopeza obliterated* (Кустов, 2012в); *Hilara anglodanica*, *H. angustifrons*, *H. brevistyla*, *H. discalis*, *H. galactoptera*, *H. thoracica* (Бабичев, Кустов 2013а); *H. lurida*, *H. woodiella* (Бабичев, Кустов, 2013б), *H. canescens*, *H. cilipes*, *H. hybrida* (Михайличенко и др., 2013); *Empis trigramma*, *E. assalemensis* (Шамшев, Кустов, 2008); *E. confusa* (Кустов, Шамшев, 2011); *E. grisea* (Гладун, Кустов, 2011); *E. hyalipennis*, *Dolichocephala ocellata* (Гладун, Кустов, 2010); *Empis femorata*, *Rhamphomyia flava* (Кустов и др., 2009); *Empis pusio* (Кустов, Шамшев, 2013); *E. acinerea* (Kustov, Mikhaylichenko, 2013); *E. albopilosa* (Kustov, Shamshev, 2013); *Kowarzia barbatula* (Жеребило, Кустов, 2014); *Rhamphomyia czizeki*, *Rh. ignobilis*, *Rh. laevipes*, *Rh. sulcatella*, *Rh. crassirostris* (Гладун, 2011а); *Empis calcarata*, *E. pleurica*, *E. sericans*, *E. haemi*, *E. livida* (Гладун, 2013). Еще 12

видов за последние годы были описаны или указаны с Кавказа другими исследователями: *Empis azerbaijanica*, *E. talyshensis* (Shamshev, 2006); *E. aceponti*, *E. caucasidecora*, *E. brendae*, *E. planti* (Chvála, 2012); *E. doronicola* (Çiftçi, 2012); *Kowarzia caucasica*, *Trichoclinocera grichanovi*, *Wiedemannia kustovi* (Sinclair, Shamshev, 2014); *Iteaphila kubaniensis*, *I. caucasica* (Shamshev, Sinclair, 2009). Сведения по видам *Empis eumera*, *E. albicans*, *E. skufini* и *Wiedemannia lota* приводены в монографии С.Ю. Кустова (2016). Два вида в настоящее время еще не описаны, однако приводятся ниже как представители нового для Кавказа подрода *Anacrostichus* из рода *Empis* и рода *Anthepiscopus*.

Кроме того, исследование фауны эмпидид Кавказа выявило 25 видов, новых для фауны России: *Hilara allogastra*, *H. anglodanica*, *H. angustifrons*, *H. brevistyla*, *H. cilipes*, *H. discalis*, *H. galactoptera*, *H. woodiella*, *Empis calcarata*, *E. pleurica*, *E. sericans*, *E. femorata*, *E. albicans*, *E. haemi*, *E. grisea*, *E. albopilosa*, *E. caucasidecora*, *E. doronicola*, *E. planti*, *Rhamphomyia czizeki*, *Rh. sulcatella*, *Rh. flava*, *Dolichocephala ocellata*, *Kowarzia barbatula*, *K. plectrum*, *Wiedemannia lota*, *W. vaillanti* и *Dryodromia testacea*.

5.1.2 Определительная таблица кавказских родов семейства *Empididae*

Определительная таблица составлена в целом по И.В. Шамшеву (2001а), с изменениями.

1. Передние ноги хватательные, передние тазики сильно удлинённые (по крайней мере, в 2 раза длиннее тазиков других ног) 2
 - Передние ноги простые, передние тазики обычно короткие 4
2. Ариста более чем в 2 раза длиннее третьего членика усиков.
 - Метаплевра с тонкими щетинками 1. *Chelipoda*
 - Ариста короче третьего членика усиков. Метаплевра голая 3

3. Поперечная жилка h отсутствует. Sc сливается с C близко к основанию крыла. R_1 оканчивается перед серединой крыла 2. *Hemerodromia*
- Поперечная жилка h имеется, иногда остаточная. Sc не сливается с C , на вершине едва заметная. R_1 оканчивается на середине или за серединой крыла 3. *Chelifera*
4. Анальная лопасть крыла не развита или очень слабо развита (анальный угол тупой). Костальная жилка проходит вдоль всего края крыла 5
- Анальная лопасть крыла обычно хорошо развита, анальный угол острый или тупой; если анальный угол тупой, то костальная жилка не проходит вдоль всего края крыла 10
5. Ариста короче третьего членика усиков. A доходит до края крыла 4. *Dryodromia*
- Ариста длиннее третьего членика усиков. A не доходит до края крыла 6
6. Шея прикрепляется высоко на затылке; голова направлена косо вперед 5. *Dolichocephala*
- Шея прикрепляется около центра затылка; голова гипогнатическая 7
7. R_1 с дорсальной щетинкой. Передние бедра снизу с толстыми щетинками 6. *Trichoclinocera*
- R_1 без дорсальной щетинки. Передние бедра снизу без видоизмененных щетинок, самое большее – с 2 рядами коротких щетинок 8
8. Нижний край лица без выемки. Вершинный придаток фаллуса не расчлененный; у самок брюшко тонкое 7. *Clinocera*
- Нижний край лица с выемкой; если выемка относительно слабо выражена, то фаллус 2-членный и брюшко самок усеченное 9

9. Лицо с короткими щетинками вдоль внутреннего края глаза 8. *Kowarzia*
- Лицо без щетинок вдоль внутреннего края глаза 9. *Wiedemannia*
10. Метаплевра с группой щетинок 11
- Метаплевра голая. *Sc* достигает *C*, которая проходит вдоль всего края крыла 12
11. R_{4+5} разветвленная к вершине крыла 10. *Empis*
- R_{4+5} не разветвленная к вершине крыла 11. *Rhamphomyia*
12. Лицо узкое; субкраниальное углубление удалено от основания усиков; *Sc* резко изогнутая перед слиянием с *C* 12. *Hilara*
- Лицо широкое; субкраниальное углубление сильно сближено с основанием усиков. Первый и второй членики усиков кажутся слившимися, третий членик широко округлый 13. *Hormopeza*

Ссылки на опубликованные определительные таблицы видов Empididae из различных родов и подродов для определения таксонов семейства, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Род *Chelipoda* (Городков, Ковалев, 1969: 659).
2. Род *Hemerodromia* (Joost, 1980: 81).
3. Род *Chelifera* (Городков, Ковалев, 1969: 659).
4. Род *Dryodromia* (Городков, Ковалев, 1969: 662).
5. Род *Dolichocephala* (Sinclair, Shamshev, 2014: 45).
6. Род *Trichoclinocera* (Sinclair, Shamshev, 2014: 45).
7. Род *Clinocera* (Sinclair, Shamshev, 2014: 46).
8. Род *Kowarzia* (Sinclair, Shamshev, 2014: 46; Жеребило, Кустов, 2014: 282).
9. Род *Wiedemannia* (Kustov, Zhrebilo, 2015: 351).
10. Род *Empis*. По данному роду ссылки на определительные таблицы даны по видам из различных подродов; ключ для их определения представлен ниже.

11. Род *Rhamphomyia* (Barták, Kubík, Civelek, Dursun, 2014: 76; Кустов, Гладун, 2012а: 353).

12. Род *Hilara* (Chvála, 2008: 11; Chvála, Merz, 2009: 514; Kustov, Shamshev, Grootaert, 2013: 185).

13. Род *Hormopeza* (Городков, Ковалев, 1969: 613).

Ключ для определения подродов рода *Empis* (по: Chvála, 1994, с изменениями).

1. Аксиллярный угол крыла менее 90° 2
 - Аксиллярный угол крыла хорошо развит (90° или более).....10
2. R_{4+5} и M_1 сильно расходящиеся на вершине крыла, радиальная вилка R_{4+5} острая, R_4 часто имеет S-образную форму. Обычно виды с хорошо развитыми щетинками, по крайней мере, t_3 покрыты шипиками и (за исключением *Pachymeria*) брюшко с различными заднекраевыми щетинками.....3
 - R_{4+5} и M_1 почти параллельны у вершины крыла, или, по крайней мере, не очень расходятся, радиальная вилка R_{4+5} не острая. Виды слабо опушённые, ноги покрыты щетинистыми волосками, заднекраевые щетинки брюшных тергитах отсутствуют 6
3. Простернум полностью покрыт волосками. Тёмные полосы на среднеспинке, если имеются, как правило, расположены вдоль линии щетинок.....4
 - Только боковые края простернума с волосками, центральная часть между передних тазиков голая.....5
4. Глаза соприкасаются на лбу у самцов, глаза самок дихоптические. Большие и средних размеров виды с крепкими щетинками. Ноги крепкие, f_3 не вздутые, t_3 с шипиками. Брюшко с чёткими заднекраевыми щетинками.....1. *Euempis*
 - Глаза широко дихоптические у обоих полов. Среднего размера виды, покрыты короткими густыми щетинками. Ноги с нечеткими щетинками, f_3

часто сильно уплощены. Заднекраевые щетинки на брюшке отсутствуют.....2. *Pachymeria*

5. Все жилки, идущие от дискальной ячейки, достигают края крыла. Тёмные полосы на среднеспинке расположены между рядами щетинок, или же виды желтые. Самец: восьмой стернит увеличен, церки маленькие3. *Polyblepharis*

– M_1 и M_2 укорочены и не достигают края крыла. Тёмные полосы на среднеспинке расположены вдоль рядов щетинок. Самец: восьмой стернит маленький, церки увеличены.....4. *Kritempis*

6. Эпистерны переднегруди голые, если волоски имеются, то виды с тёмными (или у чёрных видов блестящими) полосами на среднеспинке между рядов щетинок. Эдеагус простой.....7

– Эпистерны переднегруди покрыты волосками. Среднеспинка, если имеет полосы, с тёмными или более блестящими полосами вдоль рядов щетинок. Эдеагус длинный, может иметь петлеобразные изгибы.....8

7. Лицо не покрыто щетинками. Ноги чёрные: если двухцветные, то f_3 утолщены и *acr* отсутствуют. Самец: церки простые, без придатков. Самка: крылья не расширены 5. *Anacrostichus*

8. Крупные виды, около 6-10 мм, часто серо-опылённые, щупик покрыт волосками в базальной своей части. Гениталии самца: эпандрий удлинённый, церки имеет глубоко раздвоенную форму с длинными щетинками.....6. *Leptempis*

– Обычно небольшие (3-5 мм), обычно чёрного или чёрно-серого цвета виды, щупик сужается к вершине, сильно склеротизирован, покрыт редкими волосками. Гениталии самца другой формы.....9

9. M_1 полная, достигает края крыла.....7. *Empis*

– M_1 слабо развита, не достигает края крыла.....8. *Coptophlebia*

10. Обычно крупные виды (4-8 мм), жёлтого цвета. Ноги большей частью жёлтые, длинные стройные, покрыты редкими волосками и щетинками. *acr*, как правило, отсутствуют.....9. *Xanthempis*

– Более мелкие черные виды. Ноги желтые с черным рисунком, покрыты длинным густым опушением, задние голени и лапки уплощены. *Acr* имеются 10. *Lissempis*

Ссылки на опубликованные определительные таблицы подродов рода *Empis* для определения таксонов, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Подрод *Euempis* (Bezzi, 1899: 131; Chvála, 1994: 23; Collin, 1960: 401; Frey, 1954: 411; Shamshev, 2001: 161).

2. Подрод *Pachymeria* (Engel, 1946: 324).

3. Подрод *Polyblepharis* (Chvála, 1999a: 122; Shamshev, 2003: 19; 2006: 251).

4. Подрод *Kritempis* (Chvála, 1994: 134).

5. Подрод *Anacrostichus* (единственный кавказский вид данного подрода находится на стадии описания).

6. Подрод *Leptempis* (Кустов, Шамшев, 2011б: 242).

7. Подрод *Empis* (определятельная таблица для видовых групп подрода и ссылки на источники для определения видов представлена ниже).

8. Подрод *Coptophlebia* (Chvála, 1994: 134).

9. Подрод *Xanthempis* (Шамшев, Кустов, 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1116; Kustov, 2011a: 111).

10. Подрод *Lissempis* (Shamshev, Kustov, 2013: 78).

5.1.3 Некоторые таксономические замечания по составу видовых групп эмпидид подрода Empis s. str., сформулированные на основании изучения кавказского материала

Ниже 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.

Среди видов рода *Empis* Linnaeus, 1758 (типовой вид *E. pennipes* Linnaeus, 1758), представители номинативного подрода *Empis* s. str. были охарактеризованы следующими ключевыми признаками: хетом груди и ног обычно дифференцированный и хорошо развитый; антенны с укороченными скапусом и педицелом, стилус удлиненный; хоботок с тонкими, голыми, склеротизированными лабеллами; простернум обычно голый; вилка R4+5 «открытая» (Chvála, 1994).

Следует отметить, что в роде *Empis* перечисленные признаки имеются также у представителей проблематичного подрода *Coptophlebia* Bezzi, 1909. Единственный признак, по которому возможно разделить указанные подрода, это полная (у *Empis* s. str.) или неполная жилка M1 (у *Coptophlebia*). Однако, как было показано на других примерах, указанный признак, ввиду его вариабельности, вряд ли может быть использован для филогенетических реконструкций Empidinae (Daugeron et al., 2011).

Перечисленные выше признаки также наблюдаются у видов подрода *Aclonempis* Collin, 1926, который в настоящее время включается в род *Rhamphomyia* Meigen, 1822. В целом, это может говорить о том, что *Empis* s. str., в современном понимании, не является монофилетической группой и его границы требуют уточнения. В Палеарктике известно около 150 видов *Empis* s. str.

В настоящее время имеются разночтения при попытках деления подрода *Empis* s. str. на группы видов. Первую систему видовых групп предложил О. Сыроватка (Syrovátka, 1980). Он разделил палеарктических представителей подрода на группы видов *E. pennipes*, *E. pilosa*, *E. chioptera* и *E. alpicola*, основываясь на различиях в строении генитальных структур самцов. Однако позже он пересмотрел свою систему и уменьшил ее до трех групп, называя их «комплексами»: комплекс видов *E. pennipes*, *E. nigripes* и *E. chioptera* (Syrovátka, 1991). М. Хвала (Chvála, 1994), в целом выражая согласие с таким разделением, высказал некоторые замечания к классификации О. Сыроватки, касающиеся отдельных видов. Следует

отметить, что оба эти автора при обсуждении родственных связей и систематики видов подрода *Empis* s. str. использовали описательный подход, не проводя строгий филогенетический анализ, как это сделано, например, для некоторых других групп видов *Empis* (Daugeron et al., 2011). Таким образом, имеющаяся в настоящее время система видовых групп подрода *Empis* s. str. Палеарктики остается дискуссионной и слабо обоснованной.

Фауна эмпидид Кавказа включает виды *Empis* s. str. из всех трех групп, выделенных Сыроваткой (Syrovátka, 1991). Для всех указанных групп нами был проведен таксономический анализ на базе изучения кавказского материала (Кустов, Шамшев, 2013; 2014; Kustov, Shamshev, 2015). Ниже представлен ключ для определения видовых групп подрода *Empis* s.str. (только для самцов), составленный нами на основе дополнительного исследования кавказского материала.

1. Церки простые, небольшие, не разделенные на доли, по размеру меньше эпандрия. Если церки крупные и разделенные на доли (*E. hilariformis*), то ширина базитарсуса 1 в 2 раза превышает ширину передних голеней на вершине,2

– Церки крупные, разделенные на доли, по размеру равны или больше эпандрия. Фаллус короткий, не видимый (или почти не видимый) снаружи. Жужжальца черные. Крылья часто молочно-белые. Мелкие виды, до 3,5 мм. *E. chioptera*-группа

2. Фаллус хорошо видимый снаружи, длинный, тонкий (иногда волосовидный), округлый в поперечном сечении, простой (без каких-либо придатков). Церки крупнее, обычно сильно выступающие. Хоботок обычно длинный: верхняя губа в 1,5-3,5 раза длиннее высоты головы. Брюшной тергит 8 простой. Крылья прозрачные или затемненные (не молочно-белые). Если фаллус плохо заметен снаружи (*E. hirta*), тогда мухи среднего размера, (длина тела 5-5.5 мм), тело густо покрыты черными волосками и щетинками, жужжальца черные *E. pennipes*-группа

– Фаллус короткий, обычно полностью или почти полностью скрытый, утолщен у основания, несет крыловидные или килевидные придатки, трехгранный в поперечном сечении. Церки мельче, обычно слабо выступающие. Хоботок обычно среднего размера: верхняя губа в 1,5-2 раза длиннее высоты головы. Брюшной тергит 8 может нести боковые выросты или вздутия. Крылья часто молочно-белые *E. nigripes*-группа

Ссылки на опубликованные определительные таблицы видов подрода *Empis* s. str. из различных подродов для определения таксонов, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Группа видов *E. chioptera* (Кустов, Шамшев, 2013: 80).
2. Группа видов *E. pennipes* (Кустов, Шамшев, 2014: 172).
3. Группа видов *E. nigripes* (Kustov, Shamshev, 2014: 182).

Ниже представлены характеристики и определительные таблицы для таксонов из видовых групп *Empis* s. str.

5.1.3.1 Группа видов *Empis pennipes*

М. Хвала (Chvála, 2012) опубликовал ревизию группы видов *E. pennipes* Европы, включая Кавказ, в которой перечислил характеризующих ее ряд признаков. Проведенный нами анализ кавказского материала по видам группы *pennipes* выявил двусмысленность толкования некоторых приводимых М. Хвалой (2012) признаков, что послужило причиной пересмотра морфологических характеристик традиционных видовых групп *Empis* s. str. В своей работе М. Хвала (2012) приводит следующие диагностические признаки этой видовой группы (в скобках приведен оригинальный текст):

- 1) обычно крупные стройные виды, длина тела – 4-7 мм (generally large slender species with body length about 4 to 7 mm);
- 2) хоботок длинный, лабрум в 2-3 раза длиннее высоты головы (proboscis long, labrum about 2–3X as long as head is high);

3) гениталии самцов большие и «открытые», фаллус длинный и тонкий, равномерно изогнутый, без петель или спиралей, церки всегда маленькие и стройные (male genitalia large and «open», aedeagus very long and slender, evenly bowed (pennipeslike), without loops or bends; dorsal small lamellae always small, slender);

4) все крупные щетинки на груди и ногах тонкие и длинные, хорошо дифференцированные, не многочисленные (all main setae on thorax and legs long and slender, well differentiated, not numerous);

5) ноги длинные и стройные, простые, покрыты четкими щетинками, у самок ноги часто оперенные (legs long and slender, unmodified, covered with distinct setae, in females legs often pennate);

б) жужжальца чисто желтые, иногда темно-коричневые, не черные (halteres clear yellow, rarely darker brown, never black);

7) крылья с обычным для рода жилкованием, радиальная вилка широкая, анальная жилка полная, достигает края крыла (wings with original complete «*Empis*» venation, radial fork widely open, and anal vein complete, reaching wing margin);

8) опушение брюшка и даже щетинки на груди варьируют по цвету от черных до беловатых (abdominal pubescence and even setae on thorax varying in colour from black to whitish).

Как видно из указанной характеристики, большинство признаков отличает отсутствие четкости определения (1, 2, 5) и двусмысленность трактовки (4) и содержат в себе широкие вариации, что исключает возможность его применения в качестве идентификационного признака (1, 8). Кроме этого, нами были обнаружены на Кавказе и описаны новые для науки виды из группы *E. pennipes*, морфологические особенности которых не вписываются в предложенную М. Хвалой (2012) схему не только для этой видовой группы, но и для таксонов *Empis* s. str. в целом. Кроме того, М. Хвала (2012) указывает, что самки видов группы *E. pennipes* зачастую не могут быть бесспорно отделены от самок представителей других групп видов

подрода, в связи с чем определительная таблица видов данной группы была составлена им только для самцов.

В связи с изложенными выше обстоятельствами, нами была предпринята попытка пересмотра важных морфологических признаков, используемых для идентификации видовой группы.

Среди обитающих на Кавказе 17 видов группы 10 таксонов были описаны автором (в соавторстве с И.В. Шамшевым и Т.В. Михайличенко) как новые для науки. Так, нами впервые был описан вид *E. pennipes* с полностью желтым телом – *Empis batumiensis* (Кустов, Шамшев, 2014). Формирование желтой окраски у видов рода *Empis* в целом является распространенным явлением, которое, вероятно, может быть связано со сдвигом сроков лёта с более прохладного весеннего к более тепловому летнему периоду, что, возможно, нашло отражение в локальных микроэволюционных процессах (Кустов, 2013). Также нами впервые был описан вид *Empis caucasimontanus*, длина тела которого составляет всего 3,5 мм, т.е. среди известных видов *E. pennipes* он является самым мелким из всех известных представителей (Кустов, Шамшев, 2014). Кроме этого, в впервые приведены описания самок трех видов – *E. arkhyziensis* Kustov et Shamshev, 2013, *E. gladuni* Kustov et Shamshev, 2014 и *E. planti* Chvála, 2012.

На наш взгляд, наиболее информативную характеристику группы видов *E. pennipes* дают только особенности структуры терминалий самца, описанные ниже. Использование других морфологических признаков пока остается проблематичным из-за их неясного филогенетического значения, что подразумевает проведение специального анализа с привлечением представителей других групп видов, а также использования в качестве вспомогательного метода молекулярной идентификации таксонов, что в настоящее время труднодоступно из-за высокой стоимости этих процедур.

Среди видов, которые мы включаем в группу *E. pennipes*, два – *E. hirta* Loew, 1865 и *E. acinerea* Chvála, 1985 – занимают несколько обособленное положение. У *E. hirta* достаточно крупные и высоко выступающие над

эпандрием церки, а также крупный гипандрей, вследствие чего тонкий и умеренно длинный фаллус снаружи плохо заметен. Однако у этого вида церки имеют обычное строение для видов группы *E. pennipes*, а фаллус лишен каких-либо придатков, что позволяет отнести его к этой группе. *Empis acinerea* отличается аномально длинным волосовидным фаллусом и синусовидно изогнутыми лопастями эпандрия, что не типично для представителей группы, однако в целом строение терминалий самца не противоречит данной ниже характеристике группы *E. pennipes*.

Ниже представлен уточненный диагноз видовой группы *E. pennipes*.

Представители группы *E. pennipes* – среднего размера или крупные стройные мухи (длина тела от 3 до 7,5 мм, но чаще 4–6 мм). Цвет тела варьирует от полностью черного до полностью желтого. Длина лабрума в 1,5–3,5 раза больше высоты головы. Скутум среднегруди обычно имеет четкие продольные полосы. Крылья с почти прямоугольной радиальной вилкой, анальная жилка полная. Терминалии самца открытого типа, фаллус обычно хорошо виден; церки относительно маленькие, их длина составляет примерно от 1/3 до 2/3 длины лопасти эпандрия, простые, с внутренней стороны лишены зубчиков и шипиков; лопасть эпандрия треугольная; гипандрей маленький; фаллус длинный, тонкий, равномерно или неравномерно дуговидно изогнутый, в базальной части иногда немного утолщенный; в поперечном сечении всегда округлый, не несет килевидных, лентовидных или крыловидных структур по бокам в основной части, на конце иногда крючковидно загнутый.

М. Хвала (Chvála, 2012) указал с территории Европы и Кавказа 13 видов группы *E. pennipes*, среди которых для Кавказа – только 5 видов. На момент опубликования первой обзорной статьи по Empididae Кавказа для его территории было известно 7 видов группы (Шамшев, Кустов, 2006). Позже с Кавказа были описаны еще 10 представителей этой группы (Kustov, Mikhaylichenko, 2013; Kustov, Shamshev, 2013; Шамшев, Кустов, 2014, Кустов, Шамшев, 2014). На сегодняшний день с территории Кавказа известно

17 видов группы *E. pennipes*: *E. aceponti*, *E. acinerea*, *E. arkhyziensis*, *E. batumiensis*, *E. brendae*, *E. caucasidecora*, *E. caucasimontanus*, *E. caucasipennipes*, *E. doronicola*, *E. gladuni*, *E. hamatophallus*, *E. longiphallus*, *E. hirta*, *E. ladae*, *E. mezitkhi*, *E. planti*, *E. xanthopoda*. Ниже приведен ключ для идентификации кавказских видов группы (по: Кустов, Шамшев, 2014).

1. Грудь, ноги и брюшко желтые. Самец: задние бедра в вершинной части немного утолщенные и изогнутые *E. batumiensis*
 - Тело большей частью черное 2
2. Жужжальца черные или коричневатые 3
 - Жужжальца беловатые или желтоватые 5
3. Акростихальные и дорсоцентральные щетинки волосковидные, многорядные. Щиток с 8–10 щетинками. Самка: ноги с простыми щетинками *E. hirta*
 - Акростихальные и дорсоцентральные щетинки крепкие, двухрядные. Щиток с 4 щетинками 4
4. Крылья прозрачные. Мельче, около 3.5 мм. Самка неизвестна *E. caucasimontanus*
 - Крылья отчетливо затемненные. Крупнее, около 4.5 мм. Самка: средние и задние ноги с многочисленными длинными перистыми щетинками *E. caucasipennipes*
5. Брюшко покрыто только черными волосками и щетинками 6
 - Брюшко покрыто светлыми или желтоватыми волосками и щетинками, иногда (*E. longiphallus*) тергиты сверху с черными щетинками 10
6. Ноги полностью черные или коричневатые (*E. caucasidecora*). Брюшко полностью черное 7
 - Ноги большей частью желтые. Брюшко частично желтое 8
7. Скутум в густом светло-сером опылении. Ноги коричневатые. Самка: ноги с простыми щетинками *E. caucasidecora*

– Скутум почти блестящий, в нежном коричневато-сером опылении. Ноги черные. Самка: задние бедра в вершинной половине с дорсальной бахромой из уплощенных щетинок *E. hamatophallus*

8. Скапус и педицель желтовато-коричневые или коричневые. Переднее дыхальце желтое. Самец: средние голени с 4 длинными дорсальными щетинками (исключая предвершинную); задние бедра немного утолщенные и изогнутые в вершинной половине, сзади ближе к вершине покрыты многочисленными шипиками. Самка: средние и задние бедра сверху и снизу с бахромой из коротких уплощенных щетинок *E. xanthopoda*

– Усики полностью черные. Переднее дыхальце коричневое. Самец: средние голени с 2 длинными дорсальными щетинками в средней части. Самка: ноги покрыты простыми щетинками или бедра средних и задних ног сверху и снизу с длинными уплощенными щетинками 9

9. Самец: средние голени у основания с очень длинной передневентральной щетинкой, длина которой примерно в 4 раза превосходит толщину голени; фаллус тонкий на всем протяжении. Самка: ноги покрыты простыми щетинками

E. mezikhi

– Самец: длина передневентральных щетинок у основания голени превышает ширину голени не более чем в 2 раза; фаллус утолщенный в базальной части. Самка: бедра средних и задних ног сверху и снизу в очень густом, длинном темно-коричневом оперении, длина которого в центральной части превышает толщину бедер *E. gladuni*

10. Латеротергит с черными щетинками или перемешанными черными и светлыми щетинками 11

– Латеротергит только со светлыми или желтоватыми щетинками 12

11. Лабрум примерно в 1.5 раза превышает высоту головы. Латеротергит только с черными щетинками. Самец: средние бедра снизу без светлых волосков, только с черными щетинками; фаллус волосовидный,

очень длинный, неравномерно дуговидно изогнутый. Самка: ноги с простыми щетинками *E. acinerea*

– Лабрум примерно в 2 раза превышает высоту головы. Латеротергит с черными и светлыми щетинками. Самец: средние бедра снизу со светлыми волосками; фаллус равномерно дуговидно изогнутый. Самка: бедра и голени средних и задних ног оперены *E. brendae*

12. Среднеспинка только с черными щетинками (иногда некоторые крепкие щетинки могут быть коричневато-желтыми, нотоплеврон обычно с несколькими светлыми волосками) 13

– По крайней мере акростихальные или крупные краевые щетинки светлые или желтоватые (в сомнительных случаях крупный вид, тело 6–7 мм – *E. daronicola*) 14

13. Лабрум очень длинный, в 3–3.5 раза превосходит высоту головы. Крупнее, тело 6–7 мм *E. ladae*

– Лабрум примерно в 2 раза превосходит высоту головы. Мельче, тело 4–5 мм *E. longiphallus*

14. Среднеспинка только со светлыми или желтоватыми щетинками (иногда отдельные крупные щетинки могут быть черноватыми у *E. daronicola*) 15

– Акростихальные и дорсоцентральные или крупные краевые щетинки черные 17

15. Тело 6–7 мм. Дорсоцентральные щетинки образуют 3–4 неправильных ряда *E. daronicola*

– Мельче, тело около 4.5 мм. Дорсоцентральные щетинки двухрядные 16

16. Тазики и бедра желтые, голени и лапки коричневые *E. planti*

– Ноги полностью черные *E. arkhyziensis*

17. Акростихальные и дорсоцентральные щетинки светлые. Тело около 5 мм. Самка: акростихальные и дорсоцентральные щетинки темные *E. aceponti*

– Акростихальные и дорсоцентральные щетинки черные. Крупнее, тело 6–7 мм *E. doronicola*

5.1.3.2 Группа видов *Empis nigripes*

Другая видовая группа «узких» эмписов – группа видов *E. nigripes*. Сыроватка (Syrovátka, 1991) выделил эту группу видов среди *Empis* s. str. на основании модифицированного восьмого тергита самцов, который несут бугорок или вырост. М. Хвала (Chvála, 1994) в целом согласился с обособлением этой видовой группы, однако он отметил, что она объединяет филогенетически разнородные виды и некоторые из них должны рассматриваться в составе видовой группы *E. pennipes*. Таким образом, состав группы *E. nigripes* сегодня остается дискуссионным. Решение данного вопроса также требует проведения полноценного анализа с привлечением как морфологических, так и молекулярных признаков. Наши данные, основанные на изучении кавказского материала, показывают, что состав группы *E. nigripes* должен быть существенно расширен за счет включения видов, не имеющих выростов на 8 тергите, однако сходных по совокупности других морфологических признаков, характеризующих указанную группу.

В целом, группу видов *E. nigripes* можно охарактеризовать по следующей совокупности признаков (Kustov, Shamshev, 2014): базитарсус самца простой (кроме *E. hilariformis*), среднеспинка с хорошо дифференцированными щетинками, щиток обычно с четырьмя скутеллярными щетинками, крыло с полной анальной жилкой, тергит 8 брюшка самца может нести (не всегда) боковые выросты или вздутия, в случае, если они имеются, на тергите 7 присутствуют заднекраевые боковые выемки; терминалии самца мелкие, церки частично скрыты внутри эпандрия, обычно удлиненные, часто несущие шипики на внутренней поверхности. Эпандрий неправильно треугольный, или трапецевидный. Гипандрий крупный, равен по размеру эпандрию или больше него. Фаллус короткий, обычно полностью или почти полностью скрытый. В основании фаллус

утолщен, несет крыловидные или килевидные придатки, трехгранный в поперечном сечении. Ранее с Кавказа было известно три вида группы *E. nigripes* (Barták, Syrovátka, 1983).

На сегодняшний день с территории Кавказа известно 10 видов группы *E. nigripes*: *E. albopilosa*, *E. cherkessica*, *E. consobrina*, *E. genualis*, *E. hilariformis*, *E. ovchinnikova*, *E. socrus*, *E. tenera*, *E. temryukiensis*. Ниже приведен ключ для идентификации кавказских видов группы (Kustov, Shamshev, 2014).

1. Самцы 2
 - Самки (не известны для *E. temryukiensis* и *E. cherkessica*) 10
2. Жужжальца черные или коричневые, по крайней мере затемнены.. 3
 - Жужжальца светлые или желтоватые 5
3. Тергит брюшка 8 с пальцевидным выростом на каждой стороне. Брюшко со светлыми щетинками. *E. consobrina*
 - Тергит брюшка 8 обычного строения, без каких-либо выростов 4
4. Базитарсус 1 вытянут, сильно утолщен, примерно в 2 раза толще вершины голени, покрыт многочисленными длинными волосовидными щетинками *E. hilariformis*
 - Базитарсус 1 вытянут, лишь немного утолщен, не шире вершины голени, покрыт простыми щетинками *E. ovchinnikova*
5. Тергит брюшка 8 с пальцевидным выростом на каждой стороне *E. tenera*
 - Тергит брюшка 8 простой, без боковых выростов.....6
6. Все волоски и щетинки груди и брюшка светлые7
 - Все волоски и щетинки груди и брюшка смешанные или темные ..8
7. Голова со светлыми волосками и щетинками. Анальная жилка неполная, не достигает края крыла. Фаллус тонкий, коричневый *E. albopilosa*

- Голова несет в-основном черные щетинки. Анальная жилка полная.
Фаллус толстый *E. cherkessica*
8. Крыло прозрачное или молочно-белое. Анальная жилка неполная.
Длина хоботка примерно в полтора раза превышает высоту головы
..... *E. socrus*
- Крыло коричневатое 9
9. Ноги полностью черные. Анальная жилка полная. Фаллус темно-
коричневый, выемкой на субапикальном участке, с узкой клювовидной
вершиной *E. temryukiensis*
- Все ноги с бедрами у вершины, голеньями и базитарсусами вблизи
основания желтоватые. Фаллус короткий, толстый *E. genualis*
10. Жужжальце черное или коричневое, по крайней мере, затемненное
..... 11
- Жужжальце светлое или желтоватое 13
11. Ноги сильно оперенные *E. consobrina*
- Ноги с простыми щетинками 12
12. Ноги с короткими щетинками. Стернит 8 с пальцевидным выростом
..... *E. hilariformis*
- Средние и задние голени несут длинные дорсальные щетинки, равные
по длине ширине голени. Стернит 8 простой, без выростов
..... *E. ovchinnikovae*
13. Все ноги с бедрами у вершины, голеньями и базитарсусами вблизи
основания желтоватые. Средние и задние тазики с простыми щетинками
..... *E. genualis*
- Ноги полностью черные 14
14. Ноги сильно оперенные *E. socrus*
- Ноги с простыми щетинками 15
15. Голова, грудь и брюшко со светлыми волосками и щетинками.
Анальная жилка неполная, не достигает края крыла *E. albopilosa*

– Голова и грудь преимущественно с черными щетинками. Анальная жилка полная *E. tenera*

5.1.3.3 Группа видов *Empis chioptera*

Представители третьей видовой группы «узких» эмписов – *E. chioptera* выделяются по следующему комплексу признаков: размер тела обычно 2,5–3,5 мм (самые маленькие виды подрода), скutum среднегруди обычно более или менее блестящий, без полос; жужжальца чёрные; у самца крылья часто молочно-белые, а восьмой тергит брюшка простой, без выростов; брюшко покрыто светлыми или чёрными щетинками; гипопигий самца маленький, с коротким фаллусом, который почти не виден снаружи, и маленькой лопастью эпандрия (по сравнению с церками); у самки ноги покрыты простыми щетинками, иногда, несут немного уплощённые щетинки (Syrovátka, 1980, 1991b). Анализ кавказского материала не выявил существенных противоречий с указанной характеристикой.

До настоящего времени в Палеарктике было известно 19 видов группы *E. chioptera*, из которых 6 известны с территории России и только 2 найдены на территории Кавказа в Кабардино-Балкарии: *E. aestiva* и *E. prodromus* (Barták, Syrovátka, 1983). В результате проведённых исследований на территории Кавказа были обнаружены и описаны три новых для науки вида: *E. abagoensis*, *E. kamyshanovensis* и *E. pseudochioptera* и два ранее не известные из этих мест: *E. pusio* и *E. prodromus*. Таким образом, в настоящее время с территории Кавказа известно 7 видов данной группы, ниже представлен ключ для их идентификации (Кустов, Шамшев, 2013).

1. Самец 2
 - Самка (неизвестна для *E. abagoensis*) 7
2. Брюшко покрыто светлыми щетинками 3
 - Брюшко покрыто чёрными щетинками 5

3. Постпронотальный бугорок и нотоплевральное углубление несут только чёрные волоски и щетинки. Латеротергит обычно с чёрными щетинками (иногда имеются светлые щетинки) *E. prodromus*
- Постпронотальный бугорок и нотоплевральное углубление несут чёрные и светлые волоски и щетинки. Латеротергит только со светлыми щетинками 4
4. Первый членик средних лапок тонкий; передние и средние ноги с простыми щетинками..... *E. pseudochioptera*
- Первый членик средних лапок утолщённый; лапки передних и средних ног, а также средние голени с очень длинными многочисленными коричневато-жёлтыми волосковидными щетинками *E. abagoensis*
5. Анальная жилка полная. Первый членик передних лапок утолщённый. Средняя голень с 4 очень длинными дорсальными щетинками примерно равной длины: тремя в средней части и одной предвершинной *E. kamyshanovensis*
- Анальная жилка неполная. Первый членик передних лапок тонкий. Средняя голень с 2–3 дорсальными щетинками 6
6. Средние голени с очень короткой предвершинной дорсальной щетинкой; первый членик задних лапок утолщённый. Крылья прозрачные *E. aestiva*
- Средние голени с очень длинной предвершинной дорсальной щетинкой; первый членик задних лапок тонкий. Крылья немного молочно-белые *E. pusio*
7. Брюшко покрыто светлыми щетинками 8
- Брюшко покрыто чёрными щетинками 10
8. Постпронотальный бугорок и нотоплевральное углубление несут только чёрные волоски и щетинки. Латеротергит обычно с чёрными щетинками (иногда имеются светлые щетинки) *E. prodromus*

– Постпронотальный бугорок и нотоплевральное углубление несут чёрные и светлые волоски и щетинки. Латеротергит только со светлыми щетинками *E. pseudochioptera*

9. Анальная жилка полная; крылья немного расширенные, коричневатые, темнее в ячейке r1 *E. kamyshanovensis*

– Анальная жилка неполная 10

10. Средние и задние бёдра, а также задние голени сверху и снизу несут перистые щетинки *E. aestiva* Loew

– Бёдра всех ног сверху с немного уплощёнными короткими щетинками *E. pusio* Egger

5.1.4 Определительная таблица родов с неясным положением среди Empidoidea (группа Iteaphila)

1. R₄₊₅ не разветвленная к вершине крыла 1. *Anthepiscopus*

– R₄₊₅ разветвленная к вершине крыла 2. *Iteaphila*

Ссылки на опубликованные определительные таблицы видов для родов с неясным положением среди Empidoidea для определения таксонов, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Род *Anthepiscopus* (единственный кавказский вид данного рода находится на стадии описания).

2. Род *Iteaphila* (Shamshev, Sinclair, 2009: 442).

5.1.5 Семейство Hybotidae – гиботиды

На территории Кавказа установлено обитание 91 вида Hybotidae, относящихся к 5 подсемействам (Trichiniinae, Hybotinae, Ocydromiinae, Oedaleinae, Tachydromiinae) и 18 родам (*Trichina*, *Trichinomyia*, *Bicellaria*, *Hybos*, *Chvalaeva*, *Leptopeza*, *Ocydromia*, *Oropezella*, *Euthyneura*, *Oedalea*, *Symballophthalmus*, *Platypalpus*, *Tachypeza*, *Tachydromia*, *Crossopalpus*, *Drapetis*, *Chersodromia*, *Elaphropeza*), причем роды *Chvalaeva*, *Trichinomyia*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Euthyneura*, *Symballophthalmus* и *Elaphropeza* приведены для региона впервые.

Самым многочисленным родом кавказской фауны является *Platypalpus*, который на сегодняшний день насчитывает 47 видов, что составляет 51,6 % от всей известных гиботид региональной фауны.

Остальные роды представлены значительно беднее; так, в роде *Tachydromia* отмечено 7 видов, в родах *Chersodromia* и *Bicellaria* – по 6 видов, в роде *Oedalea* – 5 видов. На долю остальных 13 родов гиботид приходится всего 20 видов (рисунок 5.2).

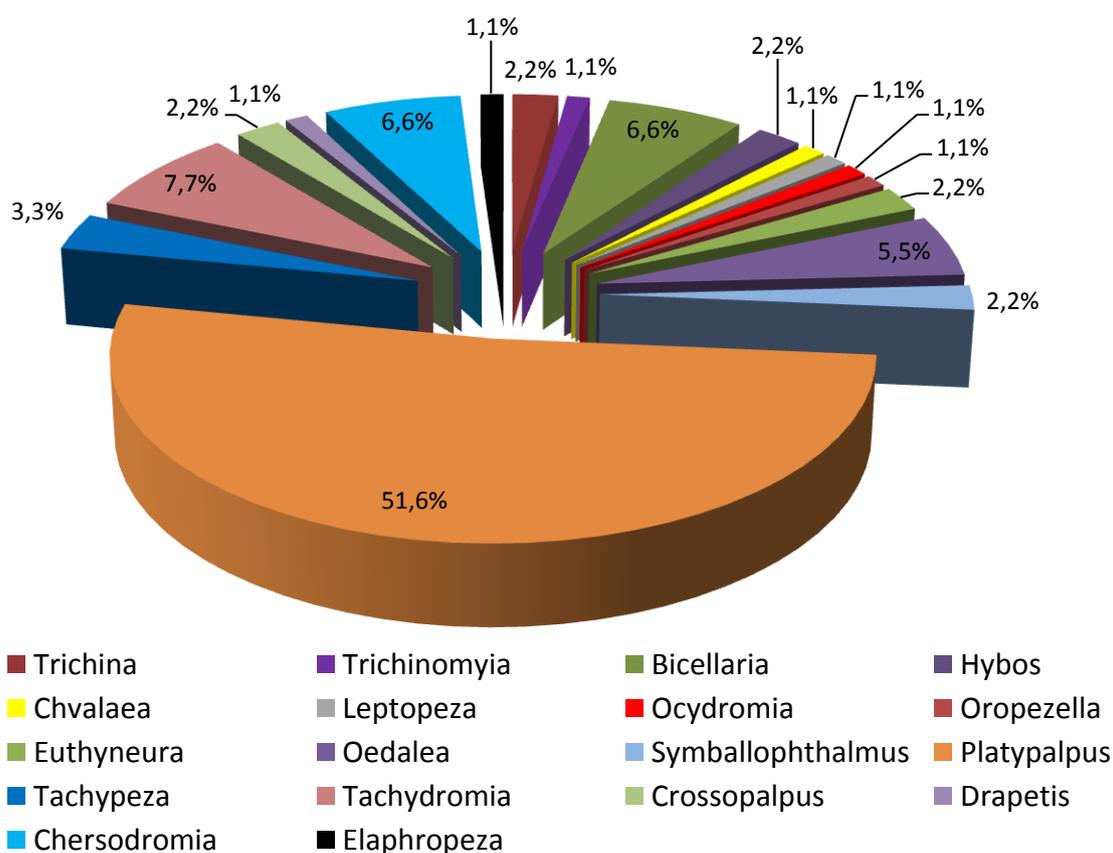


Рисунок 5.2 – Процентные соотношения видов из различных родов гиботид в сложении таксономического состава Кавказа (по: Кустов, 2016).

За период наших исследований 16 видов гиботид были описаны как новые для науки, в том числе 14 в роде *Platypalpus*: *P. negrobovi* (Grootaert et al., 2012); *P. abagoensis*, *P. arzanovi*, *P. gazaryani*, *P. kamyshanovensis*, *P. neberdzaensis*, *P. odintsovi* (Kustov et al., 2014); *P. akhunensis*, *P. kintrishiensis*,

P. lantsovi, *P. pseudosilvahumidus*, *P. sinevi*, *P. subcaucasicus*, *P. teberdaensis* (Kustov et al., 2015). Еще 2 вида относятся к другим родам: *Chersodromia nikolayi* (Grootaert et al., 2012) и *Euthyneura zaitsevi* (Шамшев, Кустов, 2012). Вид *Chersodromia isabellae* был описан с Кавказа другими исследователями (Grootaert, Shamshev, 2010).

Впервые для Кавказа нами были приведены 34 вида гиботид: *Bicellaria austriaca*, *B. spuria*, *B. vana*, *Hybos femoratus*, *Leptopeza flavipes*, *Oedalea flavipes*, *Symballophthalmus dissimilis*, *Elaphropeza ehippiata* (Гладун, Кустов, 2010); *Chersodromia curtipennis*, *Ch. pontica* (Grootaert et al., 2012); *Euthyneura myrtilli*, *Oedalea holmgreni*, *Oedalea montana* (Криштопа, Кустов, 2011); *Chvalaea sopiana* (Кустов, 2012а); *Platypalpus albicornis*, *P. baldensis*, *P. caroli*, *P. ciliaris*, *P. clarandus*, *P. collini*, *P. cothurnatus*, *P. infectus*, *P. longicornis*, *P. luteicornis*, *P. nigrinus*, *P. pseudociliaris*, *P. ruficornis*, *P. smirnovi* (Kustov et al., 2015); *P. vegrandis* (Grootaert et al., 2012); *Trichinomyia fuscipes*, *Symballophthalmus pictipes*, *Tachypeza yinyang* (Криштопа, 2012); *Hybos vagans* (Shamshev et al., 2015). Кроме того, впервые указывается вид *Oedalea austroholmgreni* (Кустов, 2016).

Таким образом, таксономический список гиботид Кавказа за последние 10 лет был дополнен в общей сложности 51 видом, что составляет 56 % региональной фауны. В процессе наших исследований установлены также 14 видов, новых для фауны России: *Hybos vagans*, *Chvalaea sopiana*, *Oedalea montana*, *Symballophthalmus pictipes*, *Platypalpus baldensis*, *P. caroli*, *P. clarandus*, *P. collini*, *P. nigrinus*, *P. ruficornis*, *P. vegrandis*, *Tachypeza yinyang*, *Chersodromia curtipennis* и *Ch. pontica*.

Ниже приведена определительная таблица родов семейства Hybotidae, отмеченных для Кавказа (по: Шамшев, 2001а, с изменениями).

5.1.6 Определительная таблица кавказских родов семейства *Hybotidae*

1. *dm* отсутствует. *M* неразветвленная. *Cup* обычно отсутствует, если имеется, то много короче *br* и *bm* 2
 - *dm* имеется; если отсутствует (*Bicellaria*), то *M* разделяется на *M₁* и *M₂*; *cup* всегда имеется, четко выраженная 9
2. Плечевые бугры четко отграничены. Глаза голые. Голова соединяется с грудью с помощью «шеи» 3
 - Плечевые бугры не выражены. Глаза покрыты микроскопическими волосками. Голова плотно прилегает к гр. (без «шеи») 6
3. *cup* отсутствует. Крыло с четким рисунком (полосы, пятна) 4
 - *cup* имеется. Крыло обычно прозрачное, иногда затемненное 5
4. *CuA₂* имеется 1. *Tachypeza*
 - *CuA₂* отсутствует 2. *Tachydromia*
5. Глаза соприкасаются на лбу у обоих полов. Крыло в базальной половине сужено 3. *Symballophthalmus*
 - Глаза разделены лбом. Ширина крыла в базальной половине примерно равна ширине в дистальной. Лицо разделяет (по крайней мере, очень узко) глаза. Плечевые бугры относительно небольшие. Обычно средние бедра утолщенные 4. *Platypalpus*
6. *br* и *bm* одинаковой длины. Глаза широко разделены на лбу и лице. Имеется 2 пары глазковых щетинок 5. *Chersodromia*
 - *br* значительно короче *bm*. Глаза б. м. разделены в лицевой части. Лоб расширяющийся к темени 7
7. Щеки явственно развиты. По одной паре глазковых и теменных щетинок. *Rs* очень короткая 6. *Crossopalpus*
 - Щеки в виде узкой полоски. 2 пары глазковых и обычно 2 пары теменных щетинок (внешние теменные короче внутренних, но сходно изогнуты). *Rs* длиннее 8
8. Задние голени с 1-3 ad в средней части 7. *Elaphropeza*

- Задние голени без щетинок в средней части 8. *Drapetis*
9. *cup* не длиннее *bm*, замыкающая ее CuA_2 возвратная 10
- *cup* не короче *bm*, замыкающая ее CuA_2 изогнута, но не возвратная. *Rs* за серединой базальной ячейки *cup* гораздо длиннее *br* и *bm*. Базальный отрезок *M* (разделяющий *br* и *bm*) едва заметен. Задние бедра б. м. утолщенные 9. *Hybos*
10. От *dm* отходят только 2 жилки (иногда около M_2 бывает короткий отросток M_1). Ариста длиннее 3-го членика усиков. Хоботок очень короткий, направлен книзу 11
- От *dm* отходят 3 жилки (редко M_2 прерванная или *dm* отсутствует). Ариста не длиннее 3-го членика усиков 14
11. Ариста предвершинная, 3-й членик усиков овальный. Ноги без четких щетинок 10. *Ocydromia*
- Ариста вершинная, 3-й членик усиков удлинённый или конический. Ноги по крайней мере с несколькими четкими дорсальными щетинками на средних голенях 12
12. Крыло с хорошо выраженной аксиллярной лопастью. Глаза соприкасаются у обоих полов 11. *Leptopeza*
- Аксиллярная лопасть крыла отсутствует. Глаза разделены у обоих полов (соприкасаются под усиками) 13
13. *cup* короче, ее длина почти в 2 раза короче длины *dm* и *bm* 12. *Chvalaea*
- *cup* длиннее, ее длина почти равна *dm* и *bm* 13. *Oropezella*
14. Ариста лишь немного короче (иногда равна) 3-го чл. ус. *acr* щетинки двухрядные, *dc* - однорядные. Хоботок короткий и направлен книзу 15
- Ариста очень короткая (иногда отсутствует), много короче 3-го чл. усиков. *acr* и *dc* щетинки многорядные (по крайней мере *acr* щетинки 4-х рядные). Хоботок часто удлинённый и направлен вперед 17

15. *dm* отсутствует (рис. 155, 10). Глаза соприкасающиеся у обоих полов 14. *Bicellaria*
- *dm* имеется. Глаза соприкасающиеся у самцов и узко разделенные у самок 16
16. Стигма крыла не достигает вершины R_{2+3} . Щиток с 6-10 щетинками. Задние голени тонкие 15. *Trichinomyia*
- Стигма крыла достигает вершины R_{2+3} . Щиток с 4 (редко 6-8) щетинками. Задние голени уплощенные в верхней половине 16. *Trichina*
17. 3-й чл. усиков очень длинный, ремневидный. Задние голени утолщенные, с многочисленными короткими вентральными шипами в вершинной половине. Хоботок короткий 17. *Oedalea*
- 3-й чл. усиков короткий, овальный. Задние голени без вентральных шипов. Хоботок длинный (по крайней мере 1/3 высоты головы), направлен вперед. *bm* очень широкая на вершине, замыкающая ее жилка почти перпендикулярная, *ph* щетинка отсутствует 18. *Euthyneura*

Ссылки на опубликованные определительные таблицы видов Hybotidae из различных родов для определения таксонов семейства, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Род *Tachypeza* (Городков, Ковалев, 1969: 583; Papp, Földvári, 2001: 352).
2. Род 2. *Tachydromia* (Chvála, 1970: 418; Shamshev, 1993: 115; Shamshev, 1994: 95).
3. Род *Symballophthalmus* (Шамшев, 2001a: 270).
4. Род *Platypalpus* (Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 468).
5. Род *Chersodromia* (Grootaert, Shamshev, Kustov, 2012: 8).
6. Род *Crossopalpus* (Городков, Ковалев, 1969: 580).
7. Род *Elaphropeza* (Городков, Ковалев, 1969: 580).
8. Род *Drapetis* (Городков, Ковалев, 1969: 580).
9. Род *Hybos* (Shamshev, Grootaert, Kustov, 2015: 453).
10. Род *Ocydromia* (Городков, Ковалев, 1969: 610).

11. Род *Leptopeza* (Городков, Ковалев, 1969: 610).
12. Род *Chvalaea* (Papp, Földvári, 2001: 354, 356)
13. Род *Oropezella* (Городков, Ковалев, 1969: 610).
14. Род *Bicellaria* (Городков, Ковалев, 1969: 607).
15. Род *Trichinomyia* (Городков, Ковалев, 1969: 610).
16. Род *Trichina* (Городков, Ковалев, 1969: 610).
17. Род *Oedalea* (Chvála, 1983: 166).
18. Род *Euthyneura* (Шамшев, Кустов, 2012а: 347).

5.1.7 Семейство *Brachystomatidae* – брахистоматиды

Первый представитель семейства *Brachystomatidae* – *Trichopeza longicornis*, указан для Кавказа с территории заказника «Камышанова Поляна» (Гладун, Кустов, 2010), однако в составе семейства *Empididae*. 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 Определительная таблица кавказских родов семейства *Brachystomatidae*

Определительная таблица родов семейства *Brachystomatidae*.

1. Постпедицель почковидный, его ширина больше длины ... 1. *Gloma*
– Постпедицель округлый или конический 2
2. R_{4+5} не разветвленная к вершине крыла 2. *Heleodromia*
– R_{4+5} разветвленная к вершине крыла 3. *Trichopeza*

Ссылки на опубликованные определительные таблицы видов семейства *Brachystomatidae* для определения таксонов, обитающих на Кавказе, перечислены ниже.

1. Род *Gloma* (Шамшев, 2001а: 300).
2. Род *Heleodromia* (Шамшев, 2001а: 346).

3. Род *Trichopezza* (Городков, Ковалев, 1969: 662).

5.1.9 Семейство *Atelestidae* – ателестиды

На Кавказе известен единственный вид этого семейства – *Atelestus pulicarius* (Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013). Его положение в определительной таблице (Городков, Ковалев, 1969: 662).

5.1.10 Итоги исследования таксономического состава

Подводя итоги, следует отметить, что с 2006 по 2016 гг. на территории Кавказа выявлено больше таксонов, чем за весь предшествующий почти полуторавековой период исследований. Так, на первом этапе изучения группы (около 100 лет) с Кавказа было описано и указано только 17 видов, что составляет лишь 6% от известной сегодня фауны. На втором этапе (более 40 лет) темпы исследований существенно выросли, в результате чего число видов увеличилось на 101 (39% от нынешнего списка). На третьем этапе выявлено 142 новых или не указанных ранее вида, то есть 55% региональной фауны эмпидоидов. Динамика накопления сведений о видовом составе кавказской фауны показана на рисунке 5.3.

Визуализация 150-летней истории изучения эмпидоидов на Кавказе показана на рисунке 5.4. Помимо значительного расширения таксономического списка, были выполнены хронологические исследования, проведен анализ генезиса фауны на примере некоторых таксонов, ряд экологических и созологических исследований. Все это позволяет говорить об открытии фауны эмпидоидов на Кавказе.

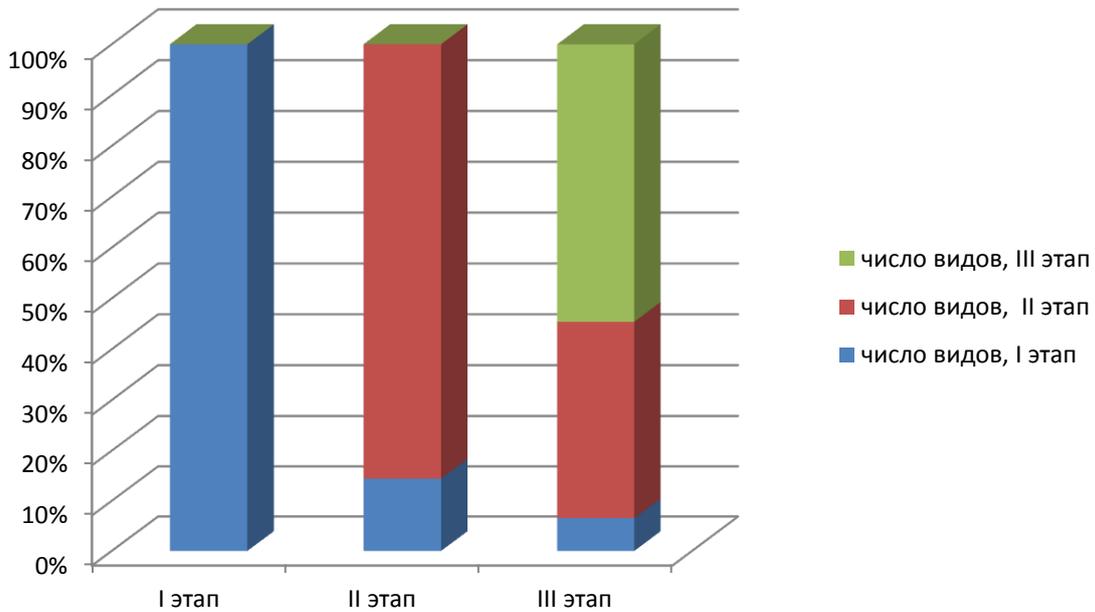


Рисунок 5.3 – Динамика изменения соотношения числа видов, установленных на Кавказе на различных исторических этапах.

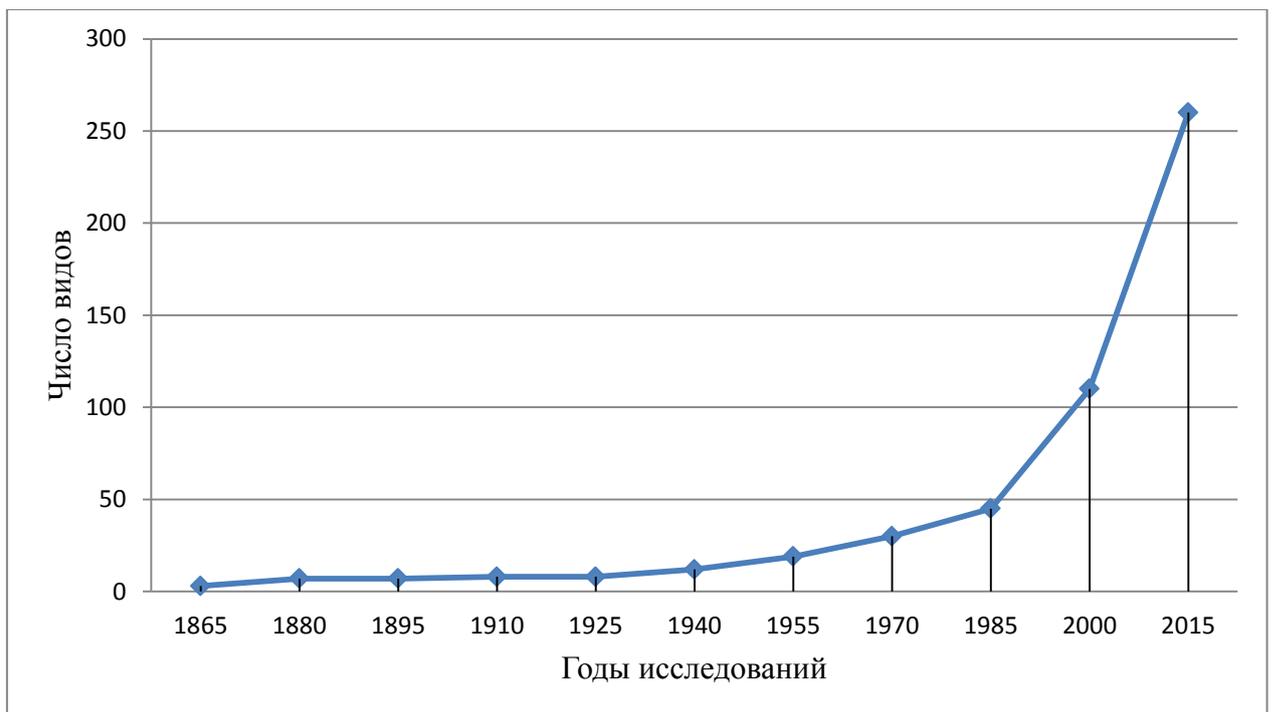


Рисунок 5.4 – Динамика накопления сведений о видовом составе кавказских эмпидид за период исследований (по: Кустов, 2016).

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

В биогеографии на сегодняшний день отсутствует общепринятая точка зрения по числу выделяемых царств. Существующие схемы биогеографического районирования разделяют сушу на 5–8 хоронов этого ранга. В различных схемах разные хороны по-разному поименованы и зачастую серьезно различаются по составу входящих в них территорий. Так, согласно по одному из подходов (Лопатин, 1989; Крыжановский, 2002) Палеарктика и Неарктика рассматриваются в структуре единого Голарктического царства; при другом подходе (Емельянов, 1974) оба этих хорона выделяются в отдельные царства. В настоящей работе, учитывая особенности распространения эмпидид, принято деление суши на 6 биогеографических царств: Палеарктическое, Неарктическое, Афротропическое, Ориентальное, Неотропическое и Австралийское (Емельянов, 2013: www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/bioreg1.htm).

Эмпидоиды хорошо представлены во всех зоогеографических царствах, однако степень их изученности неравномерна. Так, в Палеарктике в большей степени исследована территория Европы и европейской части России, а в меньшей степени – территория Сибири и Дальнего Востока. В стадии интенсивного исследования находятся местные фауны эмпидид ряда регионов, например Кавказа, с территории которого за последние 10 лет выявлено более 50 новых для науки видов, о чем подробно написано в главе 4. Нами был проведен анализ распространения 62 родов семейства Empididae, и 62 родов семейства Nybotidae, известных на сегодняшний день в мировой фауне (таблица 5.1). Два других семейства эмпидоидов, Brachystomatidae и Atelestidae, не привлекались ввиду их значительно меньшего таксономического разнообразия.

Результаты проведенного анализа продемонстрировали, что для эмпидид максимальной оригинальностью отличается фауна Неотропического царства, 50 % родов которой эндемичны; она же характеризуется и самым

высоким таксономическим разнообразием, поскольку в ней представлены 32 рода этого семейства. Значительный эндемизм свойственен также фаунам Австралийского и Афротропического царств – 11 родов из 26 (42.5%) и 6 родов из 15 (40%), соответственно. Таксономическое же разнообразие фаун тут существенно различается, и если Австралийское царство населяют 26 родов Empididae, то в Афротропическом их известно только 15. Сравнительно низким уровнем эндемизма характеризуются фауны Палеарктики (20%), на территории которой обитают представители 20 родов, Неарктики (13.3%), где встречаются 15 родов, и Ориентального царства (5.5%), в пределах которого известны 18 родов эмпирид. К космополитным относятся всего 4 рода (6.5%), а еще 5 родов имеют своих представителей в 5 из 6 царств (Кустов, 2013а).

Среди представителей Nybotidae максимальное число эндемичных родов наблюдается в Австралийском царстве (9, или 33.3%); чуть ниже оно в Неотропическом (8, или 28.6%) и Афротропическом (5 родов, или 25%) царствах. Значительно меньше эндемичных родов гиботид в фаунах Палеарктического (2, или 6.9%) и Ориентального (1, или 3.8%) царств, а в Неарктике эндемичные роды вообще отсутствуют. Общее количество родов гиботид в разных царствах отличается незначительно, составляя от 29 в Палеарктике до 20 в Афротропике.

Для создания более полной картины распространения Empididae и определения сходства фаун различных зоогеографических царств, был проведён кластерный анализ родов по сходству обитания их представителей в различных царствах методом полной связи. В результате установлено, что максимальным сходством характеризуются фауны Палеарктического и Ориентального царств (рисунок 5.5).

Таблица 5.1 – Распределение родов семейств Empididae и Hybotidae по различным биогеографическим царствам Земли (Кустов, 2013а)

Род	АВС	АФР	НЕА	НЕО	ОРИ	ПАЛ
Семейство Empididae						
<i>Afroempis</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Allochrotus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Amictoides</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Aplomera</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Atrichopleura</i>	+	+	–	+	–	–
<i>Bandella</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Clinorhampha</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Cunomyia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Deuteronista</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Edenophorus</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Empidadelpha</i>	+	–	–	+	–	–
<i>Empis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Eugowra</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Gynatoma</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Hilara</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Hilarempis</i>	+	+	–	+	–	–
<i>Hilarigona</i>	–	–	–	+	+	–
<i>Hybomyia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Hystrichonotus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Lamprempis</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Macrostomus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Munburra</i>	+	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы

<i>Opeatocerata</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Pasitrichotus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Porphyrochroa</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Rhamphella</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Rhamphomyia</i>	+	–	+	+	+	+
<i>Sphicosa</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Thinempis</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Trichohilara</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Afroclinocera</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Asymphyloptera</i>	+	–	–	+	–	–
<i>Bergenstammia</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Clinocera</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Clinocerella</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Dolichocephala</i>	+	+	+	–	+	+
<i>Hypenella</i>	–	–	–	–	+	+
<i>Kowarzia</i>	–	+	–	–	–	+
<i>Oreothalia</i>	–	–	+	–	–	–
<i>Phaeobalia</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Proagomyia</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Proclinopyga</i>	–	–	+	–	+	+
<i>Rhyacodromia</i>	–	–	–	–	+	+
<i>Roederiodes</i>	–	+	+	+	+	+
<i>Trichoclinocera</i>	–	–	–	–	+	+
<i>Wiedemannia</i>	–	+	+	–	+	+
<i>Achelipoda</i>	–	–	–	–	+	–
<i>Afrodromia</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Anaclastoctedon</i>	+	–	–	–	+	–

Продолжение таблицы

<i>Antipodromia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Chelifera</i>	+	–	+	+	+	+
<i>Chelipoda</i>	+	–	+	+	+	+
<i>Chelipodozus</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Cladodromia</i>	+	–	–	+	–	–
<i>Colabris</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Doliodromia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Drymodromia</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Hemerodromia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Metachela</i>	–	–	+	+	–	+
<i>Monodromia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Neoplasta</i>	–	–	+	+	–	–
<i>Phyllodromia</i>	+	–	+	–	+	+
Всего родов:	26	15	15	32	18	20
Эндемичных родов, всего:	11 (42.3%)	6 (40.0%)	2 (13.3%)	16 (50.0%)	1 (5.5%)	4 (20.0%)
Семейство Hybotidae						
<i>Abocciputa</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Acarterus</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Afrohybos</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Allanthalia</i>	–	–	+	–	–	+
<i>Allodromia</i>	–	–	+	+	–	–
<i>Anthalia</i>	–	–	+	–	+	+
<i>Apterodromia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Atodrapetis</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Austrodrapetis</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Austrodromia</i>	–	–	–	+	–	–

Продолжение таблицы

<i>Austropeza</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Baeodromia</i>	-	-	+	+	-	-
<i>Bicellaria</i>	-	-	+	-	+	+
<i>Cerathybos</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Chaetodromia</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Chersodromia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Chillcottomyia</i>	-	+	-	-	+	+
<i>Chvalaea</i>	-	-	-	+	-	+
<i>Crossopalpus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Drapetis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Dysaletria</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Elaphropeza</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Euhybus</i>	-	-	+	+	+	-
<i>Euthyneura</i>	-	-	+	-	+	+
<i>Genus *</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Hoplocyrtoma</i>	-	-	+	-	-	+
<i>Hoplopeza</i>	+	-	-	+	-	-
<i>Hybos</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Isodrapetis</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Lactistomyia</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Lamachella</i>	-	+	-	-	-	+
<i>Leptocyrtoma</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Leptodromia</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Leptodromiella</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Leptopeza</i>	+	-	+	+	+	+
<i>Leptopezella</i>	+	-	-	+	-	-
<i>Megagrapha</i>	-	-	+	-	+	+

Продолжение таблицы

<i>Micrempis</i>	+	–	+	+	+	–
<i>Nanodromia</i>	+	–	–	–	+	–
<i>Neohybos</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Neotrichina</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Ngaheremyia</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Ocydromia</i>	–	+	+	+	+	+
<i>Oedalea</i>	–	–	+	–	+	+
<i>Oropezella</i>	+	–	–	+	–	+
<i>Parahybos</i>	+	+	–	–	+	–
<i>Platypalpus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pontodromia</i>	+	–	–	–	+	–
<i>Pseudoscelolabes</i>	+	–	–	–	–	–
<i>Scelolabes</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Smithybos</i>	–	–	–	+	–	–
<i>Stenoproctus</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Stilpon</i>	–	+	+	–	+	+
<i>Stuckenbergoomyia</i>	–	+	–	–	–	–
<i>Stylocydromia</i>	–	–	–	–	+	–
<i>Symballophthalmus</i>	–	–	+	–	–	+
<i>Syndyas</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Syneches</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Tachydromia</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Tachypeza</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Trichina</i>	–	–	+	–	–	+
<i>Trichinomyia</i>	–	–	+	–	–	+

Продолжение таблицы

Всего родов:	27	20	27	28	26	29
Из них эндемичных:	9 (33.3 %)	5 (14.3 %)	0	8 (28.6 %)	1 (3.9 %)	2 (6.9%)
Всего родов (для Empididae и Hybotidae)	53	35	42	60	44	49
	АВС	АФР	НЕА	НЕО	ОРИ	ПАЛ

Условные обозначения: Зоогеографические царства: АВС – Австралийское; АФР – Афротропическое; НЕА – Неарктическое; НЕО – Неотропическое; ОРИ – Ориентальное; ПАЛ – Палеарктическое.

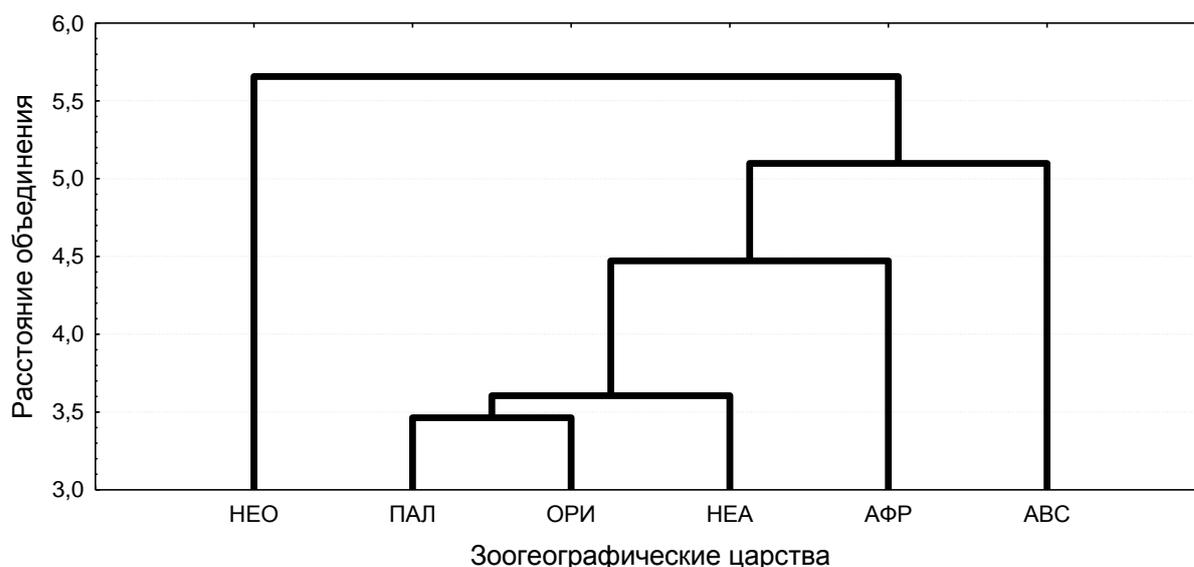


Рисунок 5.5 – Дендрограмма фаунистического сходства родов Empididae, обитающих в различных зоогеографических царствах (по: Кустов, 2013).

Такие результаты представляются довольно неожиданными, поскольку традиционно в большинстве групп живых организмов фауна Палеарктики наиболее сходна с фауной Неарктики, а эти хороны зачастую объединяются биогеографами в единое зоогеографическое царство.

Подобный анализ был произведён и для мух семейства Hybotidae, результаты которого представлены на рисунке 5.6.

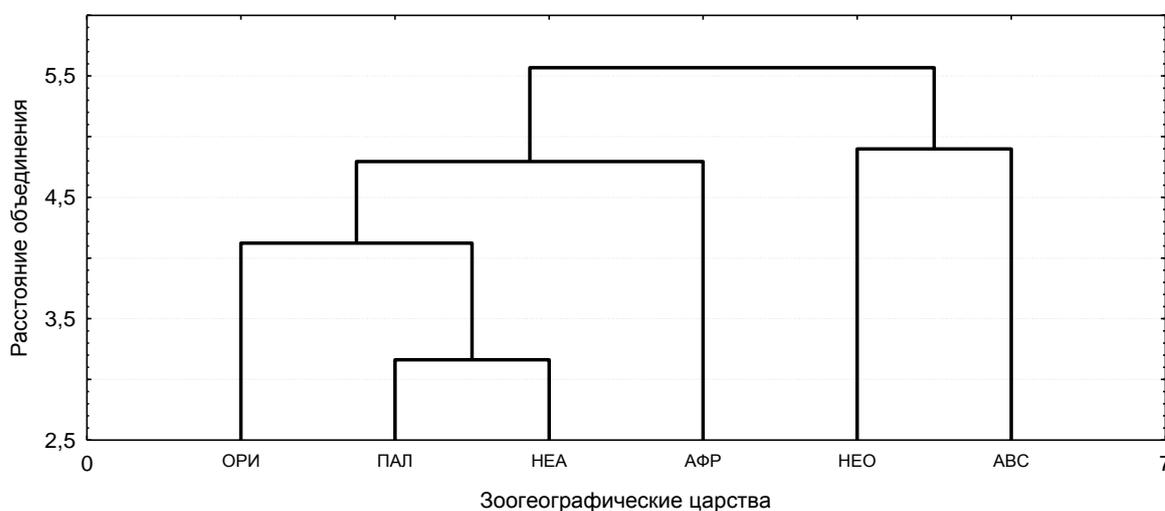


Рисунок 5.6 – Дендрограмма фаунистического сходства родов Hybotidae, обитающих в различных зоогеографических царствах.

Максимальным родством (на уровне связи 3.2) характеризуются фауны Палеарктики и Неарктики, к которому на уровне связи 4.1 присоединяется Ориентальное и (4.8) Афротропическое царство. В то же время отчётливо выделяется ветвь гиботид Австралийского и Неарктического царств.

Анализ сходства различных царств по составу родов эмпидид позволяет сблизить фауны Палеарктического, Ориентального и Неарктического царств. Суммируя сведения по семействам Empididae и Hybotidae, можно отметить, 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) огромной территории Палеарктики (50 639 281 км²), населяют представители 33 родов эмпидид и

гиботид, что составляет 67.4% от всей их палеарктической фауны (рисунок 5.7). Эти цифры свидетельствуют об уникальном многообразии Кавказа и обитании здесь значительного разнообразия эмпидоидов.

5.3 Хорологический анализ фауны эмпидоидов Кавказа

Разнообразие природных условий Кавказской горной страны послужило основной причиной исключительного таксономического богатства эмпидоидов в этом регионе. Кроме сочетания различных по своему генезису фаунистических элементов (европейских, средиземноморских, передне- и среднеазиатских), Кавказ отличает также высокая степень эндемизма фауны, характеризующая его как центр видообразования изучаемой группы двукрылых (Кустов, Шамшев, 2011а, 2011б; Кустов, 2012а, 2013б).

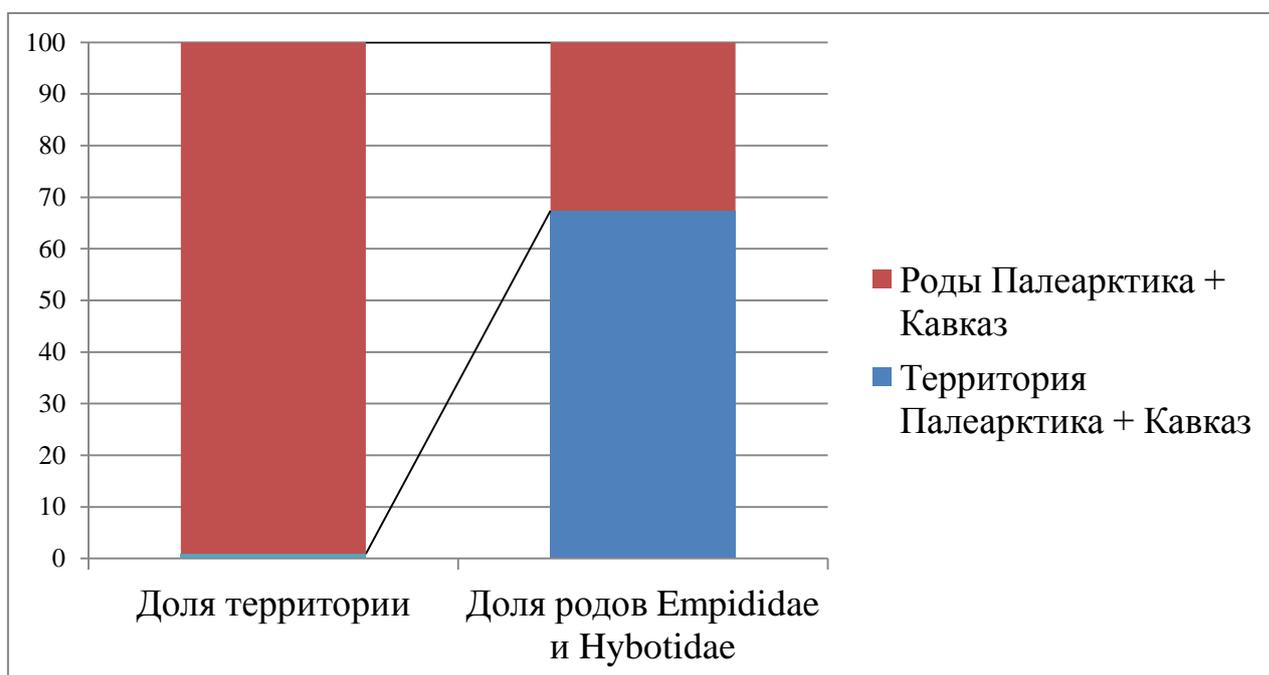


Рисунок 5.7 – Соотношение площадей территорий Палеарктики и Кавказа и представленности на них родов Empididae и Nybotidae (по: Кустов, 2016).

Богатство флоры и фауны Кавказа, разнообразие и сложное сочетание ландшафтов, порождают различные взгляды на его биогеографическое положение. Среди геоботаников широкое признание находит схема, по которой Кавказ лежит целиком в Восточно-средиземноморской подобласти Средиземноморской области (Лавренко, 1962). Одним из вариантов такой схемы является деление, согласно которому Кавказ рассматривается как страна раздела горных стран Древнего Средиземья (Шифферс, 1946). В то же время А.П. Семенов-Тян-Шанский (1936) относил Предкавказье к зоне степей Европейско-сибирской подобласти, область Главного хребта выделил в качестве особой провинции Европейско-сибирской подобласти, и только Черноморское побережье и значительная часть Закавказья были отнесены им к Восточно-средиземноморской провинции Средиземноморской подобласти. Н.К. Верещагин (1958) отнес всю нагорную часть Кавказа и Закавказья к различным округам Средиземноморской подобласти (Северо-Западный Кавказ – к Кавказскому округу), а степные районы Предкавказья, Таманский полуостров и узкую полосу Черноморского побережья до Сухума объединил в Предкавказский район Южно-русского степного округа. Согласно А.Ф. Емельянову (1974), Кавказ лежит в пределах трех провинций трех различных областей Палеарктики: Причерноморской равнинной провинции Скифской степной области, изолированной Евксинской горной провинции Европейской неморальной области и Куроараксинской провинции Сетийской области. О.Л. Крыжановский (2002) рассматривал Кавказ в пределах Гесперийской (Черноморское побережье, Колхидская низменность и Восточное Закавказье) и Европейской горно-лесной (Большой Кавказ) подобластей области Древнего Средиземья, а также Скифской подобласти (Предкавказская провинция) Бореальной области. Из приведенных выше сведений следует, что Кавказ – весьма неоднородная и спорная в биогеографическом отношении территория.

Для хорологического анализа фауны эмпидоидов нами была использована классификация ареалов А.Ф. Емельянова (1974), с некоторыми

пояснениями и дополнениями (Кривохатский, 1998; Кривохатский, Емельянов, 2000). Она основана на схеме общего зоогеографического районирования Палеарктики, где подразделения на хороны связаны с климатической зональностью, ландшафтными характеристиками, а также географией растительного покрова и животного мира. Опыт успешного применения данной схемы, в том числе и для двукрылых насекомых, уже имеется (Вольфов, Кустов, 2007; Емельянов, 1979; Кривохатский, Емельянов, 2000; Кустов, 2006; Кустов и др., 2009; Плотников и др., 2013; Нестеренко, 2014; Михайличенко, 2014). В схеме, предложенной для Кавказа О.Л. Крыжановским, значительная часть территории Северного Причерноморья отнесена к Крымско-Кавказской провинции Средиземноморской надпровинции Гесперийской подобласти области Древнего Средиземья. Однако наш анализ фауны эмпидоидов не выявил здесь существенных различий с фауной прилегающей территорией, относимой им к Европейской горно-лесной подобласти, вследствие чего использование схемы А.Ф. Емельянова (1974) представилась нам более оправданным. Отмеченные на Кавказе виды эмпидоидов связаны в своем распространении с перечисленными ниже хоронами (областями и провинциями Палеарктики), нумерация которых соответствует таковой у А.Ф. Емельянова (1974).

II. Евросибирская таежная (бореальная) область

IIА. Западноевросибирская подобласть

1. Ботническая смешанная провинция
2. Зырянская равнинная провинция
3. Уральская горная провинция
4. Обская равнинная провинция
5. Алтайская комплексная провинция

IIВ. Восточноевросибирская подобласть

6. Ангарская смешанная провинция
7. Предохотская горная провинция
8. Охотская горная провинция

9. Западномонгольская комплексная провинция

10. Восточномонгольская комплексная провинция

III. Европейская неморальная область

1. Западноевропейская смешанная провинция

2. Среднеевропейская смешанная провинция

3. Восточноевропейская равнинная провинция

4. Евксинская горная провинция

V. Гесперийская (Средиземноморско-Макаронезийская) вечнозеленая субтропическая область

VA. Макаронезийская подобласть

1. Азорская горная провинция

2. Мадейрская горная провинция

3. Канарская горная провинция

VB. Средиземноморская подобласть

4. Западноевропейская смешанная провинция

5. Восточноевропейская горная провинция

VII. Скифская степная область

VIIA. Западноскифская подобласть

1. Паннонская равнинная провинция

2. Причерноморская равнинная провинция

3. Казахстанская равнинная провинция

4. Алтайская комплексная (с ПА) провинция

VIIБ. Восточноскифская подобласть

5. Западномонгольская комплексная (с ПБ) провинция

6. Восточномонгольская комплексная (с ПБ) провинция

VIII. Сетийская (Сахаро-Гобийская) пустынная область

VIIIA. Сахаро-Аравийская подобласть

3. Сирийская равнинная провинция

VIIIБ. Ирано-Туранская подобласть

8. Гирканская горная провинция

10. Хорасанская горная провинция
12. Туркестанская горная провинция
13. Куроараксинская смешанная провинция
14. Южнотуранская равнинная провинция
- VIIIС. Центральноазиатская подобласть
18. Внутреннетяньшанская горная провинция
19. Памирская высокогорная провинция

Для создания общей картины распространения эмпидоидов был проведён ареалогический анализ с использованием сведений об обитании каждого вида (данные о распространении приведены в аннотированном списке, Приложение А) в пределах 31 провинции Палеарктики (для провинций, где имеются сведения о распространении эмпидоидов), относящихся к пяти ее областям. При сравнении ареалов для 263 видов из 4 семейств была проведена кластеризация групп видов по сходству их распространения в различных провинциях. Анализ произведен с использованием метода полной связи (манхэттенское расстояние). Приведение видов в тексте идет в соответствии с их последовательностью в дендрограмме. Результат кластеризации видов показан на рисунке 5.8. Разделение дендрограммы на два крупных кластера (А и Б) демонстрирует два типа распространения таксонов на более северных или более южных территориях умеренного пояса Палеарктики, и соответствует бореально-неморальным (кластер А) и неморально-субтропическим (кластер Б) видам.

Кластер I объединяет 17 видов преимущественно северного типа распространения (рисунок 5.9). Сюда относятся неморальные виды северной и центральной зон умеренного пояса, встречающиеся также в горных широколиственных и смешанных лесах Кавказа. К данному кластеру принадлежат группы ареалов «а» и «б».

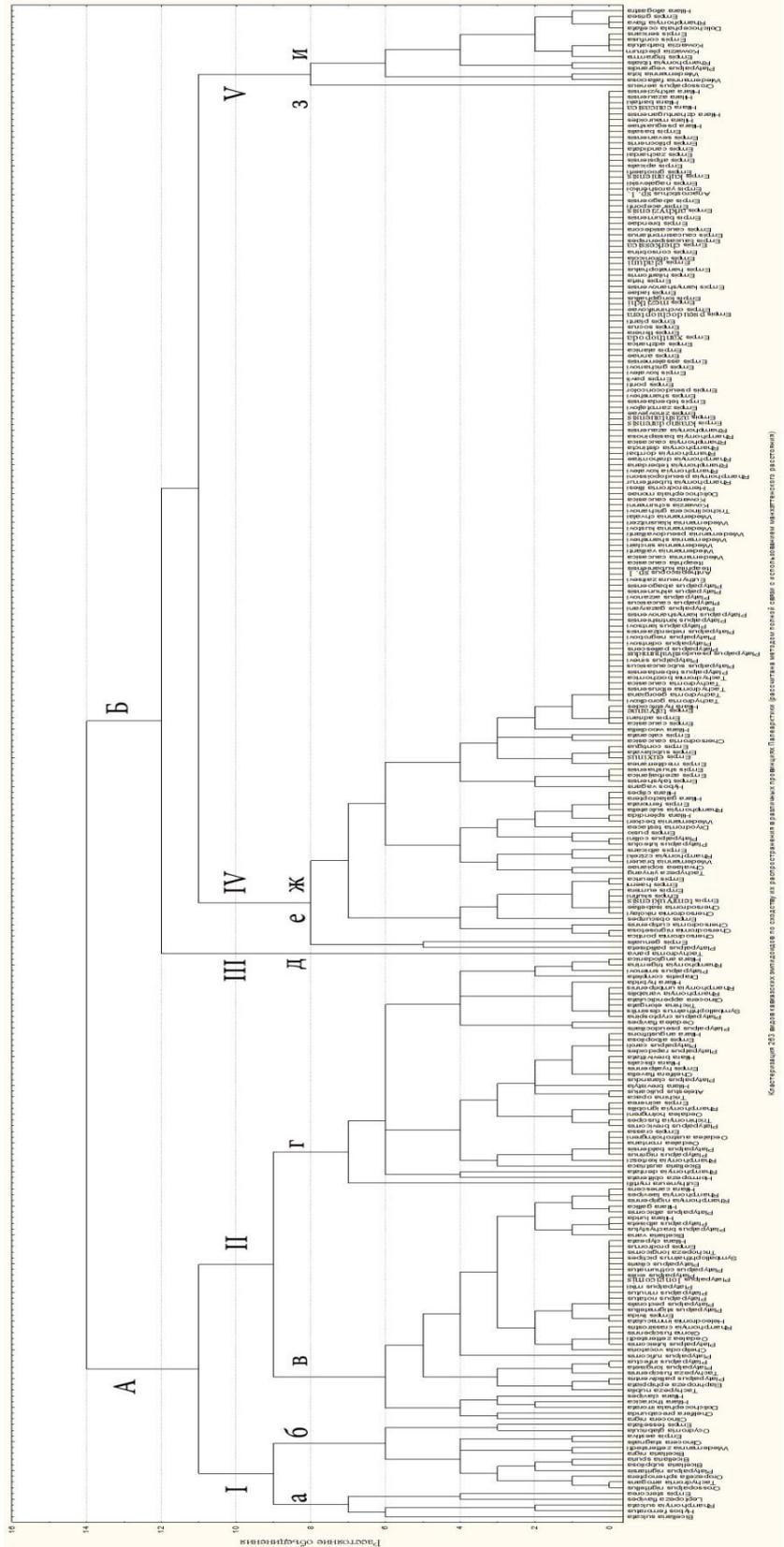


Рисунок 5.8 – Дендрограмма сходства видовых ареалов эмпидоидов Кавказа (по: Кустов, 2016).

Группа ареалов «а» – Европейско-Сибирские. Северопалеарктические ареалы европейско-сибирского типа имеют 5 видов, широко распространённых в пределах Бореальной области Палеарктики: *Bicellaria sulcata*, *Hybos femoratus*, *Rhamphomyia sulcata*, *Leptopeza flavipes* и *Empis stercorea*. Основная часть их ареалов находится в нескольких провинциях Бореальной и Европейской неморальной областей, но может захватывать также территории пограничных провинций Гесперийской, Сетийской (высокогорья) или Скифской областей.

Группу ареалов «б» – Западнопалеарктические. Широкоевропейско-гесперийско-западноскифские ареалы имеют 12 видов: *Crossopalpus nigritellus*, *Tachydromia arrogans*, *Oropezella sphenoptera*, *Platypalpus nigritarsis*, *Bicellaria subpilosa*, *B. spuria*, *B. nigra*, *Wiedemannia zetterstedti*, *Clinocera stagnalis*, *Empis aestiva*, *E. tessellata* и *Ocydromia glabricula*. Эти виды распространены в 1-3 провинциях Бореальной области, во всех провинциях Европейской неморальной области и в 1-3 провинциях Гесперийской и Скифской областей, так что их ареалы в большей степени смещены на юг по сравнению с видами, относящимися к предыдущей группе.

Кластер II объединяет центрально-европейские неморальные виды эмпидоидов, имеющих широкое распространение на территории западной и центральной Европы, а также на Кавказе (рисунок 5.9).

Группа ареалов «в» – Европейско-скифские. Такой тип ареалов имеют виды, обитающие в Западноевропейской, Среднеевропейской и Евксинской горной провинциях Европейской неморальной области, в Паннонской равнинной и (или) Причерноморской равнинной провинциях Скифской области, а иногда и на приграничных территориях Ботнической и (или) Зырянской провинций Бореальной области, но не встречаются в пределах Гесперийской области. Всего их 41 вид: *Clinocera nigra*, *Chelifera precabunda*, *Dolichocephala irrorata*, *Hilara thoracica*, *H. clavipes*, *H. clypeata*, *H. lurida*, *H. gallica*, *H. canescens*, *Tachypeza nubila*, *Elaphropeza ephippiata*, *Platypalpus*

pallidiventris, *P. longiseta*, *P. infectus*, *P. ruficornis*, *P. luteicornis*, *P. stigmatellus*, *P. pectoralis*, *P. notatus*, *P. minutus*, *P. mikii*, *P. longicornis*, *P. exilis*, *P. cothurnatus*, *P. ciliaris*, *P. brachystylus*, *P. albisetata*, *P. albicornis*, *Tachypeza fuscipennis*, *Chelipoda vocatoria*, *Oedalea zetterstedti*, *Gloma fuscipennis*, *Heleodromia immaculata*, *Empis livida*, *E. prodromus*, *Symballophthalmus pictipes*, *Trichopeza longicornis*, *Bicellaria vana*, *Rhamphomyia crassirostris*, *Rh. nigripennis*, *Rh. laevipes*.

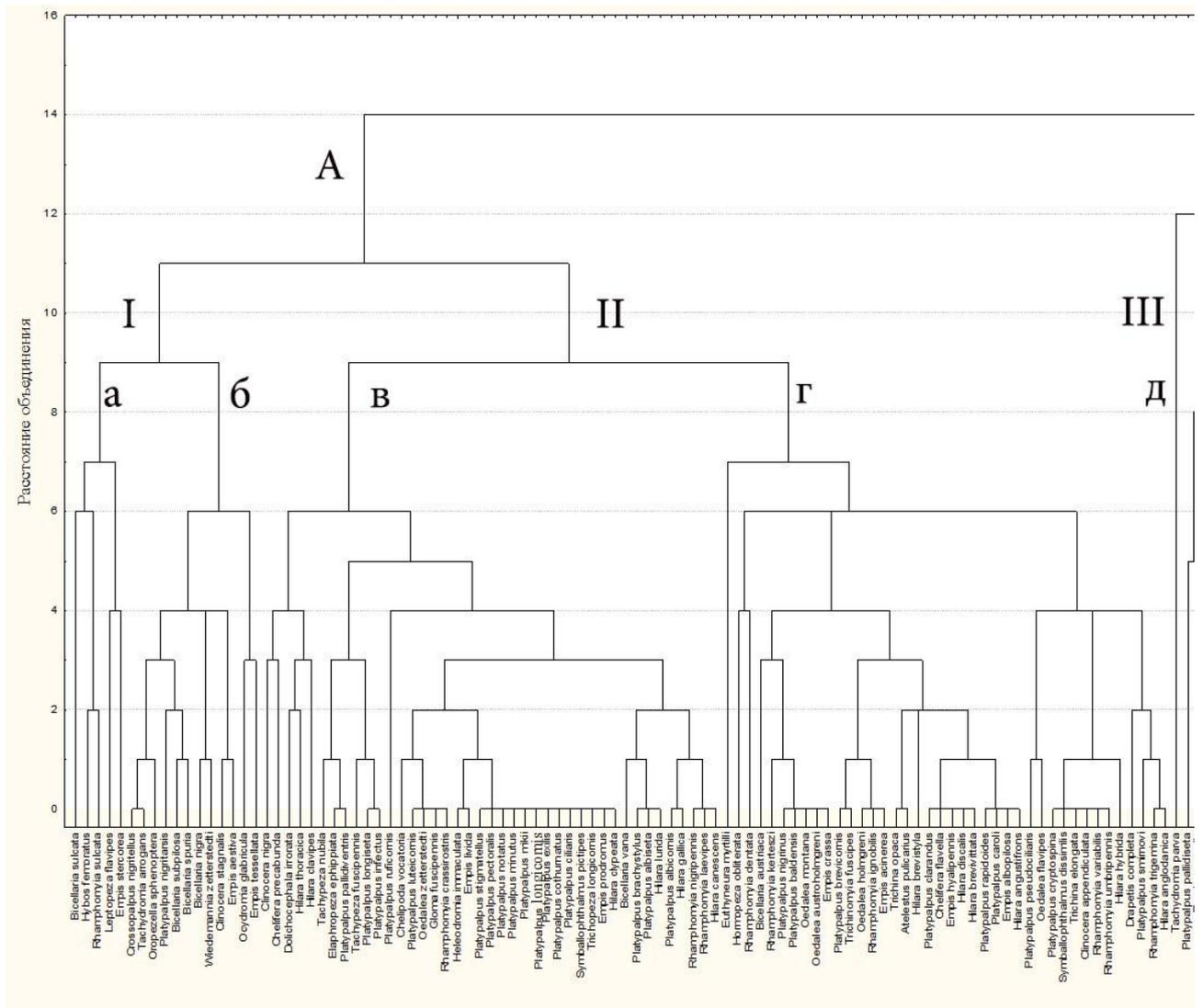


Рисунок 5.9 – Дендрограмма сходства видовых ареалов эмпидоидов Кавказа, кластеры I-II (по: Кустов, 2016).

Группа ареалов «г» – Европейские неморальные. Их имеют 40 видов, обитающих в 3-4 провинциях Европейской неморальной области и на пограничных территориях Бореальной области, но отсутствующих в Гесперийской и Скифской областях (в исключительных случаях ареал может лишь немного захватывать одну соседнюю провинцию этих областей): *Euthyneura myrtilli*, *Hormopeza obliterated*, *Bicellaria austriaca*, *Oedalea montana*, *Oe. austroholmgreni*, *Oe. holmgreni*, *Oe. flavipes*, *Empis albopilosa*, *E. crassa*, *E. acinerea*, *E. hyalipennis*, *Platypalpus nigrinus*, *P. baldensis*, *P. brevicornis*, *P. clarandus*, *P. rapidoides*, *P. caroli*, *P. pseudociliaris*, *P. cryptospina*, *P. smirnovi*, *Trichinomyia fuscipes*, *Trichina elongata*, *T. opaca*, *Atelestus pulicarius*, *Hilara brevistyla*, *H. hybrida*, *H. anglodanica*, *H. discalis*, *H. brevivittata*, *H. angustifrons*, *Chelifera flavella*, *Symballophthalmus dissimilis*, *Clinocera appendiculata*, *Drapetis completa*, *Rhamphomyia dentata*, *Rh. trigemina*, *Rh. variabilis*, *Rh. umbripennis*, *Rh. ignobilis*, *Rh. kerteszi*.

Кластер III (ареал «д» – Восточнопалеарктический) представлен единственным видом эмпидоидов, *Tachydromia parva*, распространенным преимущественно в восточной части Палеарктики от юго-восточной Сибири через горы Средней Азии и Кавказа до центральной Европы (рисунок 5.9).

Кластер IV – самый крупный по составу входящих в него эмпидоидов; он объединяет виды, отсутствующие в Бореальной области и совместно обитающие в одной или нескольких провинциях Кавказа и Центральной и (или) южной Европы (рисунок 5.10).

Группа ареалов «е» – Кавказско-скифские. Эта группа разнородна и представлена 14 видами относительно узкого распространения. С одной стороны, это эндемичные виды одной или нескольких провинций Кавказа, а также восточносредиземноморско-кавказские, западноскифско-кавказские и др., приуроченные к степным и лесостепным типам растительных сообществ; наиболее широкое распространение в группе имеют виды *Platypalpus pallidiseta*, *Chersodromia pontica*, *Ch. nigrosetosa*, *Ch. curtipennis*, *Empis genualis* и *E. obscuripes*. С другой стороны, сюда относятся также типичные

отмечены и в сопредельных провинциях Европейской неморальной области, а для других характерно обитание в пределах соседних скифских, гесперийских или сетийских провинций. Ареалы этой группы четко разделяются на два кластера. Один объединяет виды, обитающие в Европейской неморальной области, но характерные также для лесостепей Палеарктики и имеющие среднеевропейско-западноскифско-евксинское распространение: *Tachypeza yinyang*, *Chvalaea sopiana*, *Wiedemannia braueri*, *W. beckeri*, *Platypalpus luteolus*, *P. collini*, *Empis albicans*, *E. pusio*, *E. femorata*, *Dryodromia testacea*, *Hilara splendida*, *H. galactoptera*, *H. cilipes*, *Rhamphomyia sulcatella*, *Rh. czizeki*.

Другой объединяет виды более узкого распространения – евксинско-переднеазиатский *Hybos vagans*, куроараксинские *Empis talyshensis*, *E. azerbaijanica* и *E. shushaensis*, евксинско-средиземноморские *E. mediterranea*, *E. euxinus*, *E. subclavata*, *E. contigua* и *E. calcarata*, евксинско-причерноморский *Chersodromia caucasica*, а также *Hilara woodiella*, имеющий странный западноевропейско-евксинский тип ареала.

Эндемичными для Кавказа являются и евксинско-куроараксинские виды *Empis caucasica*, *E. adriani*, *E. tatyanae* и *Hilara hystricoides*. Значительную часть видов с ареалами данной группы составляют более узкие кавказские эндемики, обнаруженные пока только в пределах Евксинской горной провинции Европейской неморальной области. Всего здесь насчитывается 106 видов (40 % от фауны Кавказа в целом), связанных с горной системой Большого Кавказа: *Tachydromia gorodkovi*, *T. georgiana*, *T. elbrusensis*, *T. caucasica*, *T. borzhomica*, *Platypalpus teberdaensis*, *P. subcausicus*, *P. sinevi*, *P. pseudosilvahumidus*, *P. pallescens*, *P. odintsovi*, *P. negrobovi*, *P. neberdzaensis*, *P. lantsovi*, *P. kintrishiensis*, *P. kamyshanovensis*, *P. gazaryani*, *P. causicus*, *P. akhunensis*, *P. abagoensis*, *Euthyneura zaitsevi*, *Iteaphila kubaniensis*, *I. caucasica*, *Wiedemannia caucasica*, *W. vaillanti*, *W. sinclairi*, *W. shamshevi*, *W. pseudovaillanti*, *W. kustovi*, *W. klausnitzeri*, *W. chvalai*, *Trichoclinocera grichanovi*, *Kowarzia schumanni*, *K. caucasica*,

Dolichocephala monae, *Hemerodromia illiesi*, *Anacrostichus* sp. 1., *Rhamphomyia tuberifemur*, *Rh. pseudopoissoni*, *Rh. kovalevi*, *Rh. teberdana*, *Rh. drahomirae*, *Rh. dombai*, *Rh. distincta*, *Rh. caucasica*, *Rh. basispinosa*, *Rh. azauensis*, *Empis azishtauensis*, *E. krasnodarensis*, *E. zinovjevae*, *E. zamotajlovi*, *E. teberdaensis*, *E. shamshevi*, *E. pseudoconcolor*, *E. ponti*, *E. pavli*, *E. kovalevi*, *E. grichanovi*, *E. assalemensis*, *E. annae*, *E. alanica*, *E. adzharica*, *E. xanthopoda*, *E. tenera*, *E. socrus*, *E. planti*, *E. pseudochioptera*, *E. ovchinnikovaе*, *E. mezitkhi*, *E. longiphallus*, *E. ladae*, *E. kamyshanovensis*, *E. hirta*, *E. hilariformis*, *E. hamatophallus*, *E. gladuni*, *E. doronicola*, *E. consobrina*, *E. cherkessica*, *E. caucasipennipes*, *E. caucasimontanus*, *E. caucasidecora*, *E. brendae*, *E. batumiensis*, *E. arkhyziensis*, *E. aceponti*, *E. abagoensis*, *E. yaroshenkoi*, *E. nagalevskii*, *E. kubaniensis*, *E. grootaerti*, *E. apicalis*, *E. afipsiensis*, *E. zachardai*, *E. candidata*, *E. ptilocnemis*, *E. sevanensis*, *E. basalis*, *Hilara pseguashae*, *H. mauroides*, *H. dzhantuganensis*, *H. caucasica*, *H. bartáki*, *H. azauensis*, *H. arkhyziensis*.

Кластер V включает всего 14 видов со средиземноморским распространением (рисунок 5.11). Группа ареалов «з» – Широкосредиземноморские. Представлена единственным видом *Crossopalpus aeneus*, обитающим во всем Средиземноморье, а также встречающимся в пограничных скифских и европейских неморальных провинциях и на Кавказе.

Группа ареалов «и» – Гесперийско-неморальные. Сюда входят 13 видов, распространенных в Западно- и Восточноевропейской провинциях Гесперийской области, в соседних провинциях Европейской неморальной области, на Кавказе и, иногда, в Передней Азии. Это приуроченные к области Древнего Средиземья *Wiedemannia fallaciosa* и *W. lota*, а также *Platypalpus vegrandis*, *Kowarzia plectrum*, *K. barbatula*, *Empis grisea*, *E. confusa*, *E. sericans*, *E. trigramma*, *Dolichocephala ocellata*, *Rhamphomyia flava*, *Rh. tibialis*, *Hilara allogastra* с западноевропейско-средиземноморско-евксинским типом ареала.

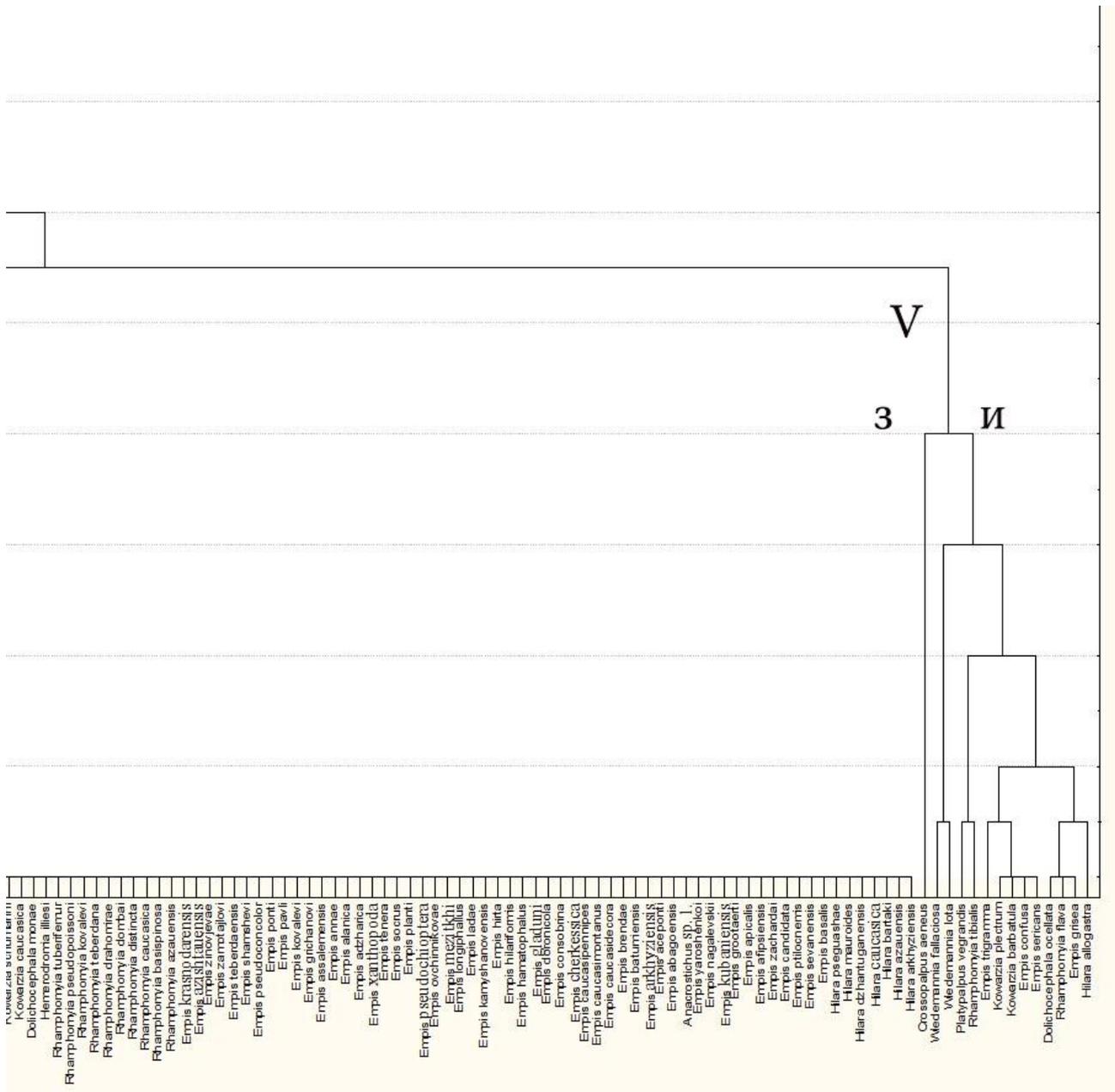


Рисунок 5.11 – Дендрограмма сходства видовых ареалов эмпидоидов Кавказа, кластер IV-V (по: Кустов, 2016).

Проведенный кластерный анализ позволил дифференцировать многообразие типов распространения кавказских эмпидоидов с различной степенью дробности. Первоначальное разделение всех видов по характеру их ареалов на 2 больших кластера, Бореально-неморальный и Неморально-субтропический, хорошо иллюстрирует общую структуру фауны Кавказа. Около трети обитающих здесь видов (98, или 37.3% от общего числа) обладают довольно 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 приводит к обособлению 5 кластеров, в свою очередь, распадающихся 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%). Соотношение различных групп ареалов в составе кавказской фауны эмпидоидных двукрылых проиллюстрировано на рисунке 5.12.

Проведенное нами исследование распространения кавказских эмпидоидов в пределах всей Палеарктики позволило сделать следующие предварительные заключения: (1) фауна Empididae, Nybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae является преимущественно европейской, со значительным участием в ее формировании автохтонных процессов; (2) эндемизм региональной фауны эмпидоидов чрезвычайно высок, достигая 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.

Уровень эндемизма кавказских эмпидоидов поистине уникален: общее количество эндемичных видов составляет здесь 120, то есть едва ли не половины всех видов, известных с Кавказа.

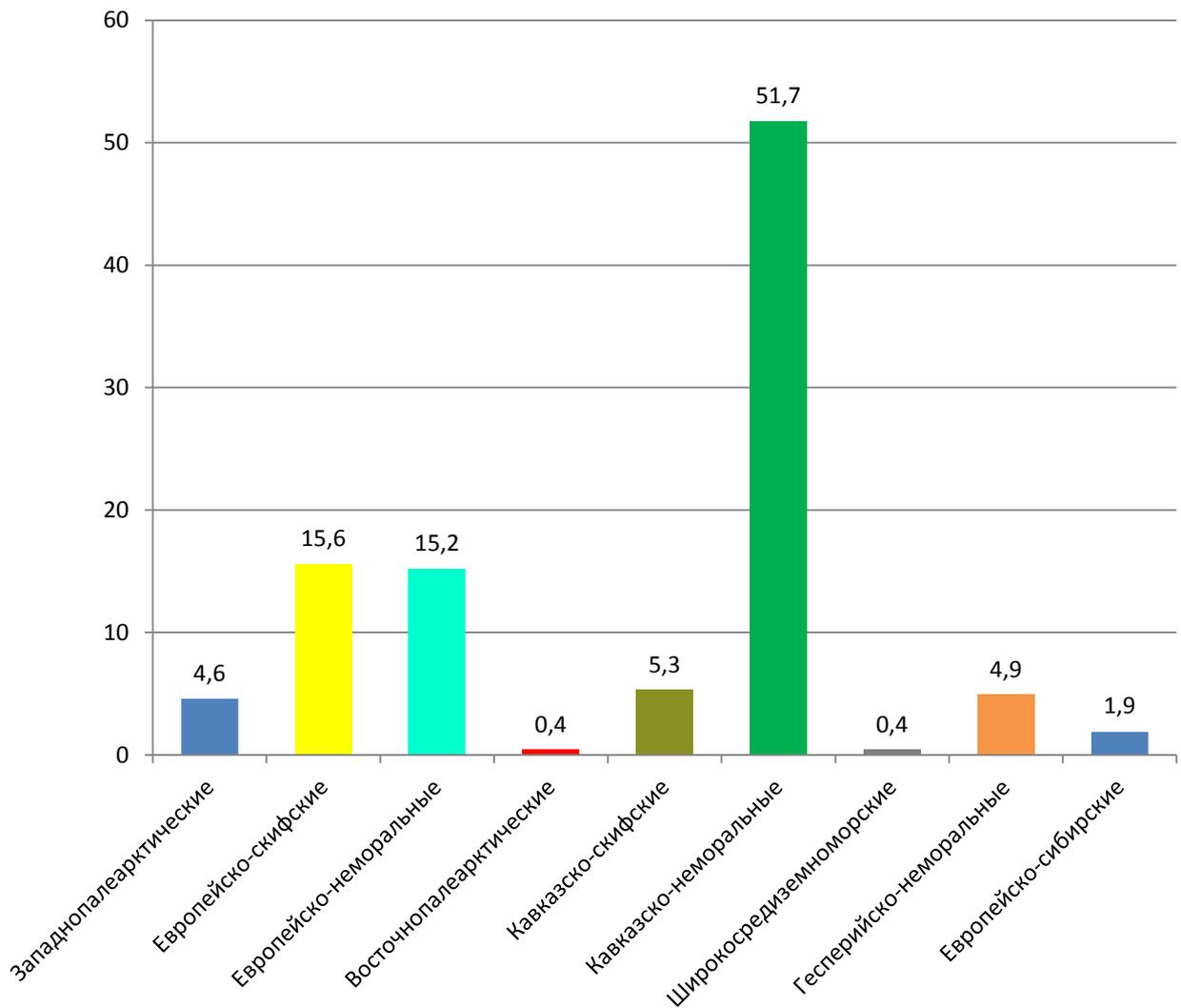


Рисунок 5.12 – Соотношение различных групп ареалов в сложении фауны эмпидоидов Кавказа (в %) (по: Кустов, 2016).

Впечатляет и разнообразие ареалов эндемичных видов, которых насчитывается 5 типов: евксинский (106 видов), причерноморский (6 видов), евксинско-причерноморский (1 вид), евксинско-куроараксинский (4 вида) и куроараксинский (3 вида). Соотношение типов ареалов всех эндемичных видов, обитающих в регионе, показано на рисунке 5.13. При этом абсолютное большинство эндемичных таксонов принадлежат к семейству Empididae – 93 вида (77,5 % от всех эндемичных таксонов), к Nybotidae относятся 25 видов

(21 %) и 2 вида (1,5 %) принадлежат к группе невыясненного систематического положения внутри Empidoidea (*Iteaphila*).

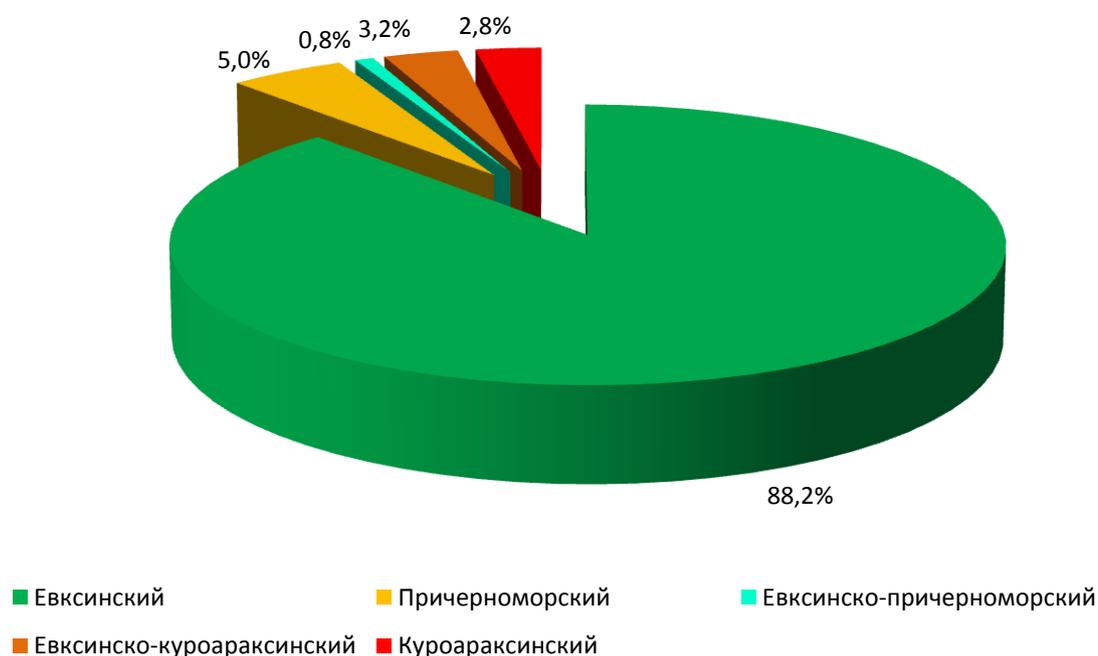


Рисунок 5.13 – Соотношение типов ареалов эндемичных видов эмпидоидов Кавказа (по: Кустов, 2016).

Высокий уровень и разнообразие типов ареалов эндемичных видов, безусловно, является следствием особого положения Кавказа в пределах Евразии, исторического развития этой горной страны и населяющей ее фауны, а также значительной степенью ее современной обособленности. Однако нами допускается возможность нахождения некоторых таксонов на соседних с Кавказом территориях (Турция, Иран) в будущем. Тем не менее, фактические данные проведенного хорологического анализа свидетельствуют о том, что Кавказ является одним из крупнейших центров видообразия и видообразования эмпидоидных двукрылых Палеарктики. Для дополнительного обоснования этого положения требуется провести более детальный анализ общего распространения некоторых таксонов родового ранга, с учетом не только кавказских, но и все известных для территории Палеарктики видов.

5.4 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидоидов на Кавказе и сопредельных территориях

Исследование распространения эмпидиодных двукрылых на Кавказе и прилегающих к нему территориях за счет проведенных собственных сборов, изучения данных коллекционных фондов и литературных источников, позволили провести сравнение локальных ареалов эмпидоидов в пределах региона и оценить уровень сходства-различия локальных региональных группировок.

Для выполнения этих задач 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.) изучено наиболее полно (Гладун, Кустов, 2015; Кустов, 2016; Кустов, Гладун, 2016, Kazerani et al., 2014) всего в анализе было задействовано 60 видов из этих подродов. Для сравнения был использован коэффициент Чекановского-Серенсена (Песенко, 1982).

К сравнению были привлечены следующие территории: п-ов Крым (степной Крым (СК) и горный Крым (ГК)), Предкавказье – равнинная степная зона (Западное (ЗП), Центральное (ЦП) и Восточное (ВП)), участки Большого Кавказа (Северо-Западный (ЗБК), Центральный (ЦБК), Восточный (ВБК)), Колхидская низменность (КН), Кура-Араксинская низменность (КАН), Малый Кавказ и Армянское нагорье (МКА), Талыш (ТАЛ). Встречаемость исследуемых таксонов в различных участках Кавказа и сопредельных территорий показаны в таблице 5.2.

Таблица 5.2 – Встречаемость таксонов рода *Empis* на Кавказе и сопредельных территориях

Вид	СК	ГК	ЗП	ЦП	ВП	ЗБК	ЦБК	ВБК	КН	КАН	МКА	ТАЛ
<i>Euempis</i>												
<i>E. basalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. calcarata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. pleurica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. sericans</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. sevanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. shushaensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. tessellata</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Pachymeria</i>												
<i>E. contigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. femorata</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. mediterranea</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>E. obscuripes</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. ptilocnemis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. subclavata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Polyblepharis</i>												
<i>E. albicans</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. azerbaijanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. candidata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>E. crassa</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>E. dedecor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. eumera</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. eversmanni</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. engeli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. fallax</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. haemi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. skufini</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. soror</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. spirifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. talyshensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>E. zachardai</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Kritempis</i>												
<i>E. livida</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptempis</i>												
<i>E. afipsiensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>E. apicalis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>E. confusa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. grisea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. grootaerti</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>E. euxinus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>E. kubaniensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>E. nagalevskii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>E. tatyanae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>E. yaroshenkoi</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

Продолжение таблицы

<i>Xanthempis</i>												
<i>E. adriani</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>E. adzharica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. alanica</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>E. annae</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>E. assalemensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>E. caucasica</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>E. grichanovi</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>E. kovalevi</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>E. pavli</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>E. ponti</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>E. pseudoconcolor</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>E. shamshevi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. stercorea</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>E. subscutellata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. oxilara</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. teberdaensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>E. zamotajlovi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. zinovjevae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lissemipis</i>												
<i>E. azishtauensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. guilanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>E. krasnodarensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Всего	3	8	3	3	1	31	19	15	7	1	15	3

Число зарегистрированных таксонов из оцениваемых подродов, обитающих в различных частях Кавказа и сопредельных с ним территориях, различно. В связи с тем, что эмпииды на Кавказе – преимущественно горная неморальная группа, большинство видов характерны именно для горнолесных сообществ.

Их качественный состав в равнинных участках рельефа, в более засушливых степных и полупустынных сообществах существенно ниже. Так, максимальным разнообразием характеризуются группировки эмписов различных частей Большого Кавказа: западной (31 вид), центральной (19 видов) и восточной (15 видов). Также 15 видов отмечены для территорий Малого Кавказа и Армянского нагорья, тесно связанных друг с другом. Меньшее количество видов демонстрирует горный Крым (8 видов). При этом все участки равнинных степных сообществ характеризуются низким

разнообразием эмписов (1-3 вида), единственный вид отмечен для Куро-Араксинской низменности, характеризующейся доминированием полупустынных ландшафтов (1 вид), лишь 3 вида известны с Талышских гор. В то же время в Колхидской низменности, характеризующейся субтропическим климатом, отмечено 7 видов эмписов из исследуемых подвидов. Результаты вычисления фаунистического сходства приведены в таблице 3.

Таблица 5.3 – Матрица мер сходства группировок

Станции	СК	ГК	ЗП	ЦП	ВП	ЗБК	ЦБК	ВБК	КН	КАН	МКА	ТАЛ
СК	1,00											
ГК	0,00	1,00										
ЗП	0,50	0,00	1,00									
ЦП	0,50	0,00	0,50	1,00								
ВП	0,33	0,00	0,33	0,33	1,00							
ЗБК	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	1,00						
ЦБК	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,38	1,00					
ВБК	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,21	0,32	1,00				
КН	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	0,32	0,15	1,00			
КАН	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	1,00		
МКА	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,15	0,21	0,08	0,11	1,00	
ТАЛ	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	1,00

На основании расчета показателей матрицы и кластеризации методом среднего присоединения, была построена дендрограмма сходства фаунистических группировок анализируемых территорий (рисунок 5.14). Анализ данных продемонстрировал, что максимальным сходством характеризуются фаунистические группировки эмписов степной части Кавказа и Крыма. Так, абсолютное сходство (0.5 условных единиц), показали степной Крым и степное Предкавказье (Западное и Центральное) по распространению совместно обитающих здесь *E. (Polyblepharis) skufini*, *E. albicans* и *E. eumera*.

Одновременно, в данных ландшафтах не встречаются «горные» виды эмписов, достигающих высокого разнообразия в горнолесных сообществах. С несколько меньшим сходством (0.33 условных единиц) к данной группировке присоединяется Восточное Предкавказье, на территории которого до настоящего времени известно обитание только одного степного вида – *E. (Polyblepharis) eumera*. Во многом Восточное Предкавказье является продолжением степных экосистем Северного Предкавказья в целом, однако характеризуется более аридными условиями. Вероятно, поимки здесь других видов «степных» эмписов подрода *Polyblepharis*, станут возможными при проведении более тщательных исследований.

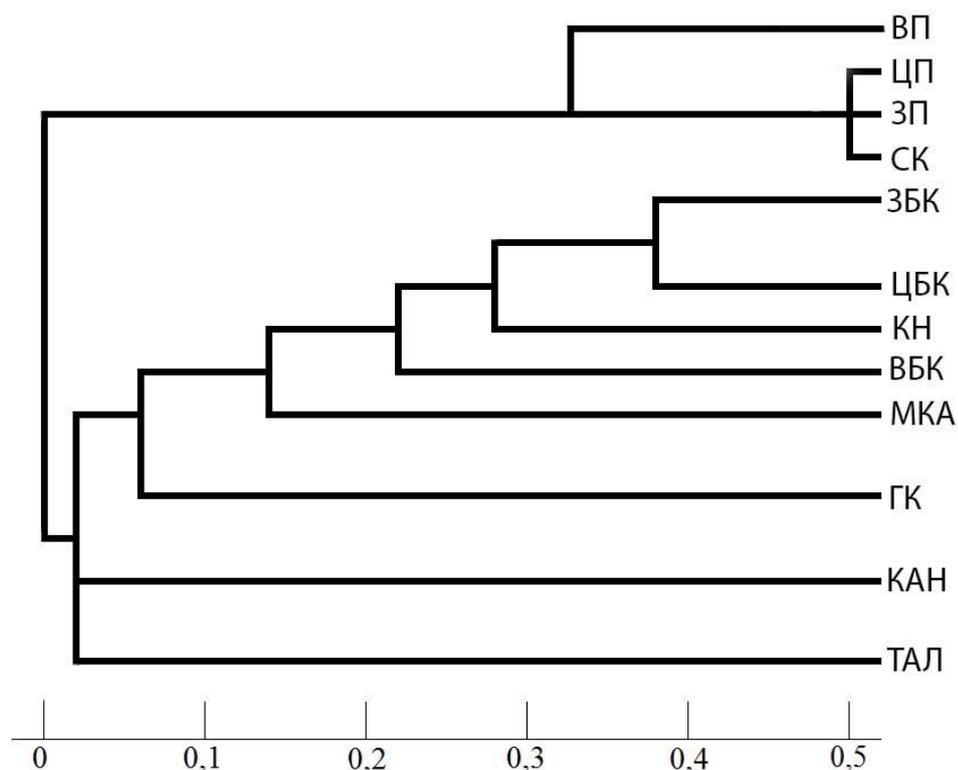


Рисунок 5.14 – Дендрограмма фаунистического сходства группировок исследуемых таксонов, обитающих в различных частях Кавказа и на сопредельных территориях.

Все остальные группировки видов кластеризовались в следующий кластер с различным уровнем сходства. Значительную общность (0.38

условных единиц) продемонстрировали группировки эмписов Северо-Западного и Центрального Кавказа. К этому тандему последовательно присоединились близкие группировки эмписов Западного Закавказья (Колхидской низменности) (0.28 условных единиц) и Восточного Кавказа (0.23 условных единицы). При этом показательно, что в пределах Большого Кавказа его восточная часть продемонстрировала меньшую меру сходства, чем низкогорная часть Западного Закавказья.

Более значительные различия с населением эмписов Большого Кавказа и Западного Закавказья показала группировка видов горных систем Малого Кавказа и Армянского нагорья (0.14 условных единиц). С весьма низкой общностью происходит кластеризация перечисленных выше группировок с горным Крымом (0.07 условных единиц), при этом сходство населения эмписов горного Крыма проявило больше черт сходства с более аридной восточной частью Большого Кавказа, несмотря на территориальную близость с западной частью. Самую низкую меру сходства показали немногочисленные группировки эмписов востока Закавказья: Куро-Араксинской низменности и Талыша (0.03 условных единицы).

В целом, анализ уровня сходства группировок эмписов Кавказа и сопредельных с ним территорий, позволил разделить исследуемую поверхность суши на пять участков (толстые границы), внутри некоторых обозначены территории с большими различиями (тонкие границы).

1. Равнинный степной Крым и степное Предкавказье (уровень сходства от 0.33 условных единицы). Внутри участка Восточное Предкавказье характеризуется более значительными различиями.

2. Большой Кавказ и Колхидская низменность (от 0.23 условных единиц). В составе участка восточная часть Большого Кавказа более самобытна.

3. Малый Кавказ и Армянское нагорье (от 0.14 условных единиц).

4. Горный Крым (от 0.07 условных единиц).

5. Талыш и Куро-Араксинская низменность (по 0.03 условных единицы). Данное схематическое разделение иллюстрирует рисунок 5.15.

Таким образом, анализ локального распространения 60 видов мух рода *Empis* продемонстрировал, что их распределение на Кавказе неоднородно, однако еще большие различия показали сопредельные с ним территории. Распространение видов на различных участках Кавказа в целом, совпадает со схемой биогеографического районирования Палеарктики (в части Кавказа), предложенной А.Ф. Емельяновым (1974).



Рисунок 5.15 – Картина распространения эмпидид рода *Empis* на Кавказе и сопредельных с ним территориях.

Так, наиболее значительные различия в таксономическом составе населения различных зон, локальном распространении, динамике сезонной активности, наблюдаются между равнинной и горной частью. Граница провинций в схеме биогеографического районирования А.Ф. Емельянова (1974) на Северном Кавказе: Евксинской горной Неморальной области и Причерноморской равнинной Скифской области, проходит по отрогу северного макросклона Большого Кавказского хребта, что в целом соответствует наблюдаемым нами различиям. Выделенный нами участок

равнинного степного Крыма и степное Предкавказья соответствует указанной границе Скифской и Европейской Неморальной областей. Выделенный нами участок Большого Кавказа и Колхидской низменности, вместе с Малым Кавказом и севером Армянского нагорья, в целом лежит в пределах границ Европейской Неморальной области, предложенных А.Ф. Емельяновым. Граница провинций в Закавказье – Евксинской горной Неморальной области и Куроараксинской Сетийской области также соответствует наблюдаемому распространению видов, выделяемых в четвертую группу – Талыш и Куро-Араксинская низменность.

В целом соответствуя и особенностям распространения эмписов, схема А.Ф. Емельянова, не везде одинаково согласуется с нашими данными. Так, наиболее значимое различие отмечено на западной границе Евксинской горной и Причерноморской равнинной провинций – мы считаем, что разграничение здесь должно проходить по самым крайне западным отрогам Большого Кавказского хребта, там, где начинаются лесные ландшафты, от линии Большой Утриш-Сукко, в то время как имеющаяся граница проходит примерно на 100 км восточнее, в районе Туапсе, при этом к Причерноморской равнинной провинции Скифской области отнесен значительный участок горных лесов, бесспорно относящийся к Европейской неморальной области. Кроме этого, в корректировке нуждается граница горного Крыма, территория которого существенно превосходит ту, что предлагается на карте районирования Палеарктики. На наш взгляд и границы Куроараксинской провинции должны быть смещены к востоку, а сама ее территория уменьшена.

5.5 Особенности распространения некоторых таксонов эмпидаидов в Палеарктике

Чтобы сформулировать аргументированный ответ на вопрос о том, является ли действительно Кавказ одним из центров видового разнообразия и видообразования на территории Палеарктики, нами были предприняты

попытки проанализировать распространение некоторых четко обособленных таксонов эмпидоидов подродового и родового уровней. В этой работе исследование вопроса об уникальности фауны Кавказа проводилось не в направлении от видового разнообразия региона, а в направлении изучения глобального распространения какого-либо таксона и доли автохтонов в его сложении в различных регионах.

В качестве критериев отбора таксонов для дальнейшего анализа были определены их хорошая изученность в Палеарктике и широкая представленность в фауне Кавказа. Крупные, но сложные в таксономическом отношении и фрагментарно исследованные роды и подроды, такие как *Platypalpus* (Hybotidae) или *Hilara* (Empididae), в составе которых за последнее время были описаны десятки новых для науки видов, не анализировались. Нами были выбраны небольшие, хорошо узнаваемые таксоны, видовой состав которых на Кавказе более или менее выяснен и, по крайней мере, «стабилизировался»; это два подрода эмпидид рода *Empis* (*Leptempis* и *Xanthempis*), а также род *Hybos* (Hybotidae). Для каждого из них был проведен тщательный анализ распространения всех видов на территории Палеарктики в целях определения центров видового разнообразия и возможных центров видообразования. Результаты таких исследований были опубликованы нами в нескольких статьях (Кустов, 2012а, 2013б; Shamshev et al., 2014, 2015). Ниже последовательно приводятся расширенные доводы в пользу определения Кавказа как одного из крупных фауногенетических центров в Палеарктике.

Подрод *Leptempis* рода *Empis* является морфологически специализированной группой (Chvála, 1994) в составе трибы Empidini подсемейства Empidinae и эндемичен для Западной Палеарктики. Большинство – крупные стройные мухи 5-10 мм; цвет тела от полностью черного, до полностью желтого; скутум среднегруди обычно имеет четкие продольные полосы; крылья длинные, широкие, часто пятнистые, что, в сочетании с другими признакам, дает внешнее сходство с видами семейства

Rhagionidae. Он насчитывает 37 видов, из которых 10 известны только с Кавказа (Shamshev, Kustov, 2007; Гладун, Кустов, 2011; Кустов, Шамшев, 2011б).

По совокупности морфологических признаков подрод *Leptempis* разделяется на 4 комплекса видов: Комплекс *maculata* (11 видов) – *Empis adusta*, *E. affinis*, *E. afipsiensis*, *E. confusa*, *E. gaigeri*, *E. macra*, *E. maculata*, *E. rava*, *E. tatyanae*, *E. variegata* и *E. apicalis*.

Комплекс *dimidiata* (7 видов) – *Empis alpina*, *E. dimidiata*, *E. discolor*, *E. divisa*, *E. mesogramma*, *E. nagalevskii* и *E. yaroshenkoi*. Комплекс *grisea* (5 видов) – *Empis flavitarsis*, *E. grisea*, *E. grootaerti*, *E. kubaniensis* и *E. pteropoda*. Комплекс *rustica* (14 видов) – *Empis abdominalis*, *E. cognata*, *E. euxinus*, *E. lamellata*, *E. lamellimmanis*, *E. lindneri*, *E. meridionalis*, *E. multispina*, *E. nigricans*, *E. pandellei*, *E. rustica*, *E. sinuosa*, *E. spitzeri* и *E. trunca*.

Для создания общей картины распространения *Leptempis* был проведён ареалогический анализ с использованием самых современных сведений о распространении каждого вида (Chvála, Wagner, 1989; Daugeron, 1999; Shamshev, Kustov, 2007; Гладун, Кустов, 2011; Кустов, Шамшев, 2011б), основанный на схеме общего зоогеографического районирования Палеарктики А.Ф. Емельянова (1974). При сравнении ареалов была проведена кластеризация групп видов по сходству их распространения, и анализ получившихся кластеров при разрезе по уровню связи 80 показал шесть чётко обособленных элементарных фаун (рисунок 5.16), часть которых, несомненно, являются центрами не только распространения, но и видообразования таксона, т.е. фаунистическими центрами (Кустов, 2012а).

Центральноевропейско-северосредиземноморская элементарная фауна включает 6 видов, совместно обитающих на территории Среднеевропейской, Латинской и Эгейской провинций, хотя они могут быть распространены и в других провинциях Европейской неморальной области. В ней выделяются 4 вида с среднеевропейско-латинско-эгейскими ареалами (*Empis adusta*, *E. maculata*, *E. flavitarsis* и *E. mesogramma*) и 2 вида с более широкими ареалами

(*Empis grisea* и *E. rustica*). Примечательно, что в составе этой небогатой видами элементарной фауны присутствуют представители трех из четырёх видовых комплексов *Leptempis* (*grisea*, *rustica* и *maculata*).

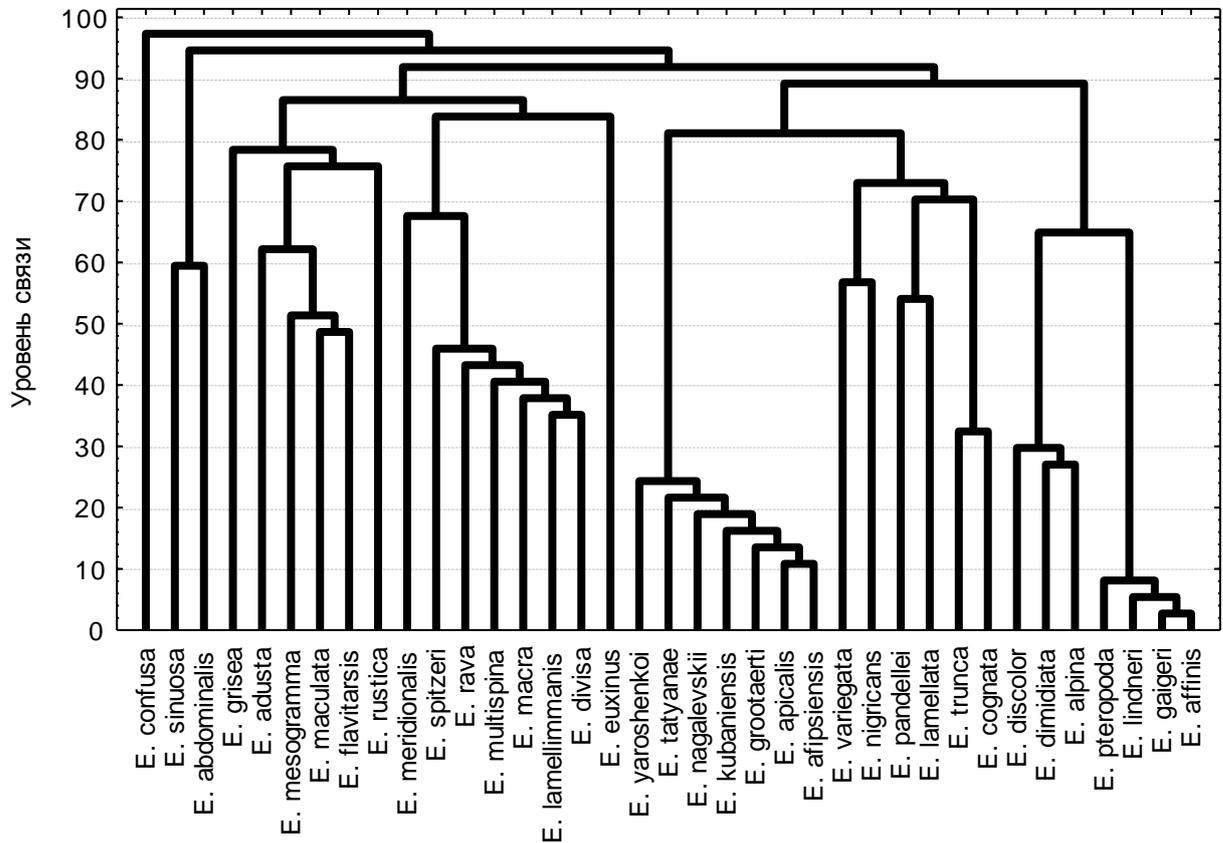


Рисунок 5.16 – Дендрограмма сходства видовых ареалов *Leptempis* Палеарктики (по: Кустов, 2012).

Эгейская элементарная фауна объединяет 7 видов, населяющих преимущественно Эгейскую провинцию Гесперийской области. Для нее свойственна высокая степень автохтонности – 6 из 7 видов являются её эндемиками (*Empis rava*, *E. spitzeri*, *E. multispina*, *E. macra*, *E. lamellimmanis* и *E. divisa*), а *E. meridionalis* населяет также и Средне европейскую провинцию. Большинство представленных в ней видов (4) относятся к комплексу *rustica*.

Иберийская элементарная фауна включает только 2 вида, эндемичные для Иберийской провинции Гесперийской области – *Empis abdominalis* и *E. sinuosa*; оба они относятся к комплексу *rustica*.

Латинская элементарная фауна представлена 7 видами, из которых 4 являются эндемиками Латинской провинции Гесперийской области – *Empis affinis*, *E. gaigeri*, *E. lindneri* и *E. pteropoda*. Еще 3 вида, *E. alpina*, *E. dimidiata* и *E. discolor*, обитают также в Среднеевропейской провинции Европейской неморальной области, все они принадлежат к комплексу *dimidiata*.

Кавказскую элементарную фауну составляют 7 чётко обособленных эндемичных видов – *Empis grootaerti*, *E. kubaniensis*, *E. afipsiensis*, *E. nagalevskii*, *E. yaroshenkoi*, *E. tatyanae* и *E. apicalis*. Обращает на себя внимание отсутствие среди них представителей комплекса *rustica*, за исключением обитающего здесь *E. euxinus*, распространение которого охватывает Эгейскую провинцию Гесперийской области. По-видимому, этот вид имеет восточномедиземноморское происхождение, хотя и описан с Западного Кавказа (Кустов, Шамшев, 2011б).

Европейская элементарная фауна объединяет 6 видов, обитающих только в Европейской неморальной области. В Среднеевропейской провинции это *Empis cognata* и *E. trunca*, в Западноевропейской – *E. lamellata* и *E. pandellei*, а в пределах нескольких европейских провинций распространены центральноевропейские *E. nigricans* и *E. variegata*.

Показательно, что все виды, кроме *E. variegata*, принадлежат к комплексу *rustica*. Несколько обособленно стоит вид *E. confusa*, что объясняется его весьма широким полизональным распространением в пределах Западной Палеарктики.

Интересным представляется вопрос о соответствии выделяемых морфологических комплексов *Leptempis* типам распространения слагающих их видов. Достаточно чёткая закономерность распределения просматривается у видов комплекса *dimidiata*, поскольку все они обитают в Среднеевропейской, Латинской, Эгейской и Кавказской провинциях и имеют, кроме 2 кавказских видов, смешанные ареалы, охватывающие Альпы, Апеннины и Балканы; при этом большая часть их ареалов лежит в пределах Центральной Европы, а на юг все, кроме одного эгейского вида, заходят

лишь краем ареала. Такое распространение может свидетельствовать о среднеевропейском происхождении представителей данного комплекса. Ареалы большинства видов комплекса *grisea* связаны преимущественно с Балканами, Кавказом и Апеннинскими и ограничены провинциями Европейской неморальной области. Распространение видов наиболее разнообразного комплекса *rustica* почти полностью ограничено пределами Центральной Европы, а Европейская элементарная фауна сформирована почти полностью за счёт именно его видов. Впрочем, 4 вида являются эндемиками Иберийской, Латинской и Эгейской провинций Гесперийской области.

Виды комплекса *maculata* распространены преимущественно в Латинской, Эгейской и Кавказской провинциях и в основном являются для них автохтонными.

Учитывая вышеизложенное, можно предположить, что центр формирования подрода *Leptempis* располагался на стыке Среднеевропейской, Латинской и Эгейской провинций. В дальнейшей истории подрода произошло его разделение на северную и южную ветвь. Виды северной ветви, преимущественно из комплексов *rustica* и *dimidiata*, широко распространились по провинциям Европейской неморальной области, а виды южной ветви из комплексов *maculata* и *grisea* заселили северосредиземноморские провинции Гесперийской области. Проникновение представителей подрода на Кавказ, находящийся в относительном отдалении от центра его формирования, очевидно, происходило как с севера, так и с юга, однако большая часть кавказских видов эндемичны и относятся к южной ветви.

Анализ состава элементарных фаун, включающий оценку видового разнообразия и доли автохтонных видов, позволил выделить для подрода *Leptempis* 5 четких центров видообразования: Среднеевропейский, Иберийский, Латинский, Эгейский и Кавказский (рисунок 5.17). Наиболее самобытным является Кавказский центр видообразования: 7 из 11

обитающих здесь видов (64%) являются его эндемиками. Эгейский центр видообразования также отличается высоким уровнем эндемизма – 6 из 16 обитающих здесь видов (38%) автохтонны. Латинский центр видообразования насчитывает 4 эндемичных вида из 16 (25 %). Среднеевропейский и Иберийский центры видообразования имеют по 2 эндемичных вида.

Таким образом, исходя из данных о современном распространении видов подрода *Leptempis*, можно утверждать, что Кавказ является важным центром его видообразования и характеризуется высокой степенью автохтонностью своей фауны.

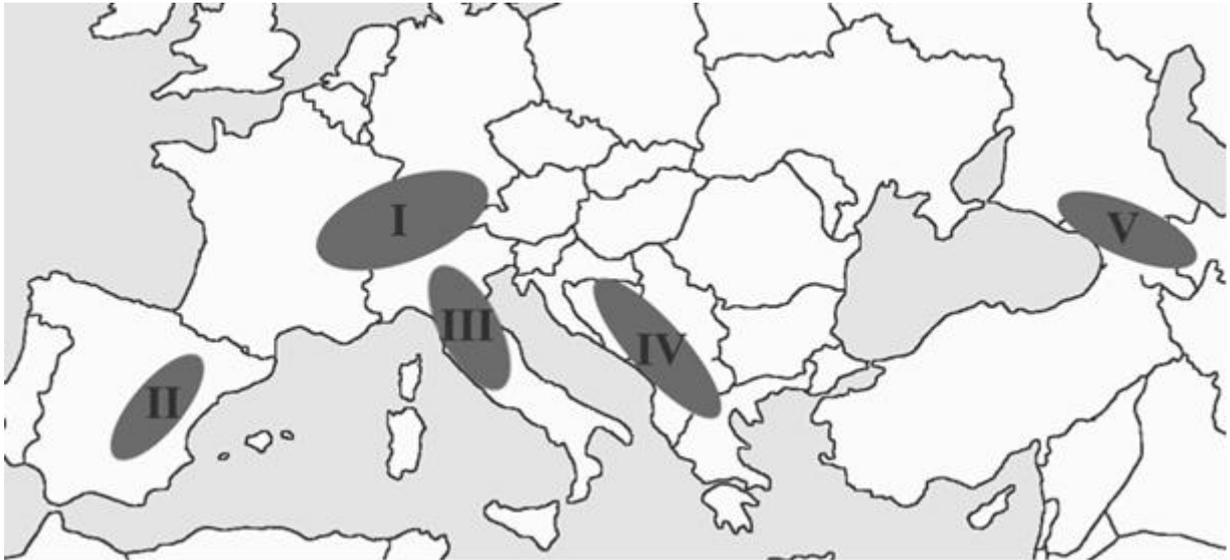


Рисунок 5.17 – Вероятные центры видообразования в подрode *Leptempis*: I – Среднеевропейский, II – Иберийский; III – Латинский; IV – Эгейский; V – Кавказский (по: Кустов, 2016).

Подрод *Xanthempis* рода *Empis* также является морфологически весьма специализированной группой трибы Empidini подсемейства Empidinae, обладающей еще и характерными особенностями биологии и этологии – в отличие от других представителей рода, копуляция у них происходит на поверхности различных субстратов (отсутствует роение), а у имаго на

протяжении всей жизни наблюдается смешанное питание. Представители подрода известны только из пределов Палеарктики, где в настоящее время насчитывается 60 видов. Региональные фауны насчитывают разное количество видов; 34 вида известны из Европы, 18 – с Кавказа, 3 – из Северной Африки (Атласские горы), 3 – из Восточной Сибири, 3 – с Дальнего Востока, а 2 вида обитают в Японии. На территории России отмечено 22 вида.

Виды *Xanthempis* могут быть разделены на три группы: *scutellata*, *lutea* и *stercorea* (Chvála, 1996a). Для выяснения закономерностей региональной дифференцировки фауны был проведён ареалогический анализ с использованием современных сведений о распространении каждого вида (Chvála, 1996a; Shamshev, 1998; Daugeron, 2000; Шамшев, Кустов, 2006; Шамшев, Кустов, 2008; Кустов и др., 2009; Гладун, Кустов, 2011; Кустов, 2011a; Chvála, 2013). Кластеризация видов по сходству их распространения в различных провинциях Палеарктики позволила выявить несколько обособленных элементарных фаун подрода, сгруппированных по зоогеографическим областям (Кустов, 2013б) (рисунок 5.18).

С Европейской неморальной областью связаны 3 элементарные фауны – Среднеевропейская (альпийская), Евксинская (кавказско-крымская) и Пиренейская.

Максимальное представительство подрод *Xanthempis* имеет в Среднеевропейской элементарной фауне, насчитывающей 22 вида. Среди них 10 видов (46%) эндемичны для одноименной провинции, причём 9 отмечены только на территории горной системы Альп. Это *Empis albifrons*, *E. aequalis*, *E. lagoensis*, *E. laeta*, *E. loewiana*, *E. matilei*, *E. unistriata*, *E. rohaceki*, *E. styriaca* и *E. pseudosemicinerea*. Остальные встречающиеся здесь виды (*E. concolor*, *E. scutellata*, *E. semicinerea*, *E. testacea*, *E. stercorea*, *E. aemula*, *E. univittata*, *E. laetabilis*, *E. lutea*, *E. punctata*, *E. trigramma*, *E. digramma*) распространены значительно шире.

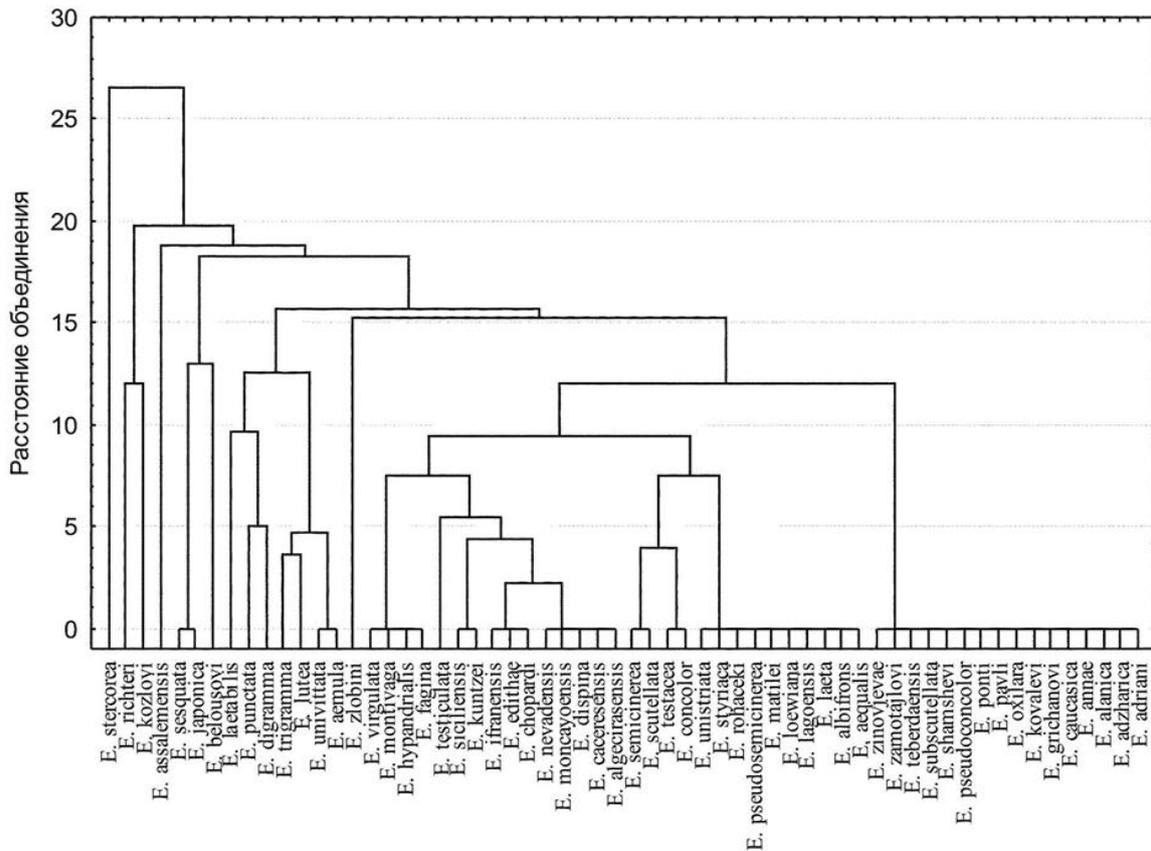


Рисунок 5.18 – Дендрограмма сходства видовых ареалов подрода *Xanthempis* Палеарктики (по: Кустов, 2013б).

Евксинская (кавказско-крымская) элементарная фауна насчитывает 16 видов, из которых 14 являются эндемичными для Кавказа и 2 – для Крыма (*Empis adriani*, *E. adzharica*, *E. alanica*, *E. annae*, *E. assalemensis*, *E. caucasica*, *E. grichanovi*, *E. kovalevi*, *E. oxilara*, *E. pavli*, *E. ponti*, *E. pseudoconcolor*, *E. zinovjevae*, *E. stercorea*, *E. subscutellata*, *E. teberdaensis*, *E. zamotajlovi* и *E. shamshevi*). При этом только 1 вид подрода, известный из Евксинской провинции (*E. stercorea*), встречается в других провинциях Палеарктики. Столь высокий уровень эндемизма, достигающий 94%, указывает на глубокую самобытность евксинской фауны. Несколько обособленное положение занимает здесь вид *E. assalemensis* из юго-восточной части

Кавказа, относящейся к Куроараксинской провинции Сетийской области, однако его евксинское происхождение не вызывает сомнений.

Пиренейская элементарная фауна включает 4 эндемичных вида (*Empis virgulata*, *E. hypandrialis*, *E. montivaga* и *E. fagina*), характерных только для одноименной горной системы Западноевропейской провинции. Кроме того, здесь обитают ещё 9 видов, широко распространенных в Европе (*E. trigramma*, *E. digramma*, *E. lutea*, *E. punctata*, *E. scutellata*, *E. semicinerea*, *E. testacea*, *E. stercorea* и *E. concolor*).

Таким образом, эндемизм этой фауны также довольно высок (31%).

Пиренейская фауна является в известной степени переходной между фаунами двух областей Палеарктики – Европейской неморальной и Гесперийской. По всей видимости, заселение видами *Xanthempis* Западного Средиземноморья происходило из Европы через горную систему Пиренеев, о чем косвенно свидетельствует общее снижение видового разнообразия при движении с севера на юг в направлении Атласских гор, где проходит юго-западная граница ареала подрода.

Таким образом, в Европейской неморальной области подрод *Xanthempis* представлен 42 видами, из которых 30 (71%) являются её эндемиками.

Еще 3 элементарные фауны связаны с Гесперийской областью: Иберийская, Атласская и Латино-эгейская.

Иберийская элементарная фауна насчитывает 5 эндемичных видов, распространение которых связано с Иберийскими горами и Центральной Кордильерой (*Empis nevadensis*, *E. caceresensis*, *E. dispina*, *E. moncayoensis* и *E. algecirasensis*). Здесь же обитают еще 4 вида, широко распространённых на территории Западной и Центральной Европы (*E. concolor*, *E. trigramma*, *E. testacea* и *E. lutea*). Всего в составе данной фауны насчитывается 9 видов *Xanthempis*, а уровень эндемизма составляет 56%.

Атласская элементарная фауна представлена всего лишь 3 эндемичными видами, обитающими в Атласских горах на территории Марокко – *Empis ifranensis*, *E. edithae* и *E. chopardi*.

Латинско-эгейская элементарная фауна сформирована в основном широко распространёнными в Европе видами (*Empis trigramma*, *E. stercorea*, *E. semicinerea*, *E. punctata*, *E. scutellata*, *E. lutea*, *E. digramma*) и включает только 3 эндемичных вида, встречающихся изолированно на островах Средиземного моря: *E. siciliensis* на Сицилии, *E. kuntzei* на Корсике и *E. testiculata* на о. Крит.

В целом, фауна Гесперийской области представлена 19 видами, из которых 11 (58%) являются её эндемиками.

В Бореальной области Палеарктики выделяются две малочисленные элементарные фауны *Xanthempis*: Якутская и Приморско-японская. Всего в Восточной Палеарктике известно лишь 7 видов, причём 6 из них являются эндемичными.

Якутская элементарная фауна представлена 3 видами (*Empis stercorea*, *E. kozlovi* и *E. richteri*), встречающимися в пределах Якутской и Витимской провинций Бореальной области; два из них являются эндемичными.

Приморско-японская элементарная фауна насчитывает 4 вида (*Empis sesquata*, *E. zlobini*, *E. japonica*, *E. belousovi*), обитающих на территории Восточноохотской и Северояпонской провинций; все они эндемичные.

Показательным, на наш взгляд, является возрастание доли эндемичных видов на границах ареала подрода *Xanthempis*. Полностью эндемичны Атласская (юго-западная часть ареала) и Приморско-японская (восточная часть ареала) элементарные фауны. Высок эндемизм и одной из самых южных, Евксинской элементарной фауны (94%). Наименьшим эндемизмом (46%) характеризуется Среднеевропейская элементарная фауна, однако именно она, по-видимому, связана с центром возникновения подрода, поскольку насчитывает максимальное число видов на относительно

небольшой территории, многие из которых имеют ареалы, охватывающие и соседние со Среднеевропейской провинции Палеарктики.

Анализ состава выявленных элементарных фаун позволяет заключить, что виды *Xanthempis* тяготеют к горным системам, включая Альпы, Кавказ, Пиренеи, Иберийские и Большой Атлас; при этом более или менее равномерное распространение их в северной части ареала подрода сменяется «полидизъюнктивностью» на его южных границах. Интересно отметить, что представители подрода пока не найдены в Средней Азии, даже в ее горной части. По результатам проведенного исследования можно выделить четыре центра видообразования таксона в Палеарктике (рисунок 5.19).

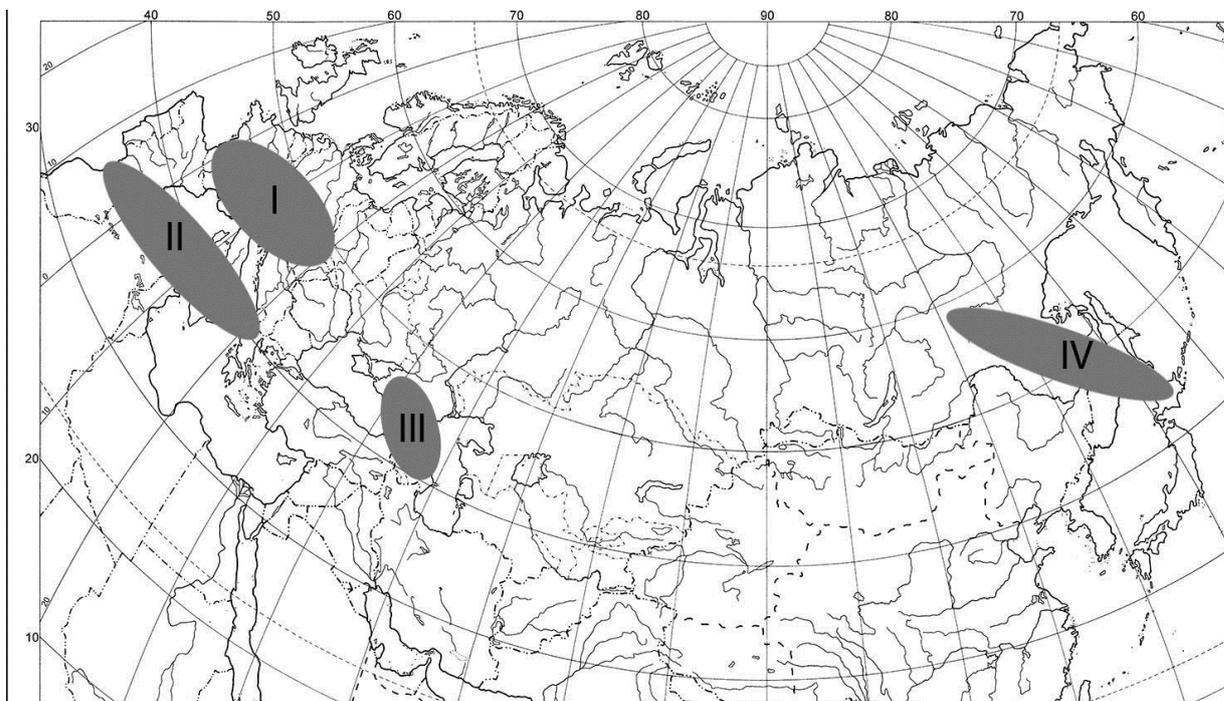


Рисунок 5.19 – Вероятные центры видообразования в подрode *Xanthempis*: I – Альпийский, II – Западномедиземноморский; III – Кавказский; IV – Якутско-приморский (по: Кустов, 2016).

Альпийский центр является самым крупным и, очевидно, совпадает с областью происхождения подрода *Xanthempis*. В настоящее время он населён как неэндемичными, так и более древними, широко расселившимися

видами. Кавказский центр также крупный, но явно молодой и заселён почти исключительно неэндемиками. Западномедиземноморский центр относительно невелик и распадается на несколько участков локального видообразования: пиренейский, иберийский, атласский и латинский. Якутско-приморский центр также небогат видами, но занимает весьма значительную площадь и распадается на два участка – якутский (восточносибирский) и приморско-японский.

Эндемизм видов *Xanthempis* из Евксинской горной провинции, который составляет 94%, свидетельствует о глубокой самобытности кавказских видов. Такая картина, на наш взгляд, служит четкой иллюстрацией утверждения о том, что Кавказ служит не только центром видообразования, но и крупным центром видообразования таксона.

Род *Hybos* имеет всеевропейское распространение и включает 217 видов, около 80% которых известны из Ориентального царства (Yang, Yang, 2004; Yang et al., 2007; Plant, 2013; Shamshev et al., 2013; Li et al., 2014; Wang, Yang, 2014). На территории Палеарктики до сих пор зарегистрированы всего 23 вида, а для Европы отмечены лишь 4 вида. В умеренном поясе представители рода являются обитателями затененных лесных местообитаний, где они довольно обычны и замещают ктырей, предпочитающих сухие открытые пространства. 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 (*Hybos culiciformis*, *H. femoratus* и *H. grossipes*) известны по многочисленным находкам из разных регионов Европы. По нашим данным, ареал *H. culiciformis* ограничен на востоке Уральскими горами, *H. femoratus* распространен вплоть до центральной Монголии, и только *H. grossipes* имеет транспалеарктический ареал, проникая даже в пределы Ориентального царства; при этом лишь *H. femoratus* встречается на Кавказе. Остальные виды имеют узкие ареалы; *Hybos andradei* встречается в Португалии, *H.*

fulvitorsatus в Италии, *H. mediasiaticus* в Кыргызстане и Таджикистане, *H. striatellus* в Алжире. Только в пределах Кавказа отмечен и *H. vagans*.

Восточно-Азиатский комплекс включает 18 видов, из которых 16 (*Hybos arctus*, *H. aurifer*, *H. caesariatus*, *H. emeishanus*, *H. hubeiensis*, *H. japonicus*, *H. jilinensis*, *H. joneensis*, *H. liupanshanus*, *H. qinlingensis*, *H. saigusai*, *H. tibialis*, *H. wudanganus*, *H. xanthomelas*, *H. xii*, *H. zlobini*) обитают на Дальнем Востоке России, в Китае, Японии и сопредельных районах Ориентальной области, а 2 (*H. femoratus* и *H. grossipes*) распространены и далеко на западе.

Таким образом, ареал рода *Hybos* имеет выраженную амфипалеарктическую дизъюнкцию, которую преодолевают лишь два вида, *H. femoratus* и *H. grossipes*. Такая дизъюнкция характерна для обитателей неморальных лесов, какими и являются виды этого рода. Немногочисленные находки их в степной зоне ограничены локальными лесными участками, расположенными вдоль русел рек.

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 (рисунок 5.20).

Такая ситуация в целом согласуется с распространением двух других, описанных ранее таксонов – *Xanthempis* и *Leptempis* и в целом может свидетельствовать о территории Кавказа как о центре видообразования эмпидоидов.

Исследование глобального распространения отдельных таксонов подродового и родового уровня 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.

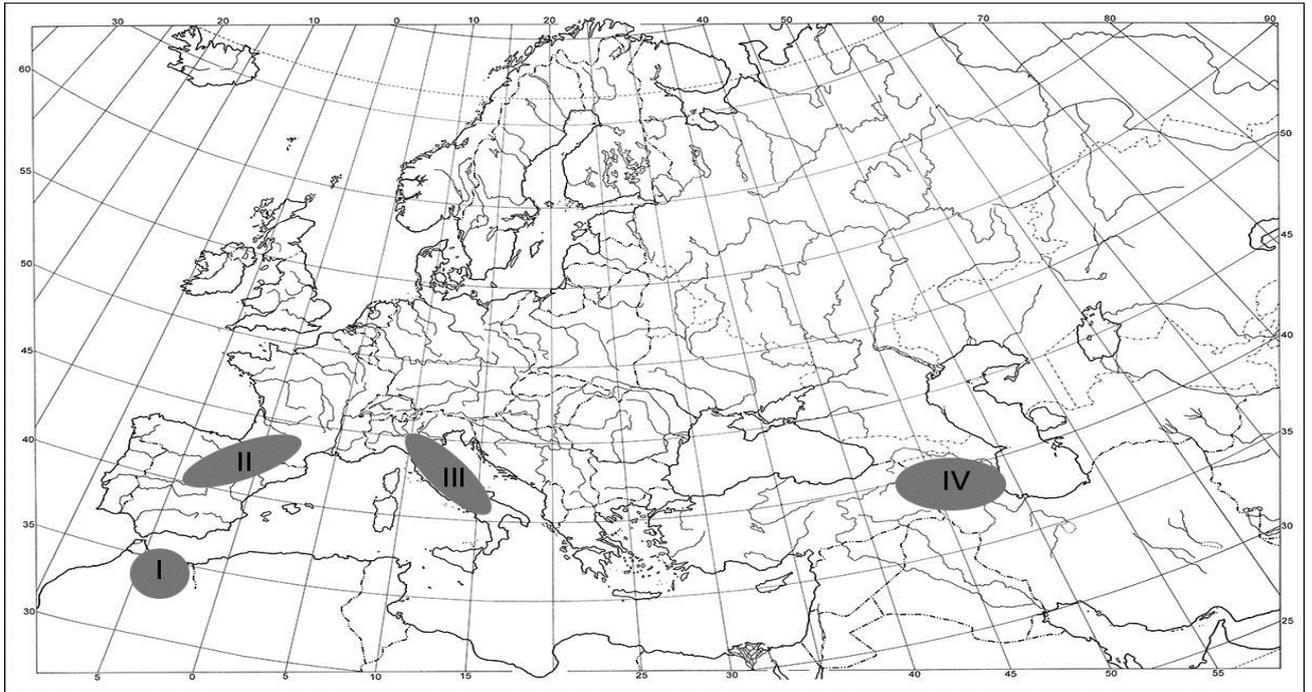


Рисунок 5.20 – Вероятные центры видообразования в роде *Hybos* Европейско-Среднеазиатского комплекса: I – Атласский, II – Пиренейский; III – Апеннинский; IV – Кавказский (по: Кустов, 2016).

ГЛАВА 6 ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЭМПИДОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ КАВКАЗА

6.1 Вероятные пути формирования фауны эмпидоидов Кавказа

Первая находка представителя близкого к Empididae вымершего семейства Protempididae, *Protempis antennata*, датируется возрастом 160 миллионов лет (Усачев, 1968). К меловому периоду относятся ископаемые остатки, принадлежащие семействам Hybotidae и Dolichopodidae (включая Microphoridae). Среди гиботид наиболее древним известным представителем является *Trichinites cretaceus*, найденный в районе Джаззин на территории Ливана в отложениях нижнемелового янтаря; в этом же горизонте был найден вид рода *Microphorites*, что демонстрирует разделение двух семейств уже в то время. В верхнем мелу семейство Hybotidae было уже четко обособлено, о чем свидетельствуют находки видов *Cretoplatypalpus archeus* с возрастом около 100 млн. лет и *Archiplatypalpus cretaceus* с возрастом 86-83 млн. лет (Chvála, 1983).

Эти палеонтологические материалы свидетельствуют о том, что общий предок Empidoidea обособился еще в юрский период. Скорее всего, эмпидоидеи появились около 170 млн. лет назад, в средней юре на стыке Байосского и Батского веков (Urlich, 2003), как монофилетическая группа, сестринская Cyclorrhapha (Grimaldi, Engel, 2005). Первыми от общего ствола эмпидоидей обособились Atelestidae, и произошло это, по-видимому, 163-165 млн. лет назад. Несколько позже, на границе юрского и мелового периодов, то есть 140-145 млн. лет назад, произошло обособление ныне живущих семейств Empididae, Hybotidae и Dolichopodidae.

Для реконструкции истории становления фауны эмпидоидов Кавказа наиболее интересен период с момента последнего поднятия его территории, начавшегося на границе мезозойской и кайнозойской эры и впоследствии приведшего к образованию Эльбурс-Копетдагской суши, располагавшейся на

месте современной восточной части Малого Кавказа, но продолжавшейся далее на восток (Попов и др., 2009). Остров Большой Кавказ появился лишь в палеогене, а уже в миоцене Кавказ сформировался как массивный участок суши. С этого времени, то есть не ранее чем 25 млн. лет назад, и стало возможным проникновение и расселение эмпидоидов на его территорию. 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.

В данном контексте особое значение имеет понимание процессов, приведших к формированию современного облика фауны Кавказа. Как происходило вселение видов, каковы были направления этих миграций и какую роль сыграли процессы изменения климата?

Исследования, проводившиеся в Европе, отчетливо показали, что топология европейских горных стран оказала сильнейшее влияние на распространение и эволюцию горных и высокоширотных видов. Многие эндемики субконтинента обитают именно в высокогорных районах, особенно в Альпах, и при этом часто имеют два или более генетических клонов. Это связано с динамическими изменениями биоты в течение долгого времени, в том числе, отступлением ледников в послеледниковые периоды. Длительный процесс эволюции в условиях географической изоляции привел к накоплению различий в пределах вида (Schmitt, 2009).

Ситуация с горным эндемизмом Кавказа является похожей. Вероятно, заселение Кавказа эмпидоидами происходило в несколько этапов, однако наиболее существенным в этом плане является послеледниковый период, оказавший значительное влияние на современный облик фауны этой территории. Конечно, судить о времени проникновения современных видов эмпидоидей или предковых форм эндемичных видов на территорию Кавказа трудно вследствие отсутствия ископаемых форм. Поэтому приведенные ниже

рассуждения носят являются предположительными, основанных на сопоставлении характера распространения ныне живущих видов, периодизации формирования Кавказа и общих сведений об эволюции группы.

Первоначальное заселение Кавказа эмпидами может быть датировано временем его последнего поднятия (до 25 млн. лет назад) и расцветом полтавской флоры, имеющей тропические черты. 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-Копедагской 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. Вероятно предположить, что в то время на островах Кавказа уже существовала довольно богатая фауна эмпиидов, однако имела, по-видимому, принципиально иную таксономическую структуру. Так, если в настоящее время из 62 родов эмпиид и 62 родов гиботид, известных в мировой фауне, только 15 и 18 родов, соответственно, то в прошлом здесь могли обитать и многие таксоны, в настоящее время известные лишь из тропического и субтропического поясов земного шара, например с территорий Афротропического и Ориентального царств. По крайней мере, этому не противоречит динамика формирования суши и климата за последние 20-30 миллионов лет.

Кроме родов, широко распространенных в различных биогеографических царствах (таких как *Empis*, *Hilara*, *Rhamphomyia*, *Clinocera*, *Dolichocephala*, *Roederiodes*, *Chelifera*, *Chelipoda* и *Hemerodromyia* из Empididae и *Tachypeza*, *Crossopalpus*, *Drapetis*, *Elaphropeza*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Ocydromia*, *Platypalpus*, *Syndyas*, *Syneches*, *Tachydromia* и

Chersodromia из Nybotidae), наверняка населявших Кавказ в ту эпоху, здесь наверняка обитали и представители родов, распространенных в Палеарктическом и Ориентальном и/или Афротропическом царствах, но с Кавказа не известных. Однако в настоящее время представители тропической фауны на Кавказе отсутствуют, и современный ее облик определяют автохтонно сформировавшиеся и температурные европейские виды. Смена фауны, вероятно, происходила уже в миоцене, в связи с общим похолоданием климата.

Поднятие суши к концу верхнего миоцена привело к образованию равнинных, горных и высокогорных ландшафтов. Смыкание территорий Большого Кавказа и Закавказья (раздел 1.2) в верхнем миоцене и исчезновение здесь морского пролива открыло более значительные возможности для заселения Большого Кавказа с юга. Сокращение, а затем и исчезновение водных преград 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, а вечнозелёные теплолюбивые растения к концу неогена были вытеснены северными элементами; при этом полтавская флора практически исчезла. Именно в конце неогена – начале четвертичного периода должно было начаться формирование современного таксономического облика кавказской фауны эмпидоидов. 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).

Изучение фауны Кавказа позволяет предполагать несколько основных путей заселения его территории (Кустов, 2016): (1) вселение бореальных и неморальных видов европейского происхождения через Кумо-Манычскую впадину за счет их вытеснения с севера в периоды ледниковых эпох; (2) проникновение скифских видов на территорию Предкавказья с территории юго-восточной Европы и центральной части Средней Азии (с верхнего

миоцена); (3) миграция гесперийских видов со стороны Средиземноморья по северному и южному побережьям Черного моря; (4) вселение сетийских переднеазиатских видов через южную часть Кавказского перешейка (рисунок 6.1).



Рисунок 6.1 – Возможные основные пути заселения эмпидами территории Кавказа (по: Кустов, 2016).

Оледенения придавали заселению Кавказа растениями и животными «маятниковый» характер. В периоды наступления ледников активное вытеснение видов в территории Восточно-Европейской равнины приводило к их уходу на юг, в том числе и за пределы водораздела Большой Кавказа, где такие таксоны формировали рефугиумы. Существовавший морской пролив на месте современной Кумо-Манычской впадины вряд ли служил непреодолимым препятствием для эмпиидов; к тому же они могли

расселяться и через территорию Крымского полуострова. В результате впоследствии, при отступлении ледника, в горах Кавказа сформировалось население из бореальных таксонов, ныне обитающих в более высоких широтах Палеарктики; к таковым, например, относятся виды группы кластеров Ia (рисунок 5.9). Подобным же образом могли проникнуть на Кавказ и неморальные виды кластеров IIб и IIв. Некоторые виды, очевидно, попали на Кавказ позже через Переднюю Азию. Примерами такого типа заселения служат среднеевропейско-кавказские виды *Wiedemannia beckeri*, *Oedalea montana*, *Oe. austroholmgreni*, *Chvalaea sopiana*, *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, непреодолимой для бореальных и неморальных видов.

Особый интерес представляет обитание на Кавказе 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, тяготеющих к ландшафтам средиземноморского типа, по-видимому, происходило не только под влиянием динамики оледенений: 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 видов 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, хотя на южном макросклоне Малого Кавказа и в Талышских горах можно видеть продолжение переднеазиатских экосистем. 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. shushaensis*, *E. talyshensis*, *E. tatyanae*, *E. adzharica*, *E. assalemensis*, *Hybos vagans* и др.) известны только с территории Закавказья, однако существует высокая вероятность их более широкого распространения, поскольку фауны эмпидоидов Ирана, Турции и других переднеазиатских территорий все еще слабо изучены.

Вопрос о том, возможен ли обратный путь расселения эмпидоидов – с Кавказа на прилегающие территории – представляет большой интерес. Теоретически, некоторые виды, населяющие ныне Переднюю Азию или Европу, вполне могут иметь центром своего происхождения Кавказ, который в настоящее время не изолирован непреодолимыми для эмпидоидов преградами. Однако такое расселение, если и имело место, вряд ли было массовым, в первую очередь, в связи молодостью кавказской фауны, которая начала формироваться не ранее 25 млн. лет назад, а свой нынешний облик приобрела только в четвертичном периоде с установлением климата современного типа. Для сравнения, возраст Альпийских гор, являющихся колыбелью для множества таксонов палеарктических эмпидид, составляет около 300 млн. лет (Shoumatoff et al., 2001). Конечно, некоторые возникшие на Кавказе виды могли в четвертичное время заселить прилегающие районы Передней Азии. В качестве примеров можно назвать *Empis euxinus* и *E. grisea*

из подрода *Leptempis*, обитающие как на Кавказе, так и в Турции, а в номинативном подроде – *Empis doronicola*, 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.

Фауна эмпидоидов Кавказа сложена таксонами, вероятно имеющими различное время происхождения. Проведенный выше анализ распространения родов мировой фауны показывает, что некоторые наиболее древние и крупные роды характеризуются пангейскими ареалами. В семействе Empididae к таковым относятся, например, *Empis*, *Hilara*, *Clinocera*, *Hemerodromia*, *Chersodromia*, а среди Hybotidae – *Crossopalpus*, *Drapetis*, *Elaphropeza*, *Hybos*, *Ocydromia*, *Platypalpus*, *Syndyas*, *Syneches*, *Tachydromia*, *Tachypeza*. Согласно викариантной биогеографической концепции, возникновение и расселение древних представителей этих родов, вероятно, описывается порядком расхождения фрагментов Пангеи, которая в триасе раскололась на Лавразию и Гондвану. В пределах последней в юре была утрачена связь с южной Африкой (через Антарктиду), в мелу – с Новой Зеландией, в эоцене и олигоцене – с Австралией и Южной Америкой. Сравнение уровней родового эндемизма позволяет предположить, что центром возникновения эмпидоидов является южная часть Пангеи, а точнее та часть территории Гондваны, которая при разделении образовала Южную Америку и Австралию. Именно Неотропическое и Австралийское царства характеризуются как максимальным таксономическим разнообразием эмпидоидов (60 и 53 рода, соответственно), так и их высоким эндемизмом (40% и 38%).

О разновозрастности кавказской фауны свидетельствует сочетание в ней видов широкого распространения из древних родов и многочисленных видов с узкими, не выходящими за пределы региона ареалами. Большинство автохтонных для Кавказа видов, вероятно, являются неоэндемиками, сформировавшимися в четвертичном периоде. Их становление связано с

процессами гляциации и дегляциации среднего и верхнего плейстоцена, хотя очень вероятно и существование более молодых эндемиков голоценового возраста. Возможной иллюстрацией продолжающегося процесса видообразования, по-видимому, служит изменчивость видов *Empis* (*Leptempis*) *kubaniensis* и *Empis* (*Empis*) *doronicola*, собранных в различных местах Северо-Западного Кавказа (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 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). Не исключено, что все они являются так называемыми «оттесненными реликтами», ранее широко распространенными в южных широтах.

Можно предположить, что первые из таких видов появились на Кавказе с момента его образования и формирования здесь умеренного климата, то есть с миоцена; при наступлении ледниковых эпох они сохранялись в рефугиумах Закавказья, либо перемещались на юг, в сторону Талышских гор на востоке и Понтийских гор на западе. Эти виды сегодня крайне немногочисленны и известны на Кавказе по единичным находкам, представляя остатки первичной реликтовой фауны. Таким образом, вероятно, что временная структура кавказской фауны эмпидоидов включает в себя как миоценовые, так и голоценовые таксоны (Кустов, 2015в).

6.2 Экологическое видообразование как возможный путь формирования разнообразия эмпидоидов Кавказа

Анализ зависимости окраски тела у видов рода *Empis* от их фенологии показал тенденцию к ее осветлению при переходе от весеннего периода лета

к летнему. Мухи этого рода характеризуются преимущественно чёрной окраской, тогда как желтая окраска встречается заметно реже, например, у представителей подродов *Xanthempis*, *Leptempis* и некоторых *Polyblepharis*. Предполагается, что тёмный рисунок, иногда доминирующий на голове и груди *Xanthempis*, является разновидностью покровительственной окраски и не имеет какого-либо филогенетического значения (Chvála, 1994). Причины же возникновения жёлтой окраски у представителей рода ранее не обсуждались.

На территории Кавказа в настоящее время насчитывается 86 видов рода *Empis*, из которых только у 19 жёлтая окраска тела доминирует над чёрной (16 видов в подроде *Xanthempis*, 2 – в подроде *Leptempis* и 1 – в номинативном подроде). Абсолютное большинство этих видов принадлежат к весенней или весенне-летней фенологической группе и нами было замечено, что «жёлтые» виды встречаются преимущественно в летнее время. Поскольку Кавказ является для рода *Empis* одним из центров видообразования (Кустов, 2012а, 2013б; Кустов, Шамшев, 2014), была предпринята попытка выявления возможной связи формирования жёлтой окраски с происходящими при этом микроэволюционными процессами.

Виды подродов *Leptempis* и *Xanthempis* образуют относительно хорошо дифференцированные монофилетические группы. На Кавказе они обитают в разреженных участках леса, на опушках, полянах, субальпийских и альпийских лугах, предпочитая влажные биотопы и поднимаясь до 2500 м н.у.м. Различные виды демонстрируют более или менее отчетливую фенологическую и высотно-поясную специфичность. Питание имаго смешанное и включает как хищничество, так и нектарофагию, а самцов и самок подрода *Leptempis* часто можно встретить на цветках (Dzhambazov, Teneva, 2000, 2002). Брачное поведение пока описано только для *Empis confusa*, у которого наблюдалось роение самцов (Chvála, 1980). Представители подрода *Xanthempis* роёв не образуют, а встреча полов и спаривание происходит у них на субстратах, причем спариванию

предшествует видоспецифичное ухаживание (Hamm, 1933; Chvála, 1976; Preston-Mafham, 1999). Для видов этого подрода характерна чёткая топическая и фенологическая приуроченность. Обладая сходной биологией и экологией, симпатрические виды имеют различное время лёта имаго и, видимо, как следствие, различную окраску тела. При этом взрослые мухи обычны на цветках и почти исключительно жёлтого цвета, преимущественно растений семейства Asteraceae (*Doronicum*, *Inula*, *Lapsana*, *Telekia*, *Senecio* и др.), где осуществляют дополнительное питание нектаром. Окраска тела, в особенности скутума и затылка, может быть у них разнообразной, от полностью желтой, до полностью чёрной (рисунок 6.2).

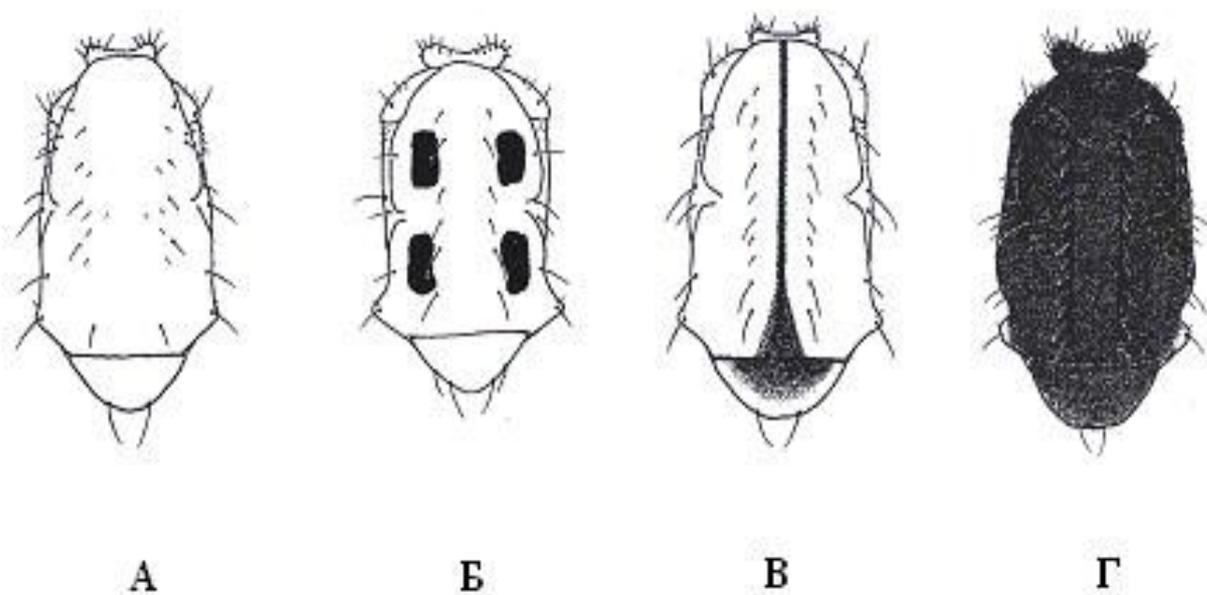


Рисунок 6.2 – Примеры различных вариантов окраски скутума у видов подрода *Xanthempis*: а – *E.(X.) laeta*; б – *E.(X.) adzharica*; в – *E.(X.) scutellata*; г – *E.(X.) semicinerea* (по: Shamshev, 1998).

Для проведения анализа сроков лёта и численности видов подродов *Leptempis* и *Xanthempis* на Северо-Западном Кавказе нами были использованы данные сборов энтомологическим сачком и с помощью 4

ловушек Малеза, установленных в различных биотопах в период с марта по декабрь 2010–2012 гг. Виды *Leptempis*, имеющие жёлтую окраску – *E. tatyanae* и *E. nagalevskii*, были зарегистрированы в мае-июне; при этом у первого вида лёт происходил со 2-й декады мая по 2-ю декаду июня, а у второго – с 3-й декады мая по 3-ю декаду июня. У других видов подрода, имеющих полностью тёмную окраску груди (*E. confusa*, *E. afipsiensis*), лет происходил с 3-й декады апреля по 3-ю декаду мая. У видов подрода *Xanthempis* наблюдаются четкие различия в сроках лёта различных видов, по которой они распадаются на две примерно равные группы (рисунок 6.3). Пик численности видов первой группы (весенних), к которой относятся *E. adriani*, *E. zamotajlovi*, *E. alanica* и *E. shamshevi*, приходится на 2-ю декаду мая – 1-ю декаду июня; пик численности видов второй группы (летних), к которой относятся *E. grichanovi*, *E. pavli*, *E. pseudoconcolor* и *E. ponti* – на июль. Период совместного лёта видов из разных фенологических групп, продолжающийся с 1-й декады июня по 1-ю декаду июля, характеризуется их низкой численностью, поскольку весенние находятся в это время на спаде численности, а летние – в самом начале его подъёма.

При сопоставлении типа окраски скутума у видов из этих 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. Вероятно, осветление скутума у летних видов может быть связано с необходимостью отражения солнечного света в теплое время года и является одним из механизмов, препятствующих перегреву и чрезмерному испарению влаги; для эмпирид, имеющих тонкие и нежные покровы, это особенно важно.

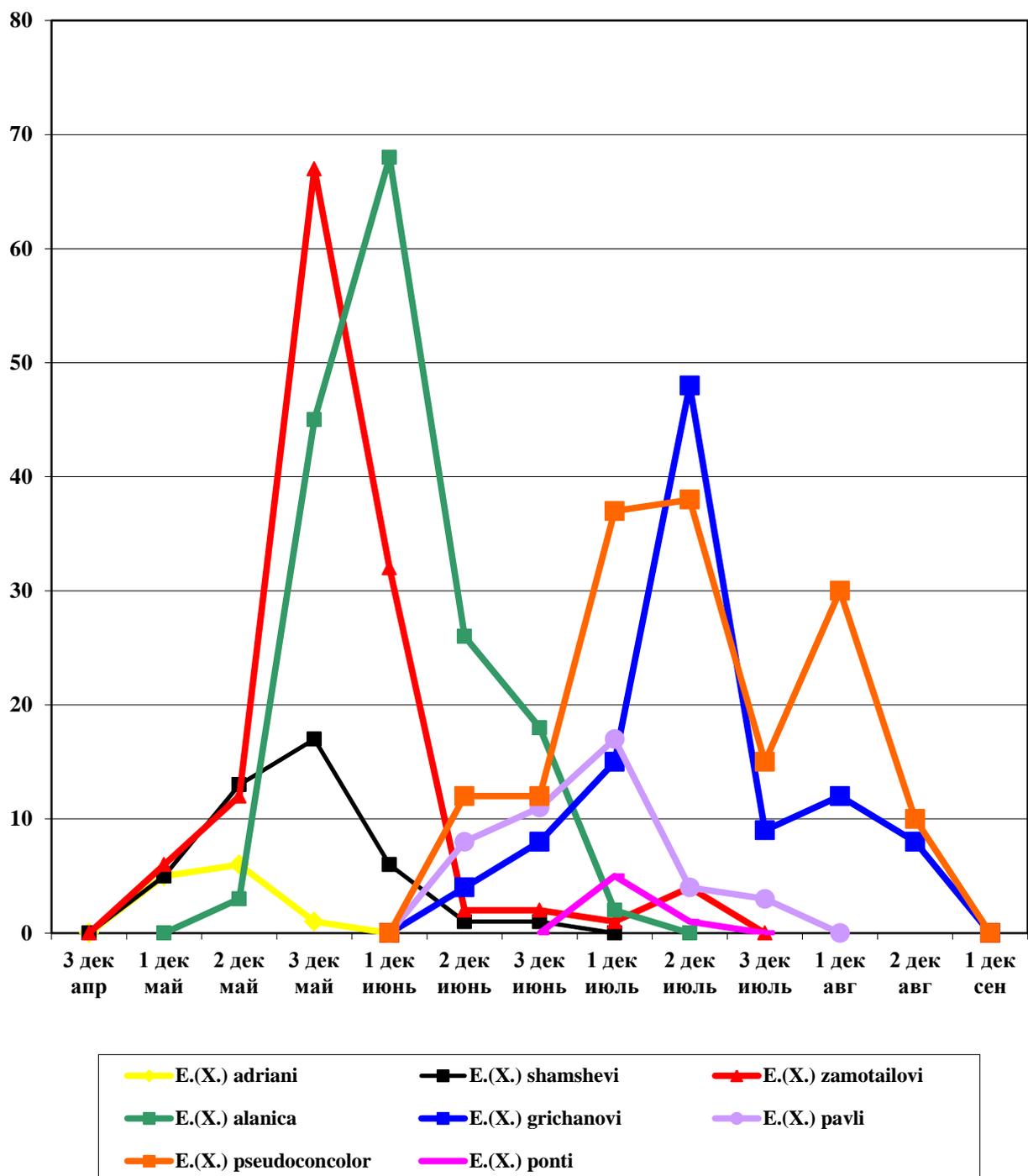


Рисунок 6.3 – Динамика лёта и численности *Xanthempis* в среднегорном поясе на Северо-Западном Кавказе. По оси абсцисс – среднее число особей по результатам анализа материалов 4 ловушек Малеза (Кустов, 2013).

Полученные данные о тенденции к осветлению окраски у видов эмпидид при переходе от весеннего периода лёта к летнему могут служить

индикатором процессов экологического (симпатрического) 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 теплому летнему периоду у эндемичных видов, формирование которых происходило на Кавказе (Кустов, 2013г).

ГЛАВА 7 ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ЭМПИДОИДОВ КАВКАЗА

7.1 Эмпидоиды в сложении фауны двукрылых

Оценить долю эмпидоидных двукрылых в сложении диптерофауны изучаемого региона мы попытались путем проведения комплексного анализа таксономического состава и численности двукрылых, обитающих в типичных горнолесных сообществах на территории заказника «Камышанова Поляна», расположенного в пределах Северо-Западного Кавказа, путем применения ловушек Малеза (Михайличенко, Кустов, 2012). Двукрылые насекомые представляют собой один из наиболее многочисленных отрядов. В мировой фауне насчитывается до 250 тыс. видов (Нарчук, 2003). На территории России, по современным оценкам, обитает около 20–25 тыс. видов. Из них более 5 тыс. видов, только по ориентировочным подсчетам, встречается на территории Северо-Западного Кавказа. В то же время достаточно полно изучены представители лишь около 20 небольших и лишь нескольких крупных семейств: Syrphidae – 257 видов (Кустов, 2003), Dolichopodidae – 213 (Вольфов, 2010), Empididae – 168; Nybotidae – 91 (Кустов, 2016), Stratiomyidae – 44 (Нестеренко, 2014). Остальные семейства изучены фрагментарно, либо их исследования на сегодняшний день только начаты. Комплексное изучение таксономического состава двукрылых на территории Северо-Западного Кавказа до нашей работы не проводилось, даже на уровне таксонов надвидового ранга, т.е. родов и семейств.

Природный заказник «Камышанова Поляна» находится в южной части Краснодарского края на границе с Республикой Адыгея, на пологом западном склоне хребта Азиш-Тау, входящего в Лагонакское нагорье, в пределах высот от 820 до 1430 м н.у.м., занимает площадь 2924 га и входит в состав Апшеронского района. Это территория, где широколиственные, смешанные и хвойные леса сопряжены с системами субальпийского пояса, сформирована сложным природным комплексом разнообразных биотопов.

Ландшафтное разнообразие заказника, значительный перепад высот, представленное здесь богатство флоры, в совокупности с возможностью проведения здесь круглогодичных непрерывных исследований (на его территории расположена биологическая станция ФГБУ ВО «Кубанский государственный университет») стало причиной выбора территории заказника для комплексных исследований таксономического состава и некоторых особенностей экологии двукрылых на Северо-Западном Кавказе. Данная работа стала первой попыткой комплексного анализа таксономического состава двукрылых на уровне семейств, встречающихся на одной из типичных горнолесных территорий региона. Работа по инвентаризации фауны насекомых природного заказника «Камышанова Поляна» как особо охраняемой природной территории начата только в 2011г: опубликована первая из серии планируемых обзорных статей по энтомофауне заказника (жесткокрылые) (Замотайлов и др., 2011), а двумя годами позже была опубликована статья по таксономическому составу двукрылых (Михайличенко и др., 2013).

Материал для данного исследования был получен при помощи ловушек Малеза в модификации Тоунса (Townes, 1972). В начале апреля 2010 г. на территории заказника «Камышанова Поляна» было установлено две ловушки Малеза: первая – в зоне экотона широколиственного леса и послелесной поляны, вторая – на окраине леса возле ручья. Полноценный материал получен только из первой ловушки – вторая дважды обрезалась людьми, вследствие чего материал из нее при расчетах показателей численности не использовался, но привлекался для выяснения качественного состава двукрылых. Демонтаж ловушек проведен в начале декабря 2010 года. Выемка материала из ловушек осуществлялась в среднем раз в три недели: 10.04–3.05 (23 ловушко/суток), 3.05–18.05 (15 ловушко/суток), 18.05–13.06 (26 ловушко/суток), 13.06–6.07 (23 ловушко/суток), 6.07–23.07 (17 ловушко/суток), 23.07–16.08 (24 ловушко/суток), 16.08–10.09 (25 ловушко/суток), 10.09–25.09 (10 ловушко/суток), 25.09–17.10 (22

ловушко/суток). В последней пробе, с 17.10 по 3.12, материал практически полностью отсутствовал. После выемки материал перезаливался 70%-м спиртом и впоследствии разбирался. За период исследований с 10.04.2010 г. по 3.12.2010 г. было собрано 11278 особей, принадлежащих к отряду Diptera. Полученные количественные данные обработаны с помощью программы Statistica (версия 6.0) с применением метода кластерного анализа, достоверность значений оценивалась путем расчета t-критерия Стьюдента. Сравнительный анализ семейств был начат с их классификации по частоте и продолжительности попадания особей в пробы.

Анализ материала показал, что на территории заказника «Камышанова Поляна» двукрылые представлены 71 семейством, 18 из которых относятся к Nematocera и 53 – к Brachycera. Эти данные, полученные при обследовании относительно небольшой территории площадью около 3 тыс. га, являются подтверждением богатства фауны двукрылых Северо-Западного Кавказа. Об этом свидетельствует сравнение результатов наших исследований с аналогичными работами в других регионах России. Так, для одного из южных лесных массивов Восточно-Европейской равнины – Усманского Бора площадью около 60 тыс. га – отмечено 58 семейств двукрылых (47 Brachycera и 11 Nematocera) (Кадастр..., 2005); в 2010 году этот список был увеличен на 1 семейство короткоусых двукрылых (Бережнова и др., 2011). Для национального парка Самарская Лука площадью более 127 тыс. га приводится упоминание 63 семейств короткоусых двукрылых (Любвина, 2009).

Перечень всех обнаруженных семейств двукрылых на территории заказника «Камышанова Поляна» приведен ниже (звездочкой отмечены семейства, приводимые впервые по данным исследований 2011 года).

Подотряд Nematocera: Anisopodidae, Bibionidae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Ceroplatidae, Chironomidae, Diadocidiidae*, Hesperinidae, Lestremiidae, Limoniidae, Mucetophilidae, Psychodidae, Ptychopteridae*, Scatopsidae, Sciaridae, Simuliidae, Tipulidae, Trichoceridae.

Подотряд Brachycera: Agromyzidae, Anthomyiidae, Anthomyzidae, Asilidae, Asteiidae, Atelestidae*, Aulacigastridae, Brachystomatidae*, Calobatidae, Calliphoridae, Camilidae, Chamaemyiidae, Campichoetidae, Carnidae, Chloropidae, Clusiidae, Conopidae, Dolichopodidae, Drosophilidae, Empididae, Ephydriidae, Fanniidae, Heleomyzidae, Hybotidae, Lauxanidae, Lonchaeidae, Lonchopteridae, Microphoridae, Milichiidae, Muscidae, Megamerinidae, Odiniidae, Opetiidae*, Opomyzidae, Otitidae, Pallopteridae, Phoridae, Pipunculidae, Platystomatidae, Psilidae, Rhagionidae, Sarcophagidae, Scathophagidae, Sciomyzidae, Sepsidae, Sphaeroceridae, Stratiomyidae, Syrphidae, Tachinidae, Tephritidae, Therevidae, Tabanidae, Xylophagidae.

По результатам идентификации собранного материала впервые на территории Кавказа были обнаружены представители семейств Atelestidae (род *Atelestus* Walker, 1837), Brachystomatidae (роды *Gloma* Meigen, 1822 и *Heleodromia* Haliday, 1833) и Opetiidae (род *Opetia* Meigen, 1830).

Среди длинноусых двукрылых наиболее многочисленными по числу собранных особей являются семейства Psychodidae (32.7%), Sciaridae (22.2%), Chironomidae (18%), Lestremiidae (7.9%), Ceratopogonidae (6.3%), Cecidomyiidae (4.7%), Limoniidae (3.8%) и Mucetophilidae (3.4%). На долю остальных семейств Nematocera (всего 12.9%) приходилось от нескольких сотых до 0.2% от общего числа длинноусых.

Среди короткоусых двукрылых наиболее многочисленными по числу собранных особей являются семейства Opomyzidae (17.7%), Muscidae (9.9%), Empididae (8.4%), Hybotidae (8.1%), Phoridae (6%) и Drosophilidae (5.2%). На долю семейств Anthomyiidae, Agromyzidae, Dolichopodidae, Lauxanidae и Syrphidae приходилось 3–4.5% особей. Особи семейств Calobatidae, Fanniidae, Sphaeroceridae, Sepsidae, Tachinidae составили 1.9–2.4%. На долю представителей из остальных семейств Brachycera приходилось по 1% и менее, суммарно они составили 13.5% от общего числа выловленных короткоусых двукрылых. Такие семейства, как Anthomyzidae, Chamaemyiidae, Carnidae, Milichiidae и Megamerinidae были представлены

единичными экземплярами. Полученные данные по численности особей из различных семейств отряда Diptera позволили определить динамику представленности, а также их доли в общем населении двукрылых насекомых заказника (таблица 7.1). Анализируя данные таблицы, можно заключить, что наиболее продолжительными сроками лёта отличались представители семейств Limoniidae, Mucetophilidae, Sciaridae среди Nematocera и Agromyzidae, Anthomyiidae, Drosophilidae, Heleomyzidae, Hybotidae, Muscidae, Phoridae, Tachinidae среди Brachycera. Они были обнаружены во всех пробах в период с 10.04.2010 г. по 17.10.2010 г.

Таблица 7.1 – Наличие и показатели численности особей семейств в различных пробах по результатам данных ловушки Малеза за 2010 г. (по: Михайличенко, Кустов, 2012).

Семейство	№ пробы, численность особей (лов/сут)*								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Agromyzidae	0,13	5	3,53	4,39	0,82	1,5	0,28	0	0,27
Anthomyiidae	2,48	7,87	1,54	2,83	0,7	1,81	0,52	0,07	0,23
Anthomyzidae	0	0	0	0	0	0,06	0	0	0
Asilidae	0	0	0	0,17	0,47	1,06	0,04	0	0
Asteiidae	0	0	0	0	0,18	0	0	0	0
Aulacigastridae	2,09	0,2	0	0,09	0	0	0	0	0
Calliphoridae	0,65	0,07	0	0	0	0	0	0	0,05
Calobatidae	0	3,87	3,8	0,09	0	0	0	0	0
Camilidae	0	0,47	0	0	0	0	0	0	0
Campichoetidae	0	0	0,08	0	0	0	0	0	0
Carnidae	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0
Chamaemyiidae	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0
Chloropidae	1,43	0,07	0,15	0,48	0,65	0,5	0,16	0,2	0
Clusiidae	0	1,53	1,19	0,52	0,06	0,56	0,28	0	0
Conopidae	0	2,73	0,69	0	0	0,06	0	0	0
Dolichopodidae	0	0,33	1,15	0,91	1,82	6,94	1,2	0,53	0,05
Drosophilidae	1,22	1,8	2,62	4,91	5,06	2,94	0,24	0	0,14
Empididae	0	9,6	5	7,3	6	3,44	0,36	0,13	0,05
Ephydriidae	0	0,07	0,5	0,13	0,06	0,31	0,16	0,8	0,05
Fanniidae	0	0,33	1,23	1,83	0,71	0,31	1,68	1,07	0,14
Heleomyzidae	0,09	0,4	0,38	0,87	0,94	0,25	0,08	0	0,23
Hybotidae	0,22	12,33	9,77	5,13	0,41	0,63	0,32	0	0,23

Продолжение таблицы

Lauxanidae	0	0,27	1,38	1,39	3,35	6,13	2,16	1,53	1,23
Lonchaeidae	0,04	1	1,5	0,26	0,12	0,38	0,08	0,07	0
Lonchopteridae	0	1,47	0,08	0,22	0,53	0,5	0	0,07	0
Megamerinidae	0	0	0	0	0	0	0,04	0	0
Microphoridae	0	0,13	0,38	0,09	0	0	0	0	0
Milichiidae	0	0	0	0	0	0	0,04	0	0
Muscidae	0,26	5,67	11,61	5,57	3,24	3,75	2,8	0,4	0,18
Odiniidae	0	0,27	0,12	0,22	0	0,06	0	0	0
Opomyzidae	0	0	3,35	30,52	14,71	9,44	3,24	0,47	0,27
Otitidae	0	0	0	0,13	0,12	0,06	0,16	0	0
Pallopteridae	0	0	0	0	0	0,06	0,12	0	0
Phoridae	1,91	5,27	5,04	2,91	2,76	2,19	0,76	0,47	0,27
Pipunculidae	0	0,2	0,04	0,04	0	0,25	0,12	0,13	0,09
Platystomatidae	0	0	0,42	1,22	0,94	0,19	0	0	0
Psilidae	0	0,47	1,04	0,52	0,06	0,19	0,08	0	0
Rhagionidae	0	0	0	0,13	0,12	0,06	0	0	0
Sarcophagidae	0	0	0,08	0	0	0,94	0,2	0,2	0,05
Scathophagidae	2,17	2,4	0,12	0,04	0	0	0,04	0	0
Sciomyzidae	0	0	0	0	0,24	0,44	0,28	0,07	0,14
Sepsidae	0	0,2	4,12	1	0,24	0,13	0,04	0	0
Sphaeroceridae	1,13	2,07	1,58	1,83	0,71	1,31	0,12	0	0
Stratiomyidae	0	0	2,65	0,35	0,18	0,06	0	0	0
Syrphidae	0,09	1,8	1,69	3,83	3,24	1,31	0,28	0,07	0
Tabanidae	0	0	0	0	0,35	0,06	0	0	0
Tachinidae	0,04	1,33	0,65	0,6	2,12	3,06	0,72	0,13	0,09
Tephritidae	0	0	0	0,09	0,06	0	0,08	0	0
Therevidae	0	0	0	0	0,12	0	0	0	0
Xylophagidae	0	0,8	0,23	0	0	0	0	0	0
Anisopodidae	0,35	0	0,04	0	0,06	0,06	0	0	0
Bibionidae	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0
Cecidomyiidae	1,39	3,8	0,88	0,35	0	0,94	1,96	0,4	0
Ceratopogonidae	0,83	4,53	0,92	1,74	2,53	2,94	0,24	0,27	0
Ceroplatidae	0	0,53	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	9,57	15,07	4,73	3,31	2,94	0,94	0	0,13	0,5
Hesperinidae	0	0,07	0,04	0	0	0	0	0	0
Lestremiidae	4,43	6	2,81	0	2,06	1,06	0	0	0
Limoniidae	0,17	3,07	2,54	0,13	0,35	0,88	0,28	0,27	0,09
Mycetophilidae	1,57	1,4	1,04	0,74	0,71	0,56	0,2	0,27	0,27
Psychodidae	0,52	3,93	2,27	1,91	39	28,87	0,44	0,13	0

Продолжение таблицы

Scatopsidae	0,04	0,07	0,04	0	0	0	0	0	0
Sciaridae	10	9,8	9,46	4,09	2	4,56	1,2	1,53	0,59
Simuliidae	0	0,07	0,12	0,04	0,12	0,18	0	0	0
Tipulidae	0	0	0,19	0	0	0	0	0	0
Trichoceridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05
Итого по пробам	42,82	118,43	92,83	92,92	100,86	91,93	21,08	9,41	5,26

* - рассчитано как доля особей каждого семейства в каждой пробе от общего числа всех особей всех семейств в пробе

Наиболее ранними по срокам вылета (I–II декада апреля) среди представителей *Nematocera* являются виды семейств *Anisopodidae*, *Cecidomyiidae*, *Ceratopogonidae*, *Chironomidae*, *Lestremiidae*, *Limoniidae*, *Mycetophilidae*, *Psychodidae*, *Scatopsidae*, *Sciaridae*, а среди видов подотряда *Brachycera* – *Agromyzidae*, *Anthomyiidae*, *Aulacigastridae*, *Calliphoridae*, *Chloropidae*, *Drosophilidae*, *Heleomyzidae*, *Hybotidae*, *Lonchaeidae*, *Muscidae*, *Phoridae*, *Scathophagidae*, *Sphaeroceridae*, *Syrphidae*, *Tachinidae*. Значительную часть видов данных семейств составляют таксоны весенней и весенне-летней фенологической групп.

С июня по август основу фаунистического комплекса двукрылых составляют таксоны семейств *Anthomyzidae*, *Asilidae*, *Asteiidae*, *Dolichopodidae*, *Lauxanidae*, *Megamerinidae*, *Milichiidae*, *Pallopteridae*, *Platystomatidae*, *Sarcophagidae*, *Sciomyzidae*, *Tabanidae*, *Tachinidae*, *Therevidae* (короткоусые двукрылые) и *Psychodidae* (длинноусые двукрылые). Большинство из них полностью принадлежит к летней фенологической группе.

Поздними сроками вылета отличаются представители семейств *Anthomyzidae*, *Megamerinidae*, *Milichiidae*, *Pallopteridae* из короткоусых и *Bibionidae* из длинноусых двукрылых. Они были обнаружены в пробах начиная с конца июля по сентябрь, а представители семейства *Trichoceridae*

(Nematocera) появляются лишь в конце сентября – начале октября. Это таксоны летней и летне-осенней фенологической группы.

Наибольшее таксономическое разнообразие и высокая численность двукрылых насекомых в заказнике «Камышанова Поляна» приходится на май и июль (рисунок 7.1). В материалах этого периода отряд Diptera представлен максимальным числом особей по сравнению с данными других периодов исследований. В мае происходит массовый вылет представителей многих семейств: так, по результатам с 3.05 по 18.05. суммарное число особей двукрылых составило 118,43 особей лов/сут. В пробе с 18.05. по 13.06. было зарегистрировано 92,83 особей лов/сут, с 13.06. по 6.07. – 92,92 особей лов/сут, с 6.-7. по 23.07 – 100,96 особей лов/сут. Незначительное снижение числа особей двукрылых в пробах июня связано, вероятно, с затяжной дождливостью и понижением температуры в этот период времени.

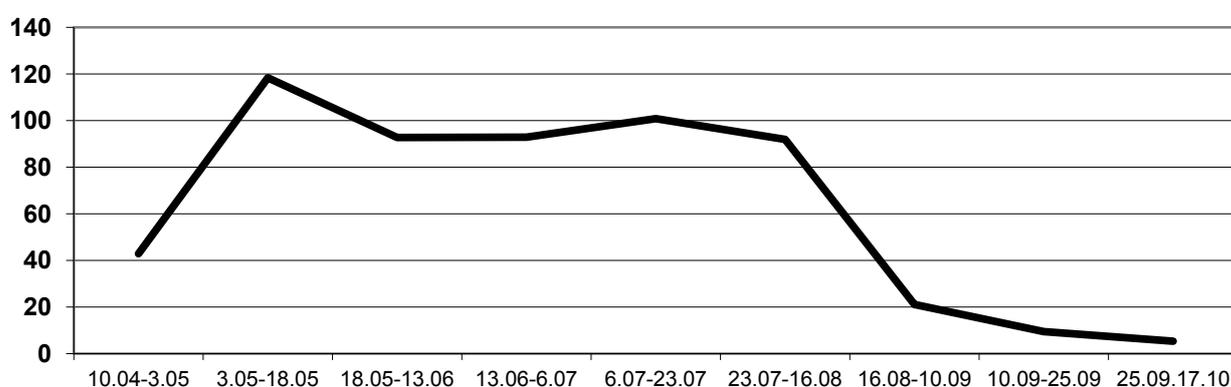


Рисунок 7.1. – Динамика численности Diptera в 2010 г. (по результатам исследования ловушкой Малеза).

В пределах весенне-летнего периода находятся пики численности около 50% отмеченных за всё время исследований семейств подотряда Brachycera: Agromyzidae, Anthomyiidae, Calobatidae, Camilidae, Campichoetidae, Carnidae, Chamaemyiidae, Clusiidae, Conopidae, Drosophilidae, Empididae, Hybotidae, Lonchaeidae, Lonchopteridae, Microphoridae, Muscidae, Odiniidae, Opomyzidae, Phoridae, Psilidae, Rhagionidae, Sepsidae,

Sphaeroceridae, Stratiomyidae, Syrphidae, Xylophagidae и 31% семейств подотряда Nematocera: Ceratopogonidae, Ceroplatidae, Hesperinidae, Limoniidae, Tipulidae.

Данные, представленные в таблице 4, были обработаны с использованием статистических методов. Результаты кластеризации представлены на рисунке 7.2. При разрезании иерархического кластерного дендрита по уровню сходства в 5 условных единиц сравниваемые семейства разделяются на три крупных кластера.

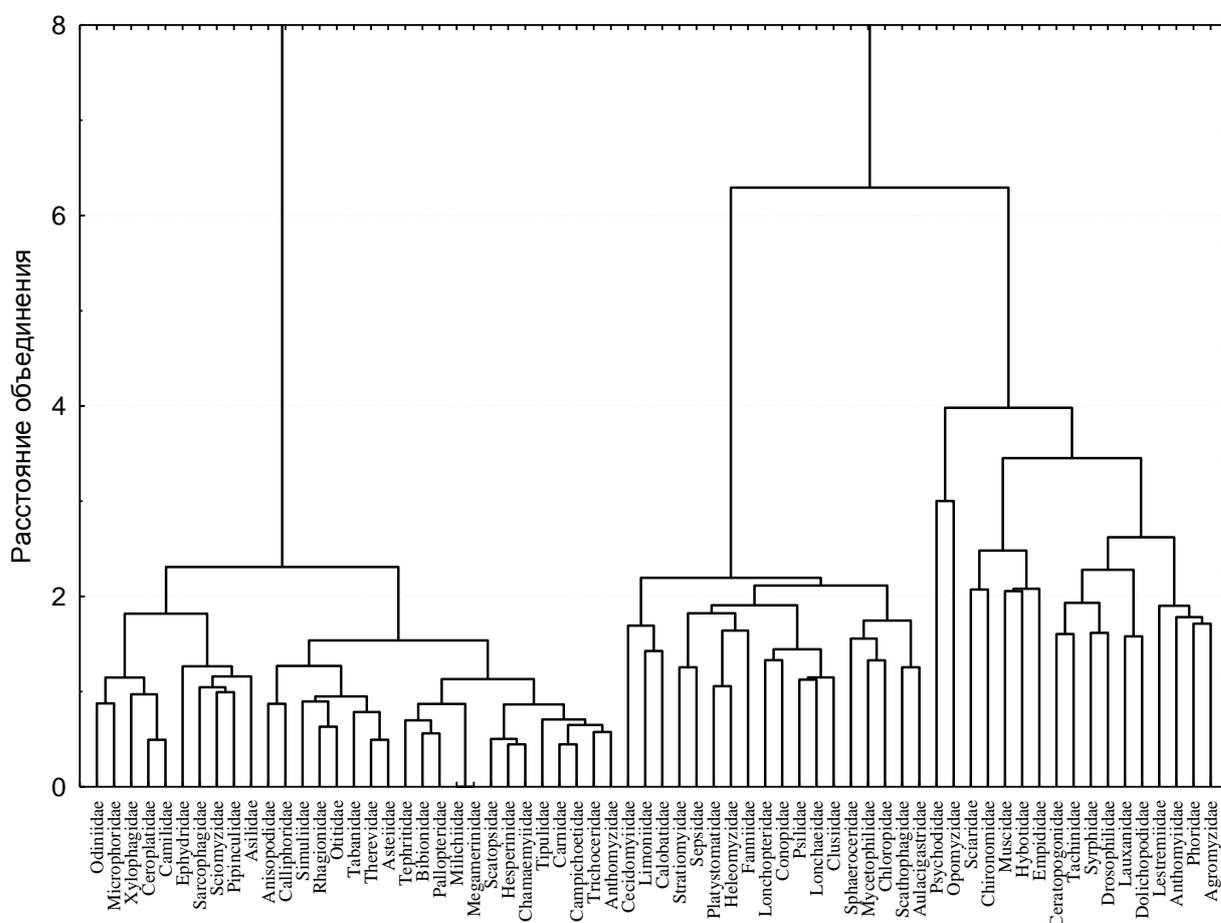


Рисунок 7.2 – Результат кластеризации для 66 семейств Diptera. По оси абсцисс указаны семейства в порядке их сходства; по оси ординат – уровень сходства (усл. ед.) (по: Михайличенко, Кустов, 2012).

Первый кластер (рисунок 7.2, слева) составляют представители семейств Odiniidae, Microphoridae, Xylophagidae, Ceroplatidae, Camilidae, Ephydriidae, Sarcophagidae, Sciomyzidae, Pipunculidae, Asilidae, Anisopodidae,

Calliphoridae, Simuliidae, Rhagionidae, Otitidae, Therevidae, Tabanidae, Asteiidae, Tephritidae, Bibionidae, Pallopteridae, Milichiidae, Megamerinidae, Scatopsidae, Hesperinidae, Carnidae, Chamaemyiidae, Tipulidae, Campichoetidae, Trichoceridae, Anthomyzidae. Это семейства, характеризующиеся незначительным видовым разнообразием, низкой численностью и непродолжительным периодом лёта. Данные таксоны обозначены нами как немногочисленные, их доля составляет 47%.

Второй кластер (рисунок 7.2, в центре) объединяет представителей следующих семейств: Cecidomyiidae, Limoniidae, Calobatidae, Stratiomyidae, Sepsidae, Platystomatidae, Heleomyzidae, Fanniidae, Lonchopteridae, Conopidae, Psilidae, Lonchaeidae, Clusiidae, Sphaeroceridae, Mycetophilidae, Chloropidae, Aulacigastridae, Scathophagidae. Они характеризуются большей численностью особей, зачастую и большим видовым разнообразием, а также более продолжительным периодом лёта имаго. Эти таксоны были обозначены как обычные, их доля составляет 27%.

Третий кластер (рисунок 7.2, справа) объединяет представителей семейств Agromyzidae, Anthomyiidae, Dolichopodidae, Drosophilidae, Empididae, Hybotidae, Lestremiidae, Lauhanidae, Muscidae, Opomyzidae, Phoridae, Syrphidae, Tachinidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Psychodidae, Sciaridae. Сюда относятся таксоны, характеризующиеся высокой численностью, обычно значительным числом видов и длительным периодом лёта. Они были обозначены нами как массовые, их доля составляет 26%.

Для проверки результатов кластеризации был вычислен такой показатель, как сумма частоты встречаемости представителей семейств за весь период наблюдений. По данному показателю было проведено сравнение трех кластеров с использованием t-критерия Стьюдента (таблица 7.2).

Данные таблицы 7.2 показывают, что по частоте попадания в пробы особей семейств из трех разных кластеров кластеры различаются статистически достоверно. Наименьшими значениями по данному параметру обладают семейства из кластера 1: их средняя сумма частот равна 0.49.

Семейства из кластера 2 встречаются чаще: значение показателя равно 5.01. Наиболее массовыми являются особи семейств, попавшие в кластер 3: значение показателя составляет 27.66.

Таки образом, проведенные исследования на территории заказника «Камышанова Поляна» в различных биотопах (лесные, околородные и луговые станции, опушечные формации), показали, что двукрылые насекомые представлены 71 семейством, из которых 18 принадлежат к Nematocera и 53 – к Brachycera.

Таблица 7.2 – Сравнение кластеров с использованием t-критерия Стьюдента (Михайличенко, Кустов, 2012).

Сравнение кластеров	Сравниваемые средние		t-критерий	df	p
1 – 2	0,49	5,01	10,15	47	0,000000
1 – 3	0,49	27,66	8,16	46	0,000000
2 - 3	5,01	27,66	5,11	33	0,000014

df – число степеней свободы

p – вероятность нуль-гипотезы об отсутствии различий

Статистический анализ данных по численности представителей различных семейств двукрылых 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 короткоусых двукрылых, собранных ловушкой Малеза. Этот факт свидетельствует, что эмпидоиды являются массовыми ландшафтными насекомыми в горнолесных сообществах Большого Кавказа.

7.2 Высотно-поясное распределение

При анализе высотного распределения первостепенной задачей стало естественное выделение границ высотных поясов и их обоснованность. Бесспорно, в основе подобного разделения должен быть положен климатический и ландшафтный принцип. В своих работах мы использовали следующую, описанную ниже, схему высотного разделения Большого Кавказа, где старались с одной стороны избегать чрезмерной дробности, а с другой – отразить главные ландшафтно-климатические природные зоны. Мы выделяем пояс равнин и предгорий, лежащий в пределах от 0 до 500 м н.у.м., низкогорий – от 500 до 1200 м н.у.м., среднегорий – от 1200 до 1800 м н.у.м. и высокогорий – от 1800 м н.у.м. и выше (в целом по Танасевичу, 1990; Ярошенко, 1994).

Естественно, что в разных частях Кавказа и на разных экспозициях склонов границы высотных поясов могут существенно отличаться от усредненных значений, зачастую, ландшафтные зоны входят друг в друга языками, существенно изменяя конфигурацию природных условий, свойственных конкретному высотному поясу. Поэтому здесь мы значительно большее внимание уделяем именно ландшафтному распределению. Исследуя высотно-поясное распределение эмпидоидов, мы старались подходить творчески, в ряде случаев отбросив соблюдение формальной четкости высотной границы. Так например, вид *Empis calcarata* обычен для предгорных (0-500 м н.у.м.) и низкогорных (500-1200 м н.у.м.) лесов, однако изредка встречается и в пограничной части среднегорного пояса (1200-1800 м н.у.м.) до высоты 1300 м н.у.м. В этих случаях мы не отмечали его для среднегорного пояса, где он очень редок и не является характерным представителем среднегорных ландшафтов. Встречаемость видов эмпидоидов в различных высотных поясах Кавказа приведена в таблице Б.1 Приложения Б диссертации. Ниже приведены сведения по фауне каждого из выделяемых поясов. Соотношение долей числа видов, обитающих в данном

поясе, к общему таксономическому разнообразию эмпидоидов Кавказа, показано на рисунке 7.3.

1. Пояс равнин и предгорий (0-500 м н.у.м.). Включает в себя разнообразные типы равнинных и предгорных ландшафтов, среди которых выделяются песчаные и ракушечные пляжи, гидрогенные и сухие степи, заболоченные и засоленные участки, плавни, лесостепи и аридные редколесья сухих субтропиков средиземноморского типа, в восточном Причерноморье (восточнее Туапсе) – участки влажных субтропиков. Несмотря на значительное ландшафтное разнообразие, этот высотный пояс характеризуется небогатой фауной эмпидоидов – здесь нами зарегистрировано обитание 103 видов из 14 родов, что составляет 39 % кавказской фауны. Объяснением этому факту мы считаем, в первую очередь, высокие температуры и низкую влажность в летний период, что характерно для абсолютного большинства ландшафтов этого пояса. Эмпидоиды, являясь в целом мезофильной неморальной группой, в большинстве своем не переносят жаркого сухого климата равнин и предгорий Кавказа, что отражается на их таксономическом составе и динамике лёта на этих высотах (см. раздел, посвященный фенологии). В таких условиях доминирующей группой хищных двукрылых становятся представители семейства ктыри (*Asilidae*). Наиболее широко они представлены в аридных и семиаридных местообитаниях, обычно они предпочитают открытые и солнечные участки над растительностью степей и лугов (Астахов, 2015). В то время как эмпидоиды доминируют в горнолесных ландшафтах, характеризующихся более мягким климатом и повышенной увлажненностью.

2. Пояс низкогорий (500-1200 м н.у.м.). Значительную часть этого пояса составляют лесные формации, сложенные широколиственными лесообразующими породами: дуб, граб, каштан, в верхней границе и по наиболее увлажненным участкам – бук и др., однако местами, в наиболее засушливых районах в этом поясе могут быть локализованы аридные редколесья и участки нагорно-ксерофитной растительности. Значительное

число разнообразных типов лесных сообществ, экотонов с их участием, послелесных лугов и полян, увлажненных участков, создает многообразные условия для развития мезофильных и мезогигрофильных форм. Таксономическое разнообразие эмпидоидов здесь выше, чем в поясе равнин и предгорий. Оно составляет 112 видов из 22 родов – 42 % от общего числа видов, составляющих кавказскую фауну. Здесь обращает на себя внимание не столько незначительное увеличение видового разнообразия, сколько возрастание родового богатства – 22 рода, по сравнению с 14 в предыдущем поясе. Это демонстрирует неморальность эмпидоидов в целом за счет появления мезофильных и мезогигрофильных «лесных» родов, таких как *Tachypeza*, *Atelestus*, *Iteaphila*, *Clinocera*, *Chelifera*, *Chelipoda* и др. Несмотря на довольно жаркое лето в пределах этого пояса, на наиболее засушливый период приходится меньший временной отрезок, а лесная растительность создает микроклимат с повышенными показателями влажности.

3. Пояс среднегорий (1200-1800 м н.у.м.) на значительной части Кавказа представляет собой наиболее влажную горно-лесную зону, отличающуюся разнообразным рельефом, богатой флорой и чрезвычайной ландшафтной пестротой. В качестве лесообразующих пород – эдификаторов сообществ и доминантов выступают бук восточный и пихта Нордмана, в некоторых типах ландшафтов массивные заросли образуют тисс, сосны и др. Повышенная влажность экосистем данного пояса способствует успешному развитию многих видов эмпидоидов, связанных в первую очередь с листовым опадом, лесной подстилкой, плодовыми телами грибов и другой органикой, а также реофильных таксонов и т.д. Этот пояс демонстрирует максимальное разнообразие эмпидоидов – здесь зарегистрировано 137 видов из 27 родов, что составляет 52 % кавказской фауны – это более половины видов (рисунок 7.3). При этом родовое разнообразие превышает таковое для равнин и предгорий практически в 2 раза. Именно в данном поясе встречаются представители древних и реликтовых родов эмпидоидей,

например, таких как *Symballophthalmus*, *Euthyneura*, *Gloma*, *Heleodromia*, *Hormopeza* и *Dryodromia*.

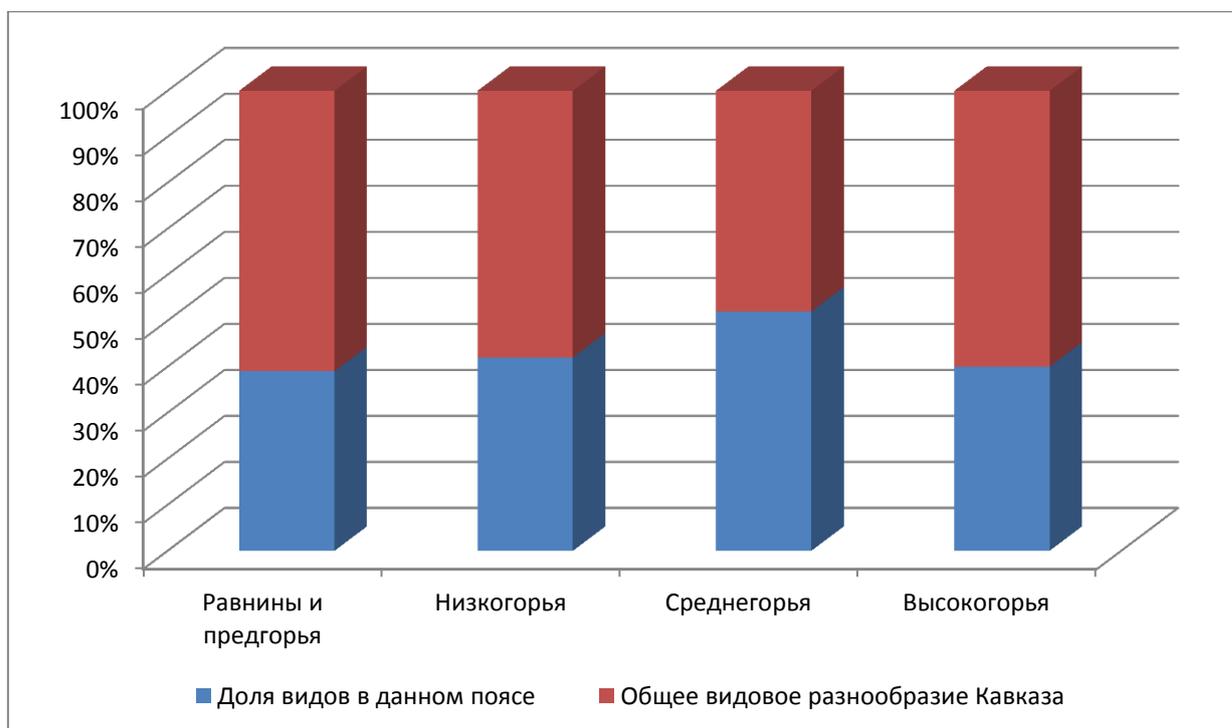


Рисунок 7.3 – Соотношение долей числа видов, обитающих в различных высотных поясах, к общему таксономическому разнообразию эмпидоидов Кавказа.

4. Высокогорный пояс (1800 м н.у.м. и выше). В данной работе мы не стали дробить высокогорный пояс на более мелкие выделы, которые зачастую рассматриваются отдельно: высокогорное криволесье, субальпийские и альпийские луга, горно-тундровый и нивальный пояс. Практика изучения эмпидоидов показывает, что в горно-тундровом и нивальном поясе они практически отсутствуют, в альпийских лугах они встречаются единично и те же виды, только в более значительном разнообразии, обитают в субальпийских лугах. Разнотравье высокогорного пояса Кавказа очень разнообразно и достаточно разнообразна фауна обитающих здесь эмпидоидов, включающая 105 видов из 21 рода (40 % кавказской фауны). При этом число высокогорных видов сопоставимо с

таковым в поясе равнин и предгорий, однако родовой состав в высокогорьях богаче, более чем на треть. Здесь встречаются многие виды, являющиеся эндемиками Кавказа, о чем подробнее будет изложено при рассмотрении ландшафтного распределения.

7.3 Ландшафтное распределение

Одной из важнейших экологических характеристик эмпидоидов является их ландшафтная приуроченность. В целях проведения ландшафтного анализа нами был проведен анализ для пяти укрупненных ландшафтных типов, каждый из которых находится в пределах одного или нескольких высотных поясов. Ландшафтное распределение эмпидоидов Кавказа приведено в таблице В.1 Приложения В диссертации.

Особое внимание уделено выделению маркерных таксонов эмпидоидов для каждого типа ландшафтов. Определение данного понятия дано Л.В. Большаковым (1998), А.Н. Полтавским и др. (2005), В.И. Щуровым и А.С. Замотайловым (2006) и др. Чем больше охраняемых видов обитает на данном участке местности, тем выше его созобиологический статус, тем целесообразнее его включение в «экологический каркас» (Большаков, 2002). В деле характеристики ландшафтов и охраны природы, выделение маркерных таксонов такой важной ландшафтной группы как эмпидоиды, характеризующихся высокой степенью эндемизма и стенотопностью, на наш взгляд, имеет первостепенное значение.

Ниже представлена краткая характеристика каждой укрупненной группы ландшафтов, указан состав основных биотопов внутри каждого из них, приведена характеристика фауны эмпидоидов и выделены маркерные таксоны.

1. Степные и полупустынные ландшафты. Данный тип включает различные виды кавказских степей: сухие, мезофильные луговые, гидрогенные, а также соседствующие с ними засоленные участки, песчано-ракушечные пляжи; в восточной части Кавказа степи местами переходят в

полупустынные ландшафты. Этот ландшафтный тип распространен преимущественно на равнинах и предгорной зоне, лишь местами, по наиболее засушливым участкам, поднимаясь в горы. Значительная часть данных территорий распахана и используется в качестве сельхозугодий, пастбищ и т.п. Лишь местами естественные ландшафты не тронуты: одни лежат в пределах заповедников и других ООПТ, другие – по неудобьям агроценозов, вблизи русел рек, в балках и т.д.

Население степных и полупустынных ландшафтов, представлено 35 видами, среди которых 19 из 3 родов относятся к Empididae и 16, также из 3 родов, к Nybotidae. Обращает на себя внимание скудность фауны данных ландшафтов, которое объясняется их засушливостью и коротким вегетационным периодом. Показательно, что 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 виды рода *Chersodromia*: в том числе эндемичные *Ch. isabellae* и *Ch. nikolayi*.

2. Аридные редколесья и нагорно-ксерофитная растительность. Этот ландшафтный тип часто соседствует со степями и полупустынями, но в то же время может прилегать и к формациям широколиственного леса. Фриганоидная растительность и шибляки представлены как в западной, так и в восточной части Кавказа, высоты их расположения различны, однако чаще они распространены в предгорьях. Эти формации, также как степи и полупустыни, отличает ксерофильность.

Население обитающих здесь эмпидоидов сходным образом не отличается высоким биоразнообразием и насчитывает 49 видов. Среди них 32 вида из 3 родов относятся к Empididae и 17 видов из 8 родов – к Nybotidae. Только в данном типе сообществ встречается 3 вида (6 %): такой низкий показатель «уникальности» мы связываем с общностью обитания

большинства из встречающихся здесь таксонов в граничащих с ними предгорных широколиственных лесах с одной стороны, и в прилегающих степных типах ландшафтов – с другой. Типичными 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. В данный тип ландшафтов были объединены равнинные и низкогорные лесонасаждения, расположенные на небольшой высоте над уровнем моря, и характеризующиеся довольно сходными условиями. Сюда относятся равнинные пойменные леса, сложенные в-основном ивами и тополем серебристым (осиной) низинные болотистые леса – преимущественно ольховники, равнинные искусственные лесонасаждения и лесопарки, предгорная лесостепь и широколиственные леса с участием дуба, граба, каштана и др., тугайные леса, распространенные полосой вдоль русел рек в безлесных районах. Кроме этого, сюда отнесены субтропические смешанные леса встречаются в предгорьях и низменных районах Западного Закавказья. В связи с тем, что лесонасаждения формируют особый микроклимат, зачастую в таких сообществах способны обитать и некоторые горнолесные виды. В особенности наглядным примером является интразональность некоторых неморальных эмпидоидей, которые по лесонасаждениям могут далеко проникать в равнинные степные зоны Кавказа. К таковым, например, относятся *Empis ptilocnemis*, *E. socrus*, *E. alanica*, *E. grichanovi*, *E. zamotajlovi*, *Rhamphomyia sulcata*, *Trichina elongata*, *Hybos femoratus*, *Tachypeza nubila*, *Tachydromia arrogans*, *Platypalpus pectoralis*. Эти виды широко распространены как в самих лесных сообществах, так и во всевозможных рефугиумах – парках, ботанических садах, полезащитных лесополосах и др.

Общее разнообразие эмпидоидов в данном типе ландшафтов значительно богаче, чем в описанных выше двух типах преимущественно открытых равнинных сообществах. Всего здесь зарегистрировано 120 видов

из 19 родов, среди которых к Empididae относятся 85 видов из 8 родов, 1 вид из Atelestidae и 34 вида из 10 родов Hybotidae. Самобытность равнинных и низкогорных широколиственных лесов формируют 24 вида, обитающих только в данном типе сообществ, что составляет 20 %. Из них в качестве маркерных таксонов следует отметить такие эндемичные виды, как: охраняемый на территории Краснодарского края таксон *Empis apicalis*, уникальный в группе *Empis-pennipes* вид, единственный представитель с желтым телом, закавказский *E. batumiensis*, характерный предгорный абсолютно 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. Находясь на высотах от 1000-1200 м н.у.м, описываемые ландшафты характеризуются мягким климатом, пониженной температурой (на 6-10 °С по сравнению с равнинами), высокой влажностью, большим числом всевозможных постоянных и временных водоемов, не пересыхающих даже в разгар летнего периода. Среди лесообразующих пород здесь доминируют смешанные буково-пихтовые леса, лежащие почти целиком в пределах среднегорного пояса. Граница среднегорных смешанных лесов с равнинными и низкогорными широколиственными лесами часто нечеткая и размытая, это связано с взаимным проникновением указанных типов сообществ друг в друга, происходящее по-разному на разных высотах в зависимости от локальных условий климата, экспозиций горных склонов и т.д. С другой стороны в высокогорной зоне смешанные леса граничат с субальпийским высокотравьем, обычно посредством неширокой буферной зоны высокогорного криволесья.

Население эмпидоидов среднегорных смешанных лесов отличается максимальным разнообразием в пределах Кавказа: здесь выявлено 146 видов. К семейству Empididae из них относятся 86 видов из 13 родов, к Hybotidae

принадлежат 56 видов из 14 родов, Brachystomatidae представлены 3 видами из 3 родов и 1 вид относится к семейству Atelestidae. Самобытность населения смешанных лесов формируют 34 вида, что составляет 23,3 %. Среди обитающих здесь эмпидоидов многие являются эндемичными для Кавказа видами. В качестве маркерных таксонов нами выделены следующие из них: типичный обитатель среднегорных водотоков, массовый вид *Hilara caucasica* и гораздо более редкие *H. psequashae* и *Hemerodromia illiesi*, типичные обитатели среднегорных полей и опушечных формаций *Empis kamyschanovensis* и *E. mezikhi*, *Euthyneura zaitsevi*, *Platypalpus akhunensis*, *Platypalpus kamyschanovensis*, *Platypalpus negrobovi*, субэндемичные *Chvalaea sopiana*, *Tachypeza yinyang*, а также распространенные за пределами Кавказа реликтовые представители эмпидоидов *Hormopeza obliterated*, *Dryodromia testacea*, *Gloma fuscipennis*, *Heleodromia immaculata*, *Atelestus pulicarius*, *Elaphropeza ehippiata*.

5. Высокогорное криволесье, субальпийские и альпийские луга. К этому типу ландшафтов отнесены высокогорные (расположенные на высоте свыше 1700-2000 м) субальпийские и альпийские луга, ковры и прилегающие к ним биотопы: ручьи, окрестности ледников и снежников, высокогорные каменные завалы и др. Сюда же относятся и высокогорные криволесья – сообщества, сложенные высокогорными видами березы, клена, сосны, можжевельника, рододендрона и пр. Криволесья отличаются значительной прозрачностью и включают в свой состав элементы субальпийской флоры, тем самым их сходство с высокогорными лугами значительно большее, чем с лежащими ниже сообществами смешанных горных лесов. Суровый климат и короткий вегетационный период, длящийся 3-4 месяца, обуславливает специфические условия существования, однако население обитающих здесь эмпидоидов довольно разнообразно. Таксономический список включает 104 вида, среди которых 72 вида из 11 родов Empididae и 32 вида из 11 родов Nybotidae. Только в данном типе ландшафтов был зарегистрирован 41 вид эмпидоидов – 39,4 %. Маркерными таксонами для данного типа ландшафтов

являются перечисленные ниже эндемичные кавказские виды: эмпидоиды, характерные для высокогорных рек и ручьев: *Hilara arkhyziensis*, *H. azauensis*, *H. bartáki*, *Trichoclinocera grichanovi*, *Wiedemannia ivkovicæ*, *W. nartshukæ*; виды, свойственные высококотравью субальпийских лугов *Empis abagoensis*, *E. arkhyziensis*, *E. caucasidécora*, *E. caucasimontanus*, *E. caucasipennipes*, *E. cherkessica*, *E. longiphallus*, *E. planti*, *E. annæ*, *E. teberdaensis*, *Rhamphomyia dombai*, *Rh. drahomiræ*, *Rh. teberdana*, *Platypalpus gazaryani*, *Tachydromia gorodkovi*.

В Приложении В диссертации различными цветами выделены таксоны, обитающие в одном, двух, трех и четырех типах ландшафтов Кавказа. Анализ населений эмпидоидов различных типов ландшафтов показывает значительную степень их топической приуроченности в целом. Так среди них полностью отсутствуют азональные виды, способные одновременно обитать во всех типах ландшафтов. В качестве примера для сравнения можно привести семейство Syrphidae, хорошо изученное на территории Кавказа. Так, среди журчалок Северо-Западного Кавказа, фауна которых насчитывает 257 видов, 31 таксон (12 %) относятся к азональным политопным видам, обитающим во всех типах ландшафтов (Кустов, 2003). Этот пример иллюстрирует большую ландшафтную приуроченность эмпидоидов. Показательно, что среди журчалок основную часть азональных видов составляют таксоны с хищными личинками, что также характерно большинству эмпидоидов.

Среди эмпидоидов только 10 видов встречаются в четырех из пяти основных ландшафтных типов, что составляет 3,8 % от фауны Кавказа. Также незначительно число видов, совместно обитающих в трех типах кавказских ландшафтов, которых всего 28 видов (10,6 %). При этом максимальное число видов эмпидоидов – 121 (45,8 %), т.е. почти половина таксонов, встречено только в одном типе ландшафта и немногим меньше – 105 видов (39,8 %) обитает в двух типах ландшафтов, в абсолютном большинстве случаев – соседних.

Подводя итог сказанному выше, можно утверждать, что эмпидоиды на Кавказе в целом являются стенотопной группой, большинство представителей которой обитает в одном или двух близких типов ландшафтов (85,6 %). Наиболее вероятными причинами этого могут быть анатомо-физиологические особенности, обуславливающие обитание большинства представителей только в условиях повышенного увлажнения: более тонкая кутикула, особенности строения эпикутикулы и др., однако специальных исследований этого вопроса не проводилось. В связи с тем, что абсолютное большинство (если не все) эмпидоидов являются хищниками на личиночной стадии, среди которых не известны монофаги или узкие олигофаги, объяснение стенотопности трофическими предпочтениями личинок выглядит маловероятным, однако следует отметить, что сведений по этому вопросу сегодня недостаточно. Обращает на себя внимание также то, что эмпидоиды – обитатели равнинных и предгорных открытых ландшафтов, характеризуются сравнительно крупными размерами, крепкими покровами с более крупными щетинками (*Empis tessellata*, *E. femorata*, *E. albicans*, *E. eumera* и др.). Возможно, это может указывать на пути идиоадаптаций равнинных видов, активно конкурирующих с другими активными хищниками – ктырями (*Asilidae*) и стремящихся выйти за пределы размерного «оптимума выедания», т.е. это может быть следствием острой межвидовой конкуренции. Также показательно, что представители подродов рода *Empis*, характеризующихся наиболее крупными представителями – *Euempis*, *Polyblepharis*, *Pachymeria*, являются обитателями открытых пространств равнин и предгорий, а те немногочисленные виды, которые встречаются в горах, регистрируются не под пологом леса и на опушках, а на открытых послелесных и субальпийских лугах: *Empis (Polyblepharis) crassa*, *E. (Pachymeria) ptilocnemis*, где они также сосуществуют с ктырями.

Соотношение долей таксонов кавказской фауны эмпидоидов, обитающих в одном и более типах ландшафтов, показано на рисунке 7.4.

Проанализировав население укрупненных ландшафтных групп на Кавказе, нами была поставлена задача оценить их сходство друг с другом, для чего был проведен кластерный анализ. В качестве значений были использованы строки – виды с их встречаемостью в тех или иных типах ландшафтов, в качестве переменных – столбцы (сами ландшафты). На рисунке 7.5 графически показаны результаты анализа.

Максимальным сходством характеризуются ландшафты степных и полупустынных сообществ с ландшафтами аридных редколесий и нагорно-ксерофитной растительности, которые объединяются на расстоянии 7,5 условных единиц.

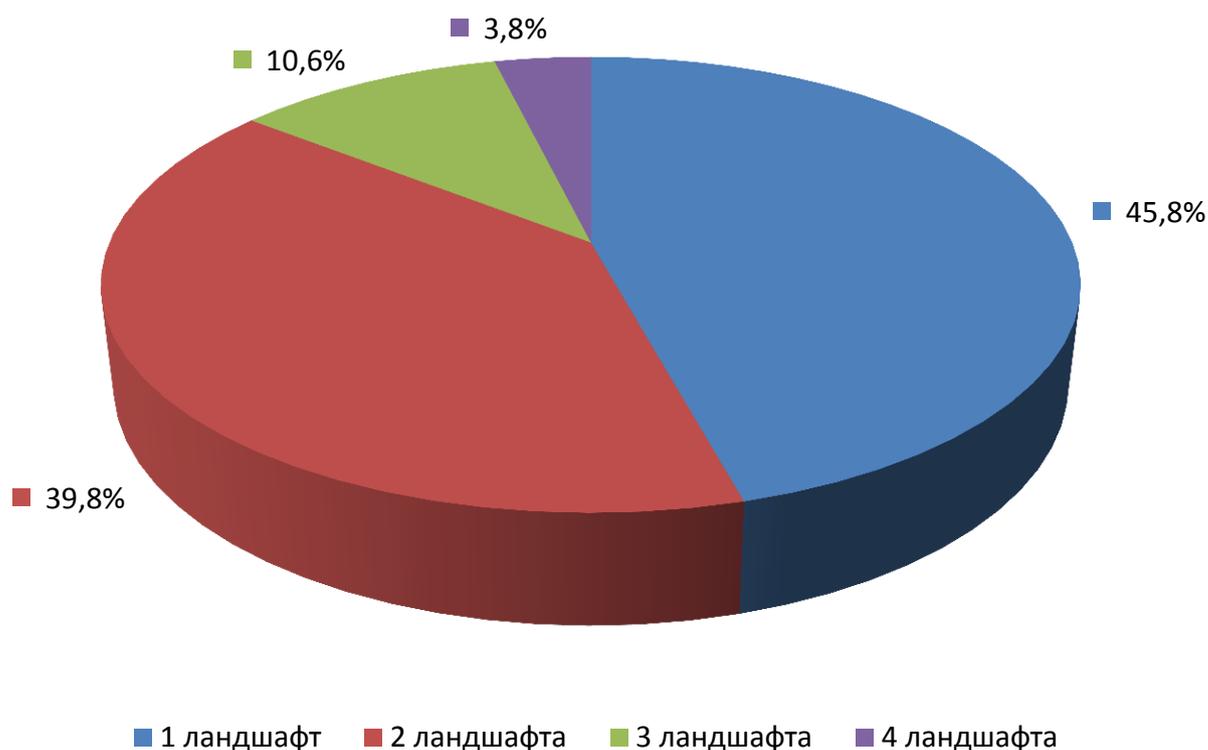


Рисунок 7.4. – Соотношение долей таксонов фауны эмпидоидов Кавказа, обитающих в одном и более типах ландшафтов.

Эта группа сходна с другими пространственно прилегающими сообществами – ландшафтами равнинных и низкогорных широколиственные

леса на расстоянии объединения 9.4. На расстоянии объединения 11.1-11.2 к этому кластеру последовательно присоединились ландшафты среднегорных смешанных лесов и высокогорных криволесий, субальпийских и альпийских лугов.

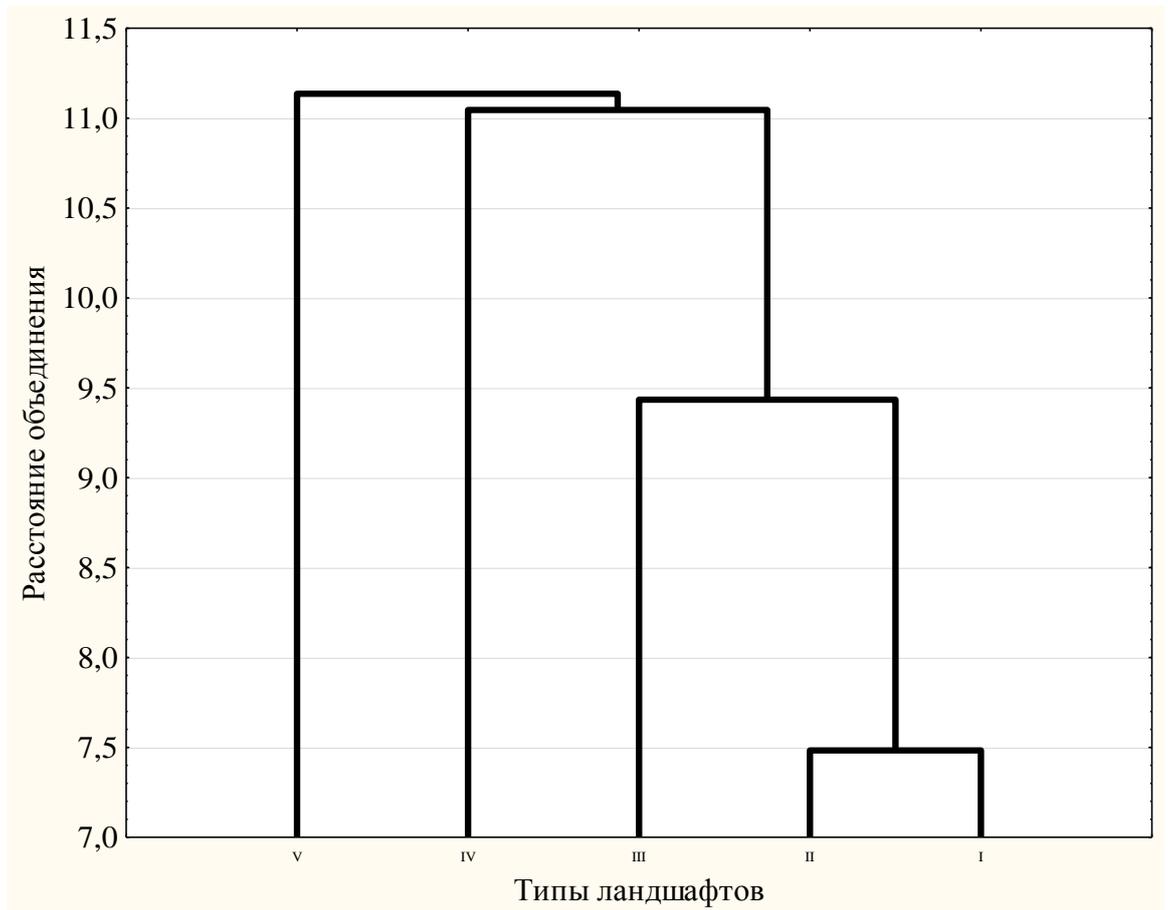


Рисунок 7.5 – Дендрограмма фаунистического сходства населений эмпидоидов различных ландшафтов Кавказа, рассчитанная методом полной связи (манхэттенское расстояние). I – ландшафты степных и полупустынных сообществ; II – аридные редколесья и нагорно-ксерофитная растительность; III – равнинные и низкогорные широколиственные леса; IV – среднегорные смешанные леса; V – высокогорное криволесье, субальпийские и альпийские луга.

Кластеризация иллюстрирует важную роль высотно-поясной составляющей в ландшафтном распределении эмпидоидов: три ступени объединения ландшафтов на расстояниях объединения 7.5 (первый), 9.4 (второй), 11.1-11.2 (третий) соответствует ландшафтам равнин и предгорий (первый), низкогорий и частично среднегорий (второй) и среднегорий и высокогорий (третий). Обращает на себя внимание, что ожидаемая кластеризация обоих типов лесных сообществ на близком уровне объединения не состоялась, демонстрируя важность «горного» фактора – пониженной температуры и повышенной влажности и его значения в распределении эмпидоидов на Кавказе.

7.4 Экологические группы эмпидоидов

Проведение анализа высотно-поясного и ландшафтного распределения эмпидоидов дало нам определенную экологическую характеристику фауны, построенную с точки зрения познания картины их таксономического богатства в различных горных поясах и типах сообществ. Следующим шагом стала попытка распределения эмпидоидов исследуемого региона на основе общности ландшафтных и топических предпочтений. Подобных работ для эмпидоидов не проводилось, в литературе указываются лишь некоторые «надтаксономические» названия, например «водные эмпидиды». Выделение экологических групп эмпидоидов, даже на примере отдельно взятых регионов, не предпринималось, единственная публикация относится к Кавказу (Кустов, 2013в). В обзорных работах, посвященных эмпидоидам отдельных стран, регионов или экосистем, авторы ограничивались лишь общими фразами: «неморальная группа» преимущественно лесные виды», «наиболее разнообразные и обильные мухи в умеренных зонах» (Delettre et al., 1998) и др. При исследовании небольших локалитетов, включающих несколько биотопов показывалась тенденция имаго эмпидоидов концентрироваться на лесных участках и вблизи водоемов, в отличие от биотопов других типов (Delettre et al., 1992). Имеются отдельные работы,

посвященные экологии водных эмпидид, преимущественно с территории Европы (Niesiolowski, 1992; Wagner, Gathmann, 1996; Ivković, et al., 2013a; 2013b; 2014). Лишь немногие исследования посвящаются комплексному экологическому анализу фауны эмпидоидов на значительной по площади территории, и те относятся к новейшей истории изучения группы. Так, например А. Плант и др. подробно проанализировали структуру сообществ и высотно-поясное распределение эмпидоидов Тайланда (Plant et al., 2011).

В то же время вопросы фенологии, брачного и трофического поведения имаго, зачастую подробно рассматриваются, например, для Фенноскандии (Chvála, 1983; 1994), Великобритании (Plant, 2003), некоторых регионов России (Погонин, Шамшев, 2008). В ряде исследований эмпидиды показаны как ключевой компонент сети опылителей горных и высокогорных лугов, предлагаются даже в качестве ключевой группы для познания взаимоотношений между энтомофильными растениями и опылителями, их коэволюции в целом (Lefebvre et al., 2014).

В нашей работе мы выделяем несколько групп эмпидоидных двукрылых, отличающихся особыми топическими предпочтениями. Представленная ниже характеристика основана на анализе их ландшафтной и биотопической приуроченности на родовом, подродовом и видовом уровнях. Нами были выделены следующие группы эмпидоидов, характерных для основных типов ландшафтов: прибрежные, степные, шибляковые, плейстонные, водные эмпидиды, лесные и субальпийские; их соотношение в фауне Кавказа показано на рисунке 7.6.

Прибрежные. Небольшая мезофильная группа, включающая 7 видов, принадлежащих только к семейству Hybotidae: 1 вид рода *Crossopalpus* – *C. aeneus*, 6 видов рода *Chersodromia*: *Ch. pontica*, *Ch. nikolayi*, *Ch. nigrosetosa*, *Ch. isabellae*, *Ch. curtipennis*, *Ch. caucasica*. Эти таксоны характерны для песчаных побережий Азовского, Чёрного и Каспийского морей, также встречающиеся по берегам лиманов. Мухи хищничают в прибрежной полосе на песке и почве, как на открытых участках, так и под или на травостое

прибрежной растительности (тростника, горчицы морской, солодки, злаках и др.).

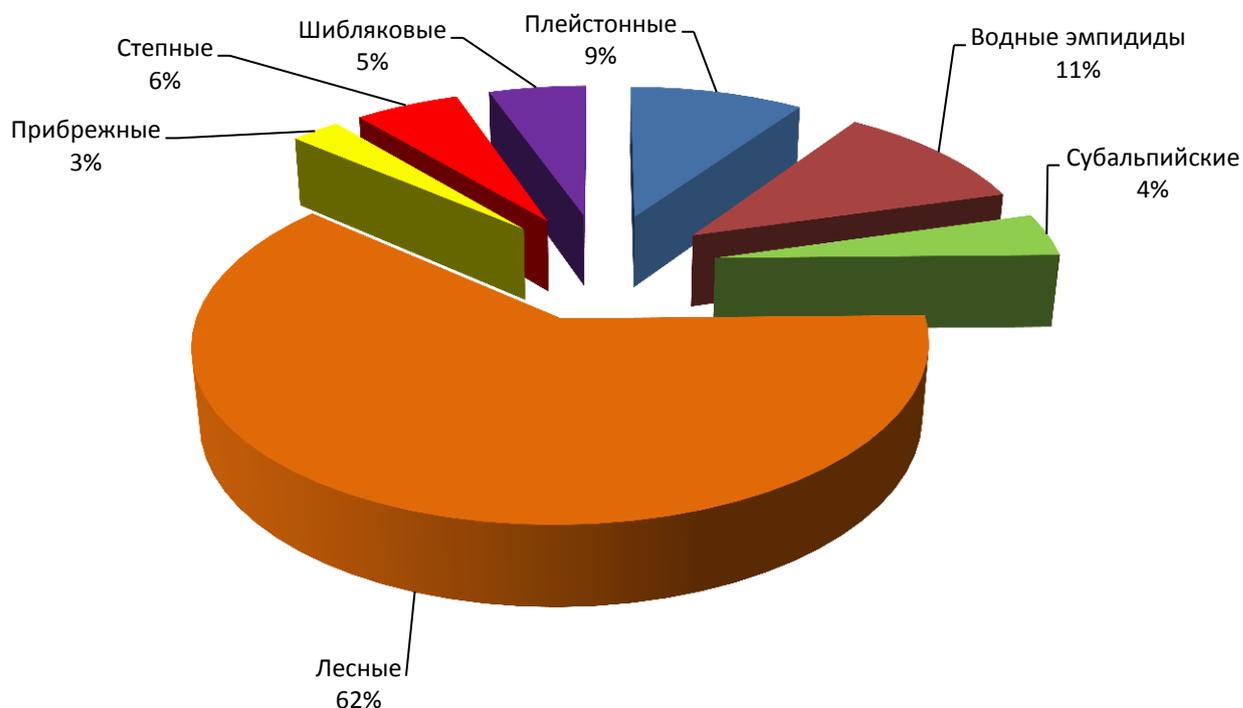


Рисунок 7.6 – Доли эмпидоидов Кавказа из различных групп.

Степные. Это небольшая и четко обособленная группа из 15 ксеромезофильных видов эмпидоидов, характеризующаяся обитанием в травостое степной растительности и в экотопах степей. Сюда относятся 7 видов семейства Empididae рода *Empis* из подродов: *Euempis* – *E. pleurica*, *Polyblepharis* – *E. albicans*, *E. azerbaijanica*, *E. candidata*, *E. eumera*, *E. haemi*, *E. skufini*, 1 вид из номинативного подрода *E. temryukiensis*. Среди Hybotidae к этой группе принадлежат 8 видов рода *Platypalpus* – *P. arzanovi*, *P. collini*, *P. infectus*, *P. pallidiventris*, *P. subcaucasicus*, *P. ruficornis*, *Pl. albicornis* и *Pl. longiseta*. Следует оговориться, что большинство степных видов охотно держатся на скудной кустарниковой и древесной растительности кавказских степей, в случае ее наличия.

Шибляковые. К данной группе отнесены 14 преимущественно ксеромезофильных видов, обитающих на разреженных лесных ландшафтах

средиземноморского типа. Среди Empididae это 12 представителей из различных подродов рода *Empis*, таких как *Euempis* – *E. calcarata*, *E. sericans*; *Pachymeria* – *E. contigua*, *E. mediterranea*, *E. subclavata*; *Polyblepharis* – *E. azerbaijanica*, *E. talyshensis*; *Leptempis* – *E. nagalevskii*, *E. tatyanae*; из номинативного подрода – *E. genualis*, *E. xanthopoda*; из подрода *Xanthempis* – *E. assalemensis*. В семействе Hybotidae к данной группе можно отнести 2 вида – *Platypalpus luteolus* и *P. pseudosilvahumidus*. Все перечисленные виды могут обитать и в сопряженных с шибляковыми типами ландшафтов – в равнинных лесонасаждениях, некоторые попадаются на степных участках. Однако максимальные показатели численности они демонстрируют именно в шибляковых типах сообществ.

Плейстонные. К данной группе относятся 25 мезофильных видов эмпидид, все они принадлежат к роду *Hilara* (Empididae) за исключением единственного вида этого рода – *Hilara galactoptera*, встречающегося вдали от водоемов. Они образуют рои над поверхностью воды или в непосредственной близости от неё, эти таксоны трофически связаны с поверхностью воды. Имаго *Hilara* используют в качестве брачных подарков упавших на поверхность воды насекомых и других мелких беспозвоночных, которых разыскивают, совершая различные, зачастую сложные движения, почти или слегка касаясь поверхностной плёнки; кроме этого, они способны выхватывать из воды эпинеистонных личинок насекомых. Некоторых видов можно встретить питающимися нектаром цветковых растений вблизи водоёмов. Данная группа является неоднородной: здесь выделяются виды, предпочитающие водоёмы различных режимов и различных высотных поясов, однако некоторые из них все же являются интразональными.

Водные эмпидиды. Данная группа традиционно объединяет эмпидоидов из двух подсемейств Empididae – Clinocerinae (рода *Dolichocephala*, *Clinocera*, *Kowarzia*, *Wiedemannia*) и Hemerodromiinae (рода *Hemerodromia*, *Chelifera*, *Chelipoda*) – всего она представлена 29 мезогигрофильными видами из 9 родов. Виды Clinocerinae являются

типичными обитателями зоны заплеска и брызг, они встречаются на водопадах, перекатах, в местах уреза воды на ручьях и речках с быстрым течением, где выхватывают мелких животных, приносимых брызгами. Виды же *Nemerodromiinae* – околородные хищники, осуществляющие активный поиск добычи по берегам водоёмов, как на камнях и грунте, так и на растительности. В то же время представители обоих семейств на личиночной стадии связаны с водной средой: развиваются в воде (гидробионты) либо насыщенных водой прибрежных почвах (гелобионты). Водные эмпииды, как правило, интразональны, однако на равнинах они практически не встречаются, в то же время, являясь обычным компонентом фауны горных водотоков в различных высотных поясах.

Лесные (дендрофилы и хортофилы). К данной группе относятся 162 мезофильных вида, встречающиеся в сообществах широколиственных и смешанных лесов. Эти таксоны предпочитают держаться и питаться на стволах и ветвях деревьев (дендрофилы), либо преимущественно на травянистой растительности (хортофилы).

К группе дендрофилов принадлежат небольшое число *Huobotidae* – 8 видов, являющиеся стволовыми хищниками: это представители родов *Tachyzeza* (6 видов) и некоторых *Tachydromyia* (2 вида). Имаго встречаются на стволах и ветвях деревьев, бродящие в поисках мелких беспозвоночных, преимущественно коллембол. Обитают в лесных массивах различного генезиса на разных высотах.

Группа хортофилов, включающая 154 вида, несмотря на значительное разнообразие, характеризуется приверженностью к опушечным формациям лесов любого происхождения – от пойменных равнинных лесов и искусственных лесонасаждений до естественных горнолесных комплексов, вплоть до высокогорного криволеся. Объединяющим фактором здесь являются особенности роения и питания видов, которое происходит в подпологом леса, либо на разреженных его участках – опушках, полянах, заросших лесных дорогах и др. Абсолютное их большинство трофически

связаны с цветущими растениями и используют нектар в качестве дополнительного питания, либо хищничают здесь же, на растениях. Сюда относятся и единственный вид рода *Atelestus* (Atelestidae), и 3 вида из 3 родов Brachystomatidae (*Trichopeza*, *Gloma* и *Heleodromia*), среди Empididae к этой группе принадлежит абсолютное большинство (68 видов) рода *Empis*, *Hilara* (1 вид), *Rhamphomyia* (24 вида), а также виды из архаичных родов *Anthepiscopus* (1), *Iteaphila* (2) и *Hormopeza* (1). Широко представлены и виды семейства Hybotidae – *Trichina* (2), *Trichinomyia* (1), *Bicellaria* (6), *Oedalea* (5), *Euthyneura* (2), *Ocydromia* (1), *Leptopeza* (1), *Oropezella* (1), *Symballophthalmus* (2), *Platypalpus* (24), *Drapetis* (1), *Crossopalpus* (2), *Elaphropeza* (1), *Hybos* (3), *Chvalaea* (1). Само собой разумеется, что имеется ряд различий среди населения лесных хортофилов для различных высотных поясов и экспозиций склонов, однако многие виды являются общими, а имеющиеся различия носят фенологический характер.

Субальпийские (хортофилы и литофилы). Население эмпидид субальпийских сообществ составляет 11 мезофильных видов, обитающих в травостое субальпийской растительности и изредко способных встречаться в зоне альпийских ковров (хортофилы), либо живущих и охотящихся на каменистых участках (литофилы).

Население субальпийских эмпидоидов имеет значительное сходство с таковым для опушек леса и лесных полей среднегорного и даже низкогорного поясов. Своеобразие данного ландшафтного комплекса формируют лишь 8 видов из родов *Empis* – подроды *Pachymeria* (1), *Polyblepharis* (1), *Empis* (3) (Empididae) и 3 вида рода *Platypalpus* (Hybotidae). Незначительная часть видов, характерных для субальпийского пояса, встречается и на альпийском разнотравье.

Своеобразие субальпийского и альпийского пейзажа, образованного в ряде локалитетов отвалами скальной породы, покрытых лишайником, сформировали здесь специфический комплекс населения литофильных

беспозвоночных, среди которых 3 вида Hybotidae из рода являются активными хищниками. Все они относятся к роду *Tachydromyia*.

Таким образом, мухи-эмпидиды (в широком смысле), обитая в различных типах ландшафтов на территории Кавказа, составляют, по меньшей мере, 7 основных экологических групп. Наиболее значительной по таксономическому разнообразию является группа лесных видов, объединяющая 162 таксона, что составляет 62% от всей выявленной фауны Кавказа.

7.5 Трофические связи

Эмидоиды, несомненно, являются одним из важных компонентов трофических цепей, и вносят свой вклад в процесс саморегуляции экосистем. Особенно это относится к горнолесным и субальпийским ландшафтам, где видовое разнообразие и численность представителей этой группы особенно велики. В то же время изучение трофических связей эмидоидов как на имагинальной, так и на преимагинальной фазах, только начаты, а для представителей большинства родов они не полны, либо вообще отсутствуют. Ввиду сравнительно слабой изученности эмидоидов, большинство исследований этой группы посвящены описанию новых видов, публикации региональных и субрегиональных ключей и обзоров, каталогизации; значительно меньше сведений по фенологии, брачному поведению и особенностям пространственного распределения. Опубликованных данных по трофическим связям имаго и, в особенности, личинок эмидоидов очень мало.

Трофические связи преимагинальных и имагинальных стадий у эмидоидов могут различаться. Изначальный тип питания – хищничество, сохранился, по-видимому, у ювенильных стадий эмидоидов, в то время как у имаго хищничество может дополняться другими типами диеты, либо быть исключено вовсе.

Преимагинальные стадии эмпидоидов на Кавказе специально не изучались, общие сведения были почерпнуты из различных литературных источников. Некоторые из исследованных на территории Европы видов обитают также и на Кавказе, что позволяет провести параллели в их отношении, однако для большинства таксонов изучение преимагинальных фаз, как вообще, так и в регионе в частности, является делом будущего.

Первое серьезное обобщение опубликованных ранее работ по преимагинальным стадиям было приведено Смитом (Smith, 1969), где им был представлен ключ для определения преимагинальных стадий и пупариев для некоторых видов. В 1971 г. Трехен (Trehen, 1971) выпустил заметку по морфологии и экологии некоторых почвенных видов эмпидид, преимущественно рода *Hilara*. Позднее Бриндл (Brindle, 1973) опубликовал ключ для 4-х обитающих на территории Великобритании представителей подсемейства *Nemerodromyinae* (Empididae). Более развернутую характеристику преимагинальных стадий эмпидоидов в своей монографии привел Хвала (Chvála, 1983), где он обобщил существующие на момент выхода работы сведения и дополняет их данными своих исследований. Он утверждает, что абсолютное большинство видов эмпидоидов являются обитателями почвы, однако также встречаются в листовном опаде, детрите, навозе, во мхе, под корой, в гниющей древесине и некоторые ведут водный образ жизни. Большинство видов зимуют на стадии личинки, которые весной окукливаются, этот период продолжается 1-2 недели. Среди Empididae личинки *Clinocerinae* и *Nemerodromyinae* ведут главным образом водный образ жизни. Хвала утверждал, что, несмотря на недостаток сведений о питании личинок для большинства известных эмпидоидов, скорее всего, все они являются хищниками. Он привел в пример, что в неволе личинки эмпидоидов питаются нарезанными личинками других насекомых, а также могут быть каннибалами. Для *Ocydromiinae* (Hybotidae) отмечается обитание в гниющей древесине и в навозе, где они хищничают.

Представители подсемейства Empidinae (*Empis*, *Rhamphomyia*, *Hilara*) являются преимущественно обитателями почвы, кроме некоторых видов, таких как *Rhamphomyia marginata*, обитающей в гниющей древесине, или, например, *Hilara lurida*, личинки которой были обнаружены Чендлером в гниющей древесине на пляже (Chandler, 1972). Однако в более поздних монографиях, посвященных роду *Hilara* и опубликованных М. Хвалой по Скандинавии и Средиземноморью (2005, 2008) трофические связи личиночных стадий не рассматриваются вообще. Касательно рода *Empis* в своей монографии по Скандинавии Хвала указывает на практически полное отсутствие сведений по трофическим связям личиночных стадий, однако также указывает на исключительно хищный образ жизни.

Личинки водных эмпидид изучены полнее. Так, Кнустон и Флинт (Knutson, Flint, 1971; 1979) находили личинок и куколок *Neoplasta* и представителей других родов неарктических водных эмпидид в куколках ручейников из семейств Rhyacophilidae и Glossosomatidae. На территории Палеарктики, в Европе, Вайллант (Vaillant, 1967) произвел даже экологическое зонирование личинок видов рода *Wiedemannia*, обитающих в ручьях и реках Франции. Вагнер и Гатхман (Wagner, Gathmann, 1996) приводят сведения по личиночным стадиям водных эмпидид на территории Германии – они указали особенности их распространения и питания. Опираясь также на более ранние работы Вайланта (Vaillant, 1952; 1953; 1967) и приводя свои сведения, они показали, что все водные эмпидиды являются хищниками, обитающими под водой на камнях, обильно увлажненном мхе в речках и ручьях, где охотятся на личинок различных двукрылых – преимущественно на Simuliidae, Chironomidae, и других мелких насекомых. Таким образом, сведения по трофическим связям преимагинальных стадий водных эмпидид почерпнуты преимущественно из работ Вайланта и Вагнера середины-конца XX века. В Восточной Европе подробное исследование водных эмпидид провел польский исследователь Ниесиоловски, которых в 1992 опубликовал монографию, где им рассмотрены особенности

морфологии и экологии преимагинальных стадий (Niesiolowski, 1992). В целом известно, что доля водных личинок у представителей семейства Empididae в Палеарктике составляет 23 % (Кривошеина, 2005). На территории России специальных исследований преимагинальных стадий водных эмпидид, в том числе различных аспектов их биологии и экологии не проводилось.

Трофические связи имаго эмпидоидов и их брачное поведение в дальнейшем рассматриваются нами параллельно в связи с тем, что в процессе реализации их жизненного цикла наблюдается такая особенность, как преподношение самцом самке «брачного подарка» перед копуляцией и его поимка и спаривание тесно связаны с процессом питания. Несомненно, что и самцы и самки питаются на цветках вне брачного периода. Традиционно считается, что у эмпидоидов, как и у представителей других членистоногих со сходным типом брачного поведения, употребление самкой в пищу добычи при копуляции способствует успешному созреванию оплодотворенных яйцеклеток (Chvála, 1994). При этом питание самого самца отловленной добычей ставится под сомнение (Chvála, 1983). Однако наши данные позволяют все же констатировать питание самцов пойманной добычей, что наблюдалось у вида *Empis crassa*.

Среди эмпидид также известны случаи «надувательства» – дарения самке самцом «пустого» подарка, произведенного из секретлируемых шелковых нитей (Sadowski et al., 1999).

Несомненно, именно хищничество было первичным способом питания для Asiloidea и Empidoidea, а питание нектаром стало вторичным и эволюционировало от первичной зоофагии в различных группах эмпидоидов (Chvála, 1983). Хвала предположил, что отсутствие покрытосеменных в период позднего мезозоя – времени происхождения эмпидоидов, исключало первоначальную возможность питания нектаром цветков (Chvála, 1976). В свою очередь, Доунес и Смит (Downes, Smith, 1969) высказали мнение, что

питание пыльцой, которая также как и добыча богатой протеином, могло достаточно легко возникнуть от зоофагии или некрофагии.

Хищничество, широко распространенное среди двукрылых в целом как на имагинальной, так и на личиночной фазах (Кривошеина, Кривошеина, 2015), по-прежнему является основным типом питания у эмпидоидов, а для множества представителей – единственным способом питания. Однако в целом, среди кавказских таксонов наблюдается значительное разнообразие способов добычи пищи и их сочетания. Для абсолютного большинства *Hybotidae* посещение цветков – это редкое исключение, а в случае такого посещения некоторые виды используют соцветия не для питания нектаром, а для охоты на опылителей, как например, *Platypalpus vegrandis* (Grootaert et al., 2012).

Для большинства *Empididae* (подсемейство *Empidinae*) характерно двойственное питание, при котором представители являются типичными посетителями цветков и хищничество у них наблюдается лишь в процессе спаривания, когда самец преподносит самке «подарок». Перед спариванием самка начинает питаться подарком сразу после его преподнесения, а самец, в это время, инициирует процесс копуляции: передней парой ног он цепляется за субстрат (травинка, лист, ветка и пр.), а двумя другими парами удерживает самку. Типичным двойственным питанием отличаются большинство видов рода *Empis* – этот таксон в составе всех подродов можно отнести к основной группе посетителей цветков; в меньшей степени это утверждение относится к *Rhamphomyia* и *Hilara*, среди которых посещение цветков может быть как основным, так не основным типом дополнительного питания. Виды из подсемейств *Nemerodromiinae* и *Clinocerinae*, обитающие на Кавказе, не регистрировались нами на цветах, все *Nemerodromiinae* – активные хищники, а для *Clinocerinae* отмечено как хищное питание, так и некрофагия.

Ниже представлены сведения наблюдений за процессом питания и брачным поведением эмпидоидов Кавказа. На примере различных видов – представителей отдельных семейств, родов и подродов, показаны основные

трофические предпочтения. Описание сопровождается оригинальными авторскими фотографиями, приведенными в Приложении Г диссертации.

Семейство Empididae.

Так, имаго представителей подрода *Xanthempis*, отличающиеся желтой окраской тела, обитают в подлеске, на разреженных участках леса и опушках от равнин до высокогорий, встречаясь на листьях деревьев и трав, обычно на высоте 0,5–1,5 м от земли. Обычно эти мухи не встречаются на значительной высоте над землей, т.к. это единственная группа рода, у представителей которой не наблюдается роение, а спаривание происходит на земле или в непосредственной близости – на стеблях и листьях растений. Представители подрода имеют смешанное питание и посещают цветы и соцветия преимущественно жёлтого цвета, реже сиреневые, бордовые и белые, где они отмечаются как активные нектаротрофы. Эти мухи наблюдались чаще всего на цветах дороникума (*Doronicum orientale*), растений родов *Inula* и *Senecio*: на *I. helenium* в низкогорьях и среднегорьях, в высокогорном криволесье, на субальпийских и альпийских лугах на (*I. grandiflora*) и (*S. rhombifolium*), также отмечены на горце мясокрасном (*Bistorta carnea*) и валериане колхидской (*Valeriana colchica*). Здесь же *Xanthempis* хищничают, нападая на двукрылых с мягкими покровами, преимущественно длинноусых (рисунки Г.1-2 Приложения Г). Сами они также становятся жертвами более крупных видов эмпидид, в частности представителей подрода *Leptempis* Collin (Кустов, Гладун, 2011) или видов рода *Rhamphomyia* (рисунок Г.43).

Информация о трофических связях представителей подрода *Leptempis* очень скудна. Отмечалось, что самцы и самки *Leptempis* часто обнаруживаются на цветках (Dzhambazov, Teneva, 2000, 2002). Мы многократно фиксировали питание нектаром у различных видов подрода (рисунки Г.3-4) на цветках и соцветиях различных растений, среди которых предпочтение отдается астровым. Обладая сравнительно коротким хоботком, они предпочитают цветки с открытыми и доступными нектарниками.

Брачное поведение пока описано только для одного вида подрода – *E. confusa* Loew, 1865, у которого наблюдалось роение самцов (Chvála, 1980). Наблюдения за кавказскими *Leptempis* показали, что для них не характерны массовые рои, их роение кратковременно и включает обычно 3-5, реже до 10 особей, которые после непродолжительного совместного полета присаживаются на окружающую растительность (рисунок Г.5). Так у *E. afipsiensis* в различных участках ареала мы наблюдали роение, которое преимущественно проходит над водой – на высоте 1-3 м над гладью небольших предгорных речек. При этом на соседних участках полей и леса роение практически не фиксировалось. Вероятно, что роение у этого вида инициирует сверкание водной глади. Сами мухи также чаще всего отлавливаются вблизи небольших проточных водоемов. Самцы *Leptempis* в брачный период активно хищничают, заготавливая самке «свадебный подарок». В выборе жертв *Leptempis* предпочитают крупных двукрылых, ею могут стать Lauxaniidae, Stratiomyidae, Rhagionidae, Muscidae, Empididae (рисунки Г.6-8). Известно, что крупный размер жертвы способствует большему успеху самца у самки при спаривании, что было показано на примере вида *E. (Platyptera) borealis* (Svensson, Petersen, 1987).

Виды подрода *Polyblepharis* – крупные представители, встречающиеся от степей (большинство видов) до высокогорий, также демонстрируют двойственность питания. Высокогорный вид *E. crassa* предпочитает опушечные формации среднегорного пояса, послелесные поляны, область высокогорного криволесья и субальпийских лугов. Мухи обычно держатся на травянистой и кустарниковой растительности на высоте 0,5-1,5 м. Вид является активным нектаротрофом, дополнительное питание имаго отмечалось на следующих родах и видах растений: *Centaurea* sp., *Cephalaria gigantea*, *Valeriana* sp., *Carduus* sp., *Polygonum carneum*, *Scabiosa caucasica*, *S. ochroleuca* (рисунки Г.9-10). В целом наиболее предпочтительными для питания являются представители семейств растений Asteraceae, Dipsacaceae, Valerianaceae, Polygonaceae. В течение светового дня в ясную погоду пик

активности приходится на середину дня, после чего начинается спад, лет заканчивается в 17-17.30. В пасмурную погоду мухи были встречены на цветах с 10.00 до 16.00. Кроме того *E. crassa* является активным хищником. Добычей им служат имаго двукрылых, зачастую достигающих размеров самого хищника. В большинстве случаев это представители семейства Bibionidae (рисунок Г.11), массовый лёт которых в регионе наблюдается в период массового лёта *E. crassa*. Отловленные хищником насекомые выступают не только в качестве кормового объекта: самцы используют их в качестве «подарков» самкам, привлекая, таким образом, к процессу спаривания. При спаривании самка потребляет добычу, принесённую самцом (рисунок Г.12). Самцы не летят в обычных устойчивых скоплениях, которые характерны для представителей Empididae в целом. Лёт с «подарком» совершается одиночно в горизонтальном положении, выше растительности, привлекая сидящих на вершинах травянистых растений самок (Кустов, Гладун, 2009).

Степные виды подрода – *E. eumera* и *E. albicans* также активно посещают соцветия и хищничают. Период их активности приходится на апрель-май – время активной вегетации и цветения степи. Эти виды активно посещают цветущие растения, где питаются нектаром, зачастую забираясь в самую глубь соцветия (рисунок Г.13). Самцы заготавливают для самки жертву, в качестве которой могут выступать и особи собственного вида (рисунок Г.14)

Виды подрода *Euempis* в местах своего обитания являются активными посетителями цветковых растений и нектаротрофами. Как хищники *Euempis*, которые сами по себе являются достаточно крупными среди Empididae, охотятся преимущественно на крупную добычу. Нами наблюдались питание представителей этого подрода крупными двукрылыми, а также Hemiptera (жертвами *E. tessellata* становятся клопы из семейства Pentatomidae). Таксоны данного подрода отмечены как каннибалы, питающиеся представителями

своего вида. На рисунках Г.14-16 показаны случаи подобного каннибализма для видов *E. tessellata* и *E. calcarata*.

Значительную активность в посещении цветков и соцветий демонстрируют нам и представители подрода *Pachymeria*. Так, массовый горный вид *E. ptilocnemis*, в большом количестве встречающийся в среднегорном поясе и, особенно, на высокогорных субальпийских лугах, является постоянным посетителем множества видов цветущих растений, здесь же заготавливается и жертва для самки (рисунки Г.17-19). Чаще всего посещаются цветущие растения с желтыми цветками и соцветиями – *Tephrosieris karjagini*, *Lapsana intermedia*, *Inula grandiflora*, *Trollius ranunculinus*, *Telekia speciosa* и др. На равнине и в низкогорном поясе проявляет опылительную активность и хищничает также массовый вид *E. femorata* (рисунок Г.20).

Зачастую виды подродов *Pachymeria*, а также *Kritempis*, по нашим наблюдениям, предпочитают в качестве «свадебного подарка» отлавливать особо крупных двукрылых: размеры жертв могут в 1,5-2 раза превышать, размеры хищников.

На наш взгляд наибольшую приспособленность к питанию нектаром демонстрируют виды номинативного подрода *Empis* (рисунки Г.21-24). В своей монографии Хвала указывает, что виды подрода характеризуются преимущественно двойственным питанием, а спаривание без «свадебного подарка» было отмечено лишь для нескольких таксонов (Chvála, 1994). Однако мы не наблюдали хищничество у большинства видов подрода. Кроме отсутствия факта наблюдений «узких» эмписов со «свадебным подарком» во время роения можно также указать, что многие из них обладают очень длинным и тонким хоботком, идеально подходящим для питания нектаром длинновенчиковых цветков, но мало приспособленным к охоте и питанию добычей (рисунки Г.22-23). Яркой тому иллюстрацией служат виды группы *Empis pennipes*, среди которых длина лабрума может в 3 раза превосходить

высоту головы, как, например, у *E. ladae* (Кустов, Шамшев, 2014). Видимо, основным способом питания «узких» эмписов является нектаротрофия.

Виды рода *Rhamphomyia*, в большинстве своем обладающие достаточно коротким крепким хоботком, в значительно большей степени предпочитают хищное питание посещению цветков. Среди рамфомий только виды из подродов *Lundstroemiella* и *Holoclera* активно посещают цветки растений. Наши наблюдения показали, что большинство рамфомий предпочитают держаться вблизи воды, здесь же они хищничают, при этом, если большинство *Empis* в качестве жертв предпочитают отлавливать различных двукрылых, то среди *Rhamphomyia* охотятся и на представителей других отрядов и подотрядов насекомых, в частности Hymenoptera и Homoptera (Auchenorrhyncha) (рисунки Г.27-29). Кроме этого, нами наблюдались случаи охоты рамфомий (видовую принадлежность установить не удалось) на плейстонофильных личинок насекомых – мухи выхватывали их с поверхности воды.

Виды рода *Hilara* предпочитают держаться в непосредственной близости от водоемов различных типов, где они охотятся или же собирают с поверхности воды упавших насекомых, также многие гильяры – активные посетители цветков, опять-таки находящихся вблизи воды. Среди эмпидид гильяры характеризуются самыми массивными, разнообразными и интересными в плане разнонаправленности движений роями М. Хвала, указывая на то, что роение гильяр является наиболее полно исследованным феноменом среди эмпидид, выделял несколько типов роев: параллельные, перпендикулярные течению воды, и вертикальные (Chvála, 2005). В качестве маркеров в образовании роя Хвала указывает блеск водной глади, однако известны случаи роения над другими субстратами, например, асфальтной дорогой (Goot et al. 2000). В наших исследованиях гильяр мы применяли различные виды блестящих поверхностей для стимуляции формирования роя – полиэтиленовую пленку, разноцветные туристические коврики, серебристые и золотистые термопленки и др. Во всех случаях наблюдалось

образование роев над искусственными поверхностями, что мы использовали для наблюдений и отлова видов – размещение таких материалов вблизи водоемов по собственному усмотрению позволяет в комфортных и сухих условиях проводить длительные наблюдения. При этом можно указать максимальную эффективность обычной плотной полиэтиленовой пленки, скрывающий основной цвет субстрата и туристических ковриков голубого цвета, имеющих рифлёную структуру, что, по-видимому, способствует формированию разноосвященных участков, напоминающих бликующую водную гладь.

В процессе проведения исследований нами наблюдались в природе некоторые виды гиляр. Самцы гиляры в брачный период перед спариванием готовят «свадебный подарок» для самки, в качестве которого они схватывают с поверхности воды мертвых членистоногих, но обычно не ловят живых насекомых как это, например, делают представители родов *Empis* или *Rhamphomyia*. Нередко самец может использовать в качестве подарка другие объекты похожие на добычу: мелкие высохшие травинки, частицы камней, высохшие водоросли.

К вспомогательным морфологическим структурам, связанным с эпигамным поведением гиляр, относится уникальное строение первого членика передних лапок самца, который расширенный и имеет паутинные железы, а также модифицированные щетинки для нанесения паутины. Самец, схватив что-либо с поверхности воды или имитирующего ее субстрата, плотно окутывает объект паутиной – получается достаточно крупный комок. Затем, самцы летают, удерживая подарок средними ногами снизу тела. Видимо, светлая паутина и размер «подарка» является визуальным стимулом для самок при выборе подходящего полового партнера. Начало спаривания всегда происходит в воздухе. Выглядит это так: самка пытается схватить «подарок» и в этот момент самец цепляет ее средними ногами. Пара какое-то время может находиться в пределах роя, но обычно перемещается на окружающую растительность. Положение при спаривании – самец сверху.

Спаривание, как правило, непродолжительное, не более 2-3-х минут. Ниже, на примере некоторых массовых видов, показаны особенности питания и роения гиляр (Бабичев, Кустов, 2013).

Hilara lurida. Наблюдения за роением вида проводились в Утришском заповеднике, где он является массовым. Время лета – от рассвета до заката, роение происходит преимущественно на освещенных участках в утренние и вечерние часы, в дневное время роение наблюдалось на водной глади под пологом леса в затенённых участках и в местах переменного освещения – «скользящей тени». Особенности роения: особи летают низко над водой, обычно до 20 см, зачастую почти касаясь её поверхности: рой преимущественно монотипический, однако в некоторых локалитетах – политипический, продольный, касательно – низководный. По форме траектории полет выглядит как сильно вытянутый горизонтальный овал с максимальной длиной до 2 м, однако этот параметр определяется и размером поверхности самого водоёма. Максимальное отмеченное количество особей в рое – до 40. С интервалом в 2-4 минуты некоторые особи спускаются к воде и почти скользят по её глади, выхватывая с поверхности мертвых насекомых либо кусочки другой органики, в этом случае полет напоминает неправильную восьмёрку. Движение разных особей пересекаются (хаотично). В конце мая – начале июня в рое почти все встреченные самки плодны.

Hilara caucasica. Эти мелкие чёрные гиляры хорошо отличаются в полевых условиях по сильно расширенной и сплющенной задней голени у самок. Зарегистрирован на высотах от 800 до 1800 м н.у.м., летает над ручьями и речками. На разной высоте лет происходит с середины мая по август. Вид в типовых локалитетах массовый. Наблюдения за роением вида проводились в заказнике «Камышанова Поляна». Время лёта определяется погодными условиями, роение происходит только на освещённых участках преимущественно в дневные часы. Особенности роения: особи летают высоко над текущей водой, перекатами, зачастую над околородной растительностью речек и ручьев, на высоте от 1 до 2 м. Рой

преимущественно монотипический, продольный, многочисленный, массивно-высоководный, максимальное количество особей в рое – до 200. Иногда роение происходит не над водой, а поблизости, над крупными листьями белокопытника (*Petasites*), блестящая поверхность которых, по-видимому, также как и вода, служит маркером для образования роя. По форме траектории полет выглядит как сильно разносторонний, особи двигаются быстро в противоположных направлениях, протяженность роя – до 3 м. Рой этого вида хорошо отличается от других своей массивностью и высотой расположения. При затенении солнца облаками рой моментально распадается, а при возобновлении яркого освещения – быстро собирается вновь. Отдельные особи летают непосредственно над водой в процессе сбора упавших насекомых, по неправильным, ближе к круговым, траекториям. В июне-июле в рое почти все встреченные самки плодны.

Hilara woodiella. В регионе пока известен только из Западного Предкавказья, с равнин и предгорий, отмечен над лужами, стоячими водоемами. Лёт происходит с начала апреля по середину мая. В типовых локалитетах массовый. Наблюдения за роением вида проводились в окрестностях пос. Энем республики Адыгея. Время лета: утренние и вечерние часы, при температуре более 32° лёт прекращается. Пик активности и максимальное число особей в рое наблюдается в 11-13 часов, днем, в наиболее жаркие часы роение прекращается (в мае в ясную погоду с 14 до 18). Особенности роения: особи летают низко над водой, обычно до 15-20 см, рой монотипический, продольный, касательно – низководный. По форме траектории полет выглядит как вытянутый горизонтальный овал с длиной до 1,5-2 м. Максимальное отмеченное количество особей в рое – до 100. В поисках добычи некоторые гильеры спускаются к воде и почти скользят по ее глади, выхватывая с поверхности мертвых насекомых, в этом случае полет напоминает восьмёрку. В мае в составе роя почти все встреченные самки плодны.

Кроме схватывания добычи с поверхности воды, гияры являются активными посетителями цветковых растений. На рисунках Г.30-34) проиллюстрирован процесс питания гияр у поверхности воды и на цветках.

Водные эмпидиды (*Clinocerinae* и *Hemerodromiinae*) ведут исключительно хищный образ жизни, который в некоторых случаях сочетается с некрофагией (у *Clinocerinae*). В питании на цветках растений водные эмпидиды отмечены не были, кроме одного вида – *Dryodromia testacea*, указываемого как посетителя цветков (Chvála, 1994), однако в настоящее время данный вид включен в число эмпидид с неясным систематическим положением внутри семейства (Sinclair, Cumming, 2006). Немногочисленные (4 вида) представители подсемейства *Hemerodromyinae*, обитающие на Кавказе, регистрируются в горной зоне вдоль ручьев и речек, они охотятся среди травы и мха, в выходах горных пород, завалов древесины и веток. Все они – облигатные хищники, питающиеся другими, более мелкими беспозвоночными, подходящими по размеру для захвата хищными передними конечностями. Водные эмпидиды подсемейства *Clinocerinae* демонстрируют более широкую трофическую специализацию. Во всех случаях представители подсемейства питаются в зоне заплеска и брызг, однако виды из различных родов предпочитают разные местообитания. Так, представители *Kowarzia* питаются у уреза воды на камнях и упавших стволах деревьев быстрых потоков и медленно текущих ручьев, однако мы встречали их на мхе и водной растительности вне зоны брызг, даже в местах застоя воды. Виды *Clinocera* и *Trichoclinocera* также предпочитают охотиться у уреза воды, держатся в-основном на каменистых субстратах и поваленных деревьях. Виды рода *Wiedemannia* держатся исключительно в зоне брызг у перекаатов и водопадов; при этом они редко встречаются в зоне заплеска на горизонтальных поверхностях и в более спокойных участках рек и ручьев. Все *Clinocerinae* питаются, выхватывая из капельной или заплескивающей на берег воды мелких беспозвоночных: водных личинок, ракообразных, червей и проч. (рисунок Г.35). Кроме этого, некоторые *Wiedemannia* были отмечены

нами как некрофаги при питании мертвыми насекомыми своего вида и представителей других отрядов. *Clinocerinae* не образуют роев, однако обычно держатся группами от нескольких до нескольких десятков особей, охотясь в местах с характерным рельефом. В брачный период самцы совершают «танцы», при этом активно задействуют крылья, производя колеблющиеся и вибрирующие движения наряду с мелкими скачками и короткими перелетами (рисунок Г.36). Дарение «свадебного подарка» самцом самке нами не наблюдалось.

В отличие от *Empididae*, среди которых большинство таксонов демонстрируют двойственное питание, *Hybotidae* в абсолютном большинстве являются хищниками. В качестве посетителей цветков среди гиботид известны только представители рода *Euthyneura* (Chvála, 1983, Chandler, 1992), питающиеся нектаром и пыльцой; других таксонов гиботид, дополнительно питающихся на цветках на Кавказе нет.

Более половины кавказских гиботид относятся к роду *Platypalpus*, которые охотятся, используя адаптированные хищные конечности второй пары ног (по-видимому, а также первой пары у *haskmani*-группы) чаще всего на растительности – древесной, кустарниковой, травянистой, реже непосредственно на поверхности земли. Платипальпусы – активные хищники, перемещающиеся и выжидающие добычу на стволах деревьев, листовых пластинках и пр. Их жертвами становятся разнообразные мелкие насекомые, нередок среди них и каннибализм (рисунки Г.37-38).

Особенную группу «субстратных» хищников составляют гиботиды из родов *Tachypeza* и *Tachydromyia*. Виды *Tachypeza* на Кавказе составляют особенную группу стволовых хищников, высматривающих добычу на обычно крупных стволах живых или усохших деревьев. Они предпочитают стволы, лишенные коры, либо с гладкой поверхностью. Здесь эти мухи охотятся на различных мелких беспозвоночных и их личинок, которых схватывают передней парой своих модифицированных «хищных» конечностей (рисунок Г.39). Различные виды *Tachydromyia* обнаруживаются

как на стволах деревьев в поясе горных лесов, так и высоко в горах, где они питаются на покрытых лишайниками камнях и скальных выходах, нападая на различных мелких беспозвоночных, также используя передние «хищные» конечности (рисунок Г.40).

На рисунках Г.41-42 проиллюстрировано хищное поведение Nybotidae из родов *Oropezella* и *Bicellaria* – все представители являются хищниками, практикующими первичную форму хищного поведения – ловлю добычи в воздухе. После поимки жертвы эти мухи усаживаются на растительность для питания.

Таким образом, у Nybotidae сохраняется исходных тип хищного питания (кроме *Euthyneura*), однако различные представители специализировались к ведению охоты в различных условиях: одни сохранили «воздушную» охоту, другие хищничают на разных типах субстратов: зеленых частях растений, стволах деревьев, почве, камнях, занимая тем самым, разнообразные экологические ниши.

Анализируя приведенный выше фактический материал по способам питания имаго эмпидоидов, нами установлены следующие его разновидности среди таксонов кавказской фауны: хищничество (в т.ч. с элементами некрофагии), двойственное питание, посещение цветков: нектаро- и палинофагия (Кустов, 2016б). Соотношение различных типов питания у эмпидоидов проиллюстрировано на рисунке 7.7; для нескольких видов пищевые предпочтения не установлены.

1. Хищничество (в т.ч. с элементами некрофагии). Всего данный тип питания характерен для 118 видов эмпидоидов (44,8 %).

Хищничество – исходный и повсеместный тип питания для эмпидоидов, характерен для 94 видов – 36% фауны эмпидоидов Кавказа. 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 из родов *Chelifera* (2 вида), *Chelipoda* (1 вид) и *Hemerodromia* (1 вид), *Hormopeza* (1 вид), (Empididae); *Trichina* (2 вида), *Trichinomyia* (1 вид), *Bicellaria* (6 видов), *Hybos* (2 вида), *Leptopeza* (1 вид), *Ocydromia* (1 вид), *Oropezella* (1 вид), *Oedalea* (5 видов), *Symballophthalmus* (1 вид), *Platypalpus* (47 видов), *Tachypeza* (3 вида), *Tachydromia* (7 видов), *Crossopalpus* (2 вида), *Drapetis* (1 вид), *Chersodromia* (6 видов), *Elaphropeza* (1 вид) (Hybotidae); *Gloma* (1 вид), *Trichopeza* (1 вид) (Brachystomatidae).

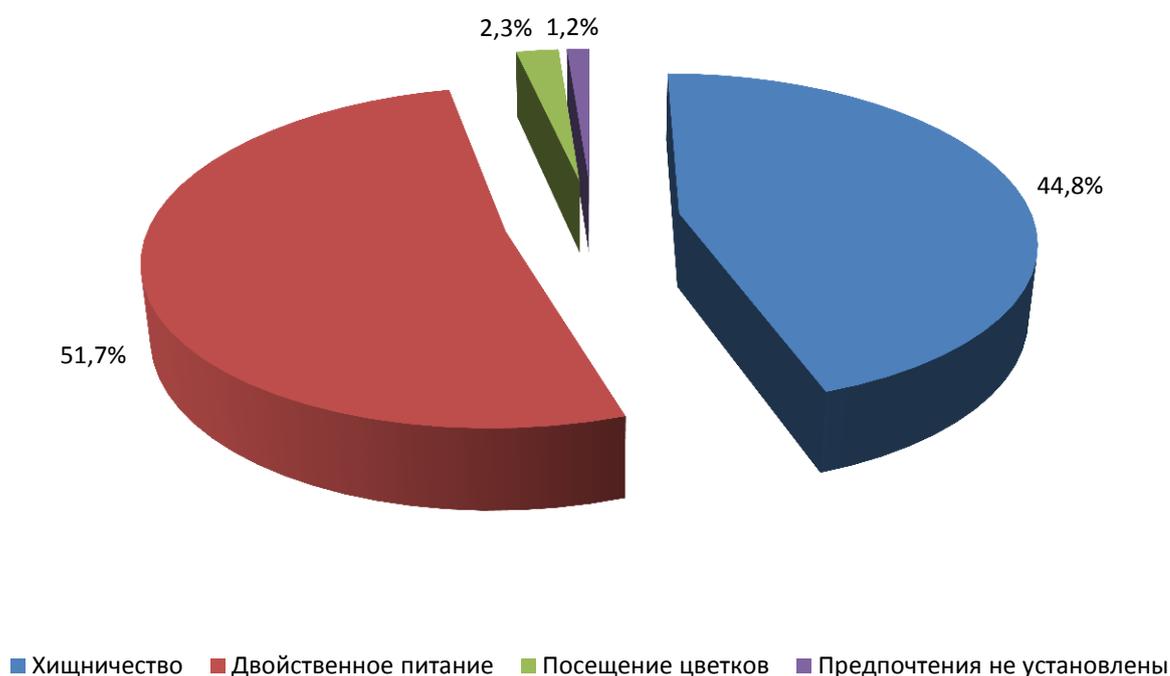


Рисунок 7.7 – Доли эмпидоидов фауны Кавказа в соответствии с их трофическими предпочтениями.

Как и многим другим хищным насекомым, эмпидоидам присущ каннибализм. Так, обычным явлением служит питание особями своего вида (рисунки Г.14-16, 38), однако гораздо чаще в качестве добычи у эмпидоидов встречаются особи своего рода или семейства (рисунки Г.43-45). Так, питание родственными таксонами нами неоднократно отмечено у эмпидид – представителей подродов рода *Empis*: *Leptempis*, *Polyblepharis* и *Xanthempis*: *Empis kubaniensis* с жертвой *E. kubaniensis*, *E. albicans* с жертвой *E. albicans*, а

также у гиботид – видов рода *Platypalpus* (рисунки Г.14-15, 38). Для хищничающих эмпидоидов решающее значение имеет размер жертвы, относительная мягкость ее покровов и ее доступность для поимки, при этом таксономическая принадлежность добычи большой роли не играет.

Хищничество с элементами некрофагии – этот тип питания демонстрируют 24 вида – 9% фауны эмпидоидов. Сюда принадлежат представители родов *Dolichocephala* (3 вида), *Clinocera* (3 вида), *Kowarzia* (4 вида), *Trichoclinocera* (1 вид), и *Wiedemannia* (13 видов) (Empididae), выхватывающие добычу из воды, или омываемых брызгами околводных субстратов – мха, растительности, камней. В таком состоянии даже мертвая жертва находится в движении, а низкая температура воды горных ручьев (типичных местообитаний) способствует достаточно длительному сохранению добычи в целом и увлажненном состоянии, что сохраняет ее привлекательность для представителей указанных родов.

2. Двойственное питание при сочетании хищничества (реже – некрофагии) с нектаро- и палинофагия демонстрируют 136 видов – 51,7% фауны эмпидоидов Кавказа. Двойственность питания проявляется в их трофических предпочтениях как хищников (перманентных, или лишь в период роения) и как посетителей цветков, потребляющих пыльцу и нектар растений. Данный тип питания весьма распространен среди Empididae и практикуется большинством представителей столь многообразных на Кавказе родов, как *Empis* (69 видов), *Rhamphomyia* (24 вида), *Hilara* (25 видов). При этом хищничество может проявляться во время спаривания, когда самец использует пойманную жертву в качестве «свадебного подарка», а употребление добычи самкой способствует успешному созреванию половых продуктов, как это происходит у большинства *Empis* и *Rhamphomyia*. Виды рода *Hilara* при добывании свадебного подарка не ловят живых насекомых, а также подбирают с поверхности воды мертвых, которых «упаковывают» в сверток с использованием шелковых желез базитарсуса передних ног.

3. Посещение цветков (нектаро- и палинофагия) является единственным типом питания имаго 6 видов эмпидоидов – 2,3 % фауны Кавказа. Данный тип отмечен для нескольких родов кавказских эмпидид и одного рода гиботид: *Dryodromia* (1 вид), *Anthepiscopus* (1 вид), *Iteaphila* (2 вида), (*incertae sedis* среди Empidoidea); *Euthyneura* (2 вида) (Hybotidae). Виды из родов *Anthepiscopus* и *Iteaphila* – ранневесенние посетители цветков, зачастую в большом количестве встречающихся в начале вегетации на раннецветущих растениях.

Для 3 видов эмпидоидов трофические предпочтения не установлены (1,2 % фауны Кавказа). Так *Atelestus* (1 вид) (Atelestidae), отмечаемые на опушках лесных участков, вероятнее всего являются хищниками, однако данные наблюдений отсутствуют; так же не отмечались они и как посетители цветков. Отсутствие наблюдений не позволяет оценить трофические предпочтения видов *Chvalaea* (1 вид) (Hybotidae) и *Heleodromia* (1 вид) (Brachystomatidae), которые, по-видимому, также являются хищниками.

Таким образом, самым распространенным способом питания имаго эмпидоидов фауны Кавказа является двойственное питание – посещение цветков растений и хищничество, проявляющееся в брачный период – этот тип питания характерен для 51,7 % видов кавказской фауны эмпидоидов. Хищничество (в т.ч. с эпизодами некрофагии) используют 44,8 % эмпидоидов – такие виды используют для питания живых или погибших беспозвоночных. В целом, исходный тип питания – хищничество, в том или ином виде фигурирует не менее чем у 96,5 % видов кавказской фауны. Только для 2,3 % эмпидоидов известно исключительно питание на цветках, а для 1,2 % видов тип питания сегодня не установлен.

7.6 Опылительная деятельность эмпидоидов

Несмотря на многочисленные утверждения о том, что эмпидоиды являются ландшафтными насекомыми для множества типов экосистем, преимущественно горных, вопрос об их опылительной деятельности изучен слабо.

Различными исследователями указывалось на активное посещение эмпидоидами разных цветковых растений, однако более конкретных данных немного; полностью отсутствуют сведения о способности этих мух переносить пыльцевые зерна в соотношении с их численностью. В недавно опубликованной статье, посвященной роли эмпидоидов в опылении высокогорных альпийских ландшафтов, высказывается мнение, что в этих сообществах эмпидиды заменяют других опылителей – перепончатокрылых и других двукрылых (Syrphidae) (Lefebvre et al., 2014). Данные были проиллюстрированы анализом посещения некоторых энтомофильных растений насекомыми и доли, которую среди них занимают Empididae. Авторы предположили ключевую роль толкунчиков в опылительном процессе некоторых высокогорных растений. Наши наблюдения так же указывают на факт массового посещения эмпидоидами цветковых растений в среднегорном и высокогорном поясах Кавказа. Так же, как и в Альпах, нами наблюдалось доминирование Empididae среди посетителей цветков в указанных типах ландшафтов. Кроме этого, нами фиксировалось в разной степени обильное покрытие пыльцевыми зернами поверхности тел некоторых видов эмпидид. (рисунки Г.4, 18-19, 30, 46-47). В то же время для многих эмпидоидов перенос значительного числа пыльцевых зерен не был установлен.

Вероятно, 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).

Козволюция 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 *Boeragaceae*. Также поведенческим приспособлением к питанию на длинновенчиковых цветках может быть «заползание» в них представителей номинативного подрода *Empis*, характеризующихся стройным строением. Направляя вперед хоботок и выгибая голову, они проникают вовнутрь цветка, где дотягиваются до находящихся в глубине нектарников.

Кроме особенностей питания, у эмпирид наблюдается этологическая коэволюция с цветковыми растениями, связанная с возможностью переживания неблагоприятных условий и защитой от хищников (Кустов, Горбунова, 2016). Так, например, хорошим убежищем для эмписов служат цветки дрёмы *Silena noctiflora* и различных *Campanulaceae* (рисунки Г.25-26). При этом цветки *Silena noctiflora* сами по себе сужены в дистальной части, образуя естественный «кувшинчик», в котором мухи скрываются от дождя и ветра, а колокольчики, обладая свойством «закрываться» ночью и в пасмурную погоду, дают убежище, пищу и защиту нескольким видам мелких эмписов. Различные способы сосуществования эмпиридов и цветковых растений, их консортивные связи и коэволюционные аспекты, требуют дальнейшего исследования.

7.7 Фенология эмпиридов

Среди исследований различных экологических особенностей эмпиридов, именно фенология этих мух является, пожалуй, наиболее изученным аспектом их образа жизни. В разное время исследователями

публиковались результаты проводимых фенологических наблюдений. Среди них наиболее фундаментальными служат труды М. Хвалы, представившего как общие сведения по эмпидоидам Скандинавии (Chvála, 1983), где он указывает закономерности периода лета – географическое расположение – северная или южная часть Европы, климатические зоны и пр. В северной и умеренной Европе, по его мнению, эмпидоиды моновольтинны, в то время, как в более южных частях способны давать два поколения. Наиболее обильны эмпидоиды поздней весной и ранним летом, однако приводятся и осенние виды. Для ряда таксонов Хвала указывает зимовку на фазе имаго. Позже по отдельным родам эмпидид М. Хвала приводит в т.ч. данные по фенологии – *Empis* (Chvála, 1994), *Hilara* – (Chvála, 2005).

Эмписы в Скандинавии типично весенние виды, самые ранние находки датируются концом марта, однако обилие видов приходится на май-июнь. Указываются несколько летних видов. М. Хвала приводит таблицу, демонстрирующую их распространение в различных частях Европы в целом и сезонную динамику лета месяцам для 64 видов рода (Chvála, 1994).

Гиляры в Скандинавии активны с апреля по октябрь, однако они наиболее многочисленны в низкогорной зоне в период с мая по июнь. Более редкие виды активны 1-2 месяца, при этом численность популяций наиболее высока в пределах нескольких недель, лишь некоторые виды активны в течении нескольких месяцев. Некоторые наиболее обычные виды (указаны те, которые обитают и на Кавказе): *H. flavipes*, *H. canescens*, *H. lurida*, *H. interstincta*, *H. chorica* летают с поздней весны по сентябрь; однако Хвала приводит примеры видов с коротким периодом лета, приходящегося, например, на раннюю весну, или позднее лето и осень. Для 90 видов гиляр всей Европы М. Хвала приводит таблицу, иллюстрирующую их распространение в различных ее частях и сезонную динамику лета месяцам (Chvála, 2005).

Для территории Европы приводятся сведения по фенологии водных эмпирид, обитающих в разных странах – Польше (Niesiolowski, 1992), Германии (Wagner, Gathmann, 1996), Хорватии (Ivković et al., 2013a).

Подробное и, пожалуй, наиболее полное исследование сезонной динамики эмпиридоидей для отдельно взятой территории, было выполнено А. Плантом (Plant, 2003). В работе им описывается фенология эмпирид и гиботид Британских островов, приводятся фенограммы для каждого вида, где по понедельно рассматривается динамика сезонной активности. Этим же автором в составе авторского коллектива (Plant et al., 2011) в обзорной статье по Тайланду, где приведены фенологические сведения по фауне эмпиридоидов этой страны.

На территории России фенологических исследований эмпиридоидей практически не проводилось, за исключением работы С.В. Погонина и И.В. Шамшева (2008) по Окскому заповеднику, где авторами рассмотрена сезонная динамика 34 видов эмпиридоидов этой ООПТ и небольшой заметки О.Н. Бережновой (1996) по Центральному Черноземью.

Наши исследования фауны Кавказа позволяют произвести анализ сезонной динамики видового разнообразия в регионе, основанных на данных сборов различными методами, не только на основании ручных сборов, но и с применением ловушек Малеза, установленных в различных ландшафтных типах и работавших в течение всего теплого периода. Все данные по встречаемости видов в сборах, с марта по октябрь, были отмечены в двух матрицах – отдельно для равнин и предгорий и отдельно – для горной зоны (таблицы Д.1 и Д.2 Приложения Д диссертации).

Основными определяющими факторами сезонной активности эмпиридоидов на Кавказе являются температура и влажность воздуха. Находясь в значительной степени в умеренном поясе, сезонность лета эмпиридоидов выражена повсеместно. При этом наступление зимнего периода лимитирует активность с ноября по февраль включительно, 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.

На рисунке 7.8 показана общая динамика видового разнообразия эмпидоидов на равнине и в горной части: эти показатели значительно отличаются.

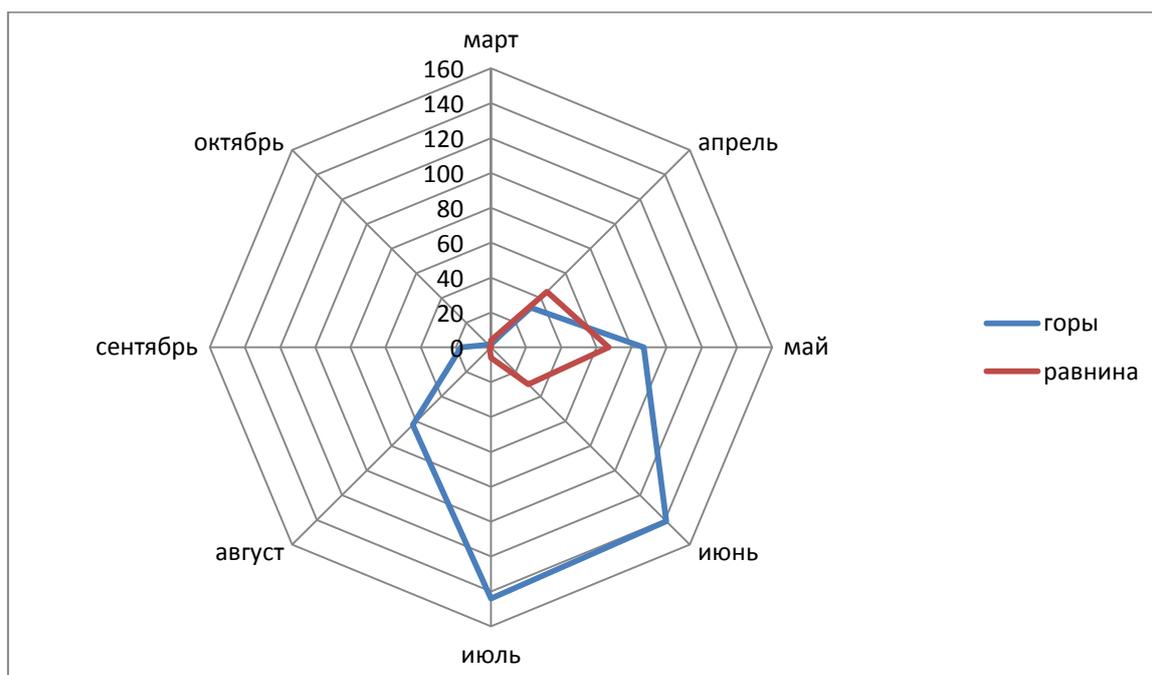


Рисунок 7.8 – Сравнительная сезонная динамика видового разнообразия эмпидоидов в равнинной и горной частях Кавказа.

Несмотря на то, что подобное разделение довольно условно, однако оно позволяет оценить лет эмпидоидов на безлесных территориях, подверженных засухам и высоким температурам летом в области равнинных и предгорных сообществ и на покрытых лесом горных территориях, отличающихся более мягким климатом и повышенной влажностью.

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

высокой температуры и иссушения местообитаний. Нами был проведен анализ видового разнообразия наиболее крупных семейств эмпидоидов (Empididae и Hybotidae), результаты которого показаны на рисунках: сезонная динамика числа видов в равнинной и предгорной зоне показана на рисунке 7.9 и горной части Кавказа – на рисунке 7.10.

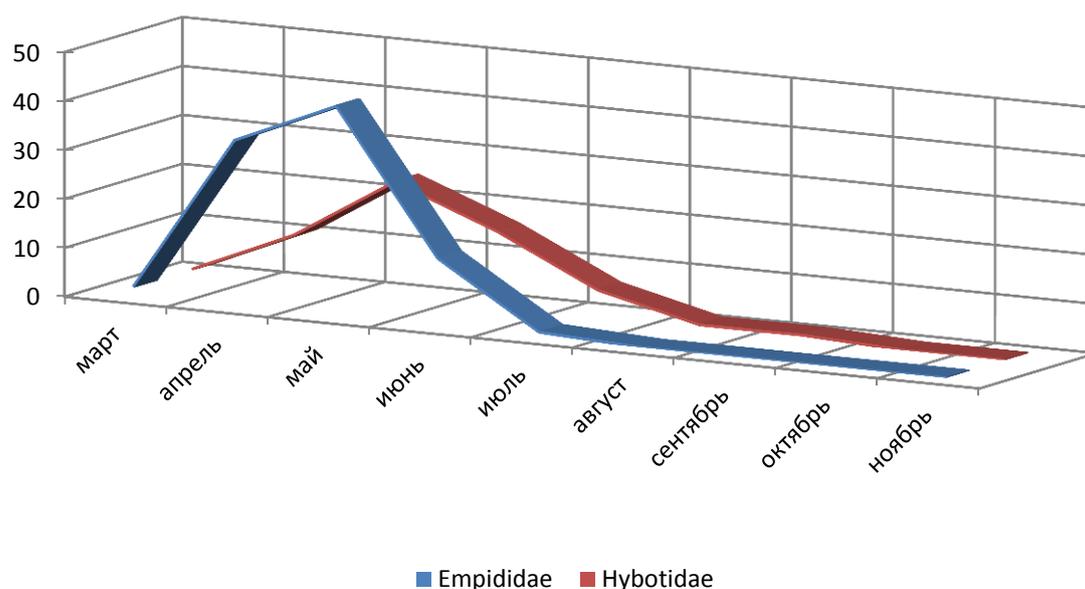


Рисунок 7.9 – Сезонная динамика видового разнообразия эмпидоидов в равнинной и предгорной частях Кавказа.

На территории равнин и предгорий самыми первыми, в марте, вылетают 4 вида: эмпидиды *Empis hilariformis* и *Rhamphomyia sulcatella* и гиботиды – *Trichina elongata* и *Bicellaria nigra*. Уже с середины апреля в числе эмпидид появляются гиляры – *Hilara brevistyla* и *H. discalis*, возрастает число эмписов и рамфомий: в массе встречаются *Empis femorata*, *E. afipsiensis*, *E. albopilosa*, *E. socrus*, *E. xanthopoda*, *Rhamphomyia sulcata*, *Rhamphomyia crassirostris*, *Rhamphomyia tuberifemur*, большинство из которых летают в апреле-мае. Среди гиботид в апреле появляются виды рода *Platypalpus*, встречающиеся на равнине: *P. arzanovi*, *P. baldensis*, *P. brachystylus*, *P. infectus*, и др. В апреле отмечена активность для 47 видов.

Максимальное количество эмпидоидов в равнинной зоне отмечается в мае, в это время происходит цветение степи, температурный режим и влажность наиболее благоприятны – происходит лет 67 видов. В начале-середине июня, в зависимости от конкретных погодных условий года, из-за высокой инсоляции начинается «выгорание» растительности, число видов эмпидоидов начинает сокращаться и в июне составляет 30 таксонов, из которых к июлю остается только 6 (таблица Д.1 Приложения Д). В августе-сентябре эмпидоиды на равнинах практически не встречаются за исключением вида *Platypalpus pectoralis*.

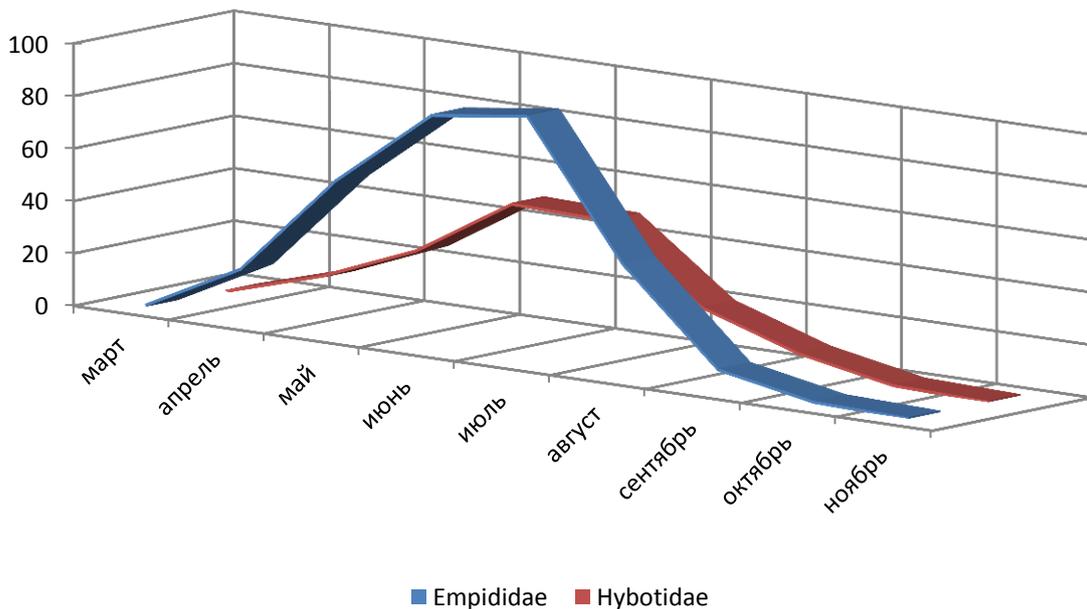


Рисунок 7.10 – Сезонная динамика видового разнообразия эмпидоидов в горной части Кавказа.

В горной части Кавказа кривые лета эмпидоидов показывают более пологую динамику видового разнообразия, при этом сроки лета видов на разных высотах различаются: заканчиваясь в низинных участках локального ареала, активность этих видов продолжается в более высокогорных его частях. В марте в горных условиях наблюдается лет двух видов – *Empis hilariformis* и *Antheriscopus* sp. 1, появляющихся с начала цветения белокопытников, практически сразу после схода снега. Апрельская фауна

уже включает 32 таксона, среди которых выделяются типичные виды весеннего лета (апрель-май), такие как *Hilara brevistyla*, *H. discalis*, *Empis hilariformis*, *E. azerbaijanica*, *E. afipsiensis*, *E. adriani*, *E. shamshevi*, *Rhamphomyia caucasica*, *R. sulcatella*, *Wiedemannia lota*, *W. fallaciosa*, *Dryodromia testacea*, *Platypalpus baldensis*, *P. subcausicus*.

Комплекс весенне-летних и летних видов весьма обширен и включает от 87 таксонов, активность которых отмечена в мае, до 141 и 144 для июня и июля соответственно. К основным видам летнего лета относятся такие таксоны, как *Hilara allogastra*, *H. canescens*, *H. thoracica*, *Empis euxinus*, *E. kamyshanovensis*, *E. mezikhi*, *E. grichanovi*, *E. stercorea*, *Rhamphomyia trigemina*, *Chelifera flavella*, *Trichopeza longicornis*, *Hybos femoratus*, *Platypalpus clarandus*, *P. kamyshanovensis*, *P. stigmatellus*, *Elaphropeza ephippiata*. К концу лета и видовое разнообразие эмпидоидов снижается: в августе активность отмечена для 63 таксонов, в сентябре – для 17, а два вида сохраняют активность в октябре (таблица Д.2 Приложения Д). Виды с осенней генерацией среди эмпидоидов Кавказа не выявлены, однако можно выделить летне-осенний комплекс, основными таксонами здесь являются *Hilara hystricoides*, *Empis hamatophallus*, *Rhamphomyia flava*, *Chelipoda vocatoria*, *Kowarzia plectrum*, *Ocydromia glabricula*, *Platypalpus pectoralis*, *Platypalpus sinevi*.

На Кавказе эмпидоидные двукрылые являются исключительно весенней группой в равнинной части и весенне-летней группой в горной части. Лет абсолютного большинства видов продолжается 1-2 месяца. На рисунках 7.11-7.12 показаны соотношения видов с разными периодами лета на территории Кавказа в равнинной и горной частях.

Скоротечность лета имаго особенно показательна на равнинной части территории Кавказа: среди 86 распространенных здесь видов, у 31 (36 %) время лета составляет до одного месяца, у 47 (55 %) – от одного до двух месяцев и только 8 видов (9 %) имеют продолжительность лета более двух

месяцев. Безусловно, такая динамика объясняется повышенной температурой и пониженной влажностью на протяжении летних месяцев.

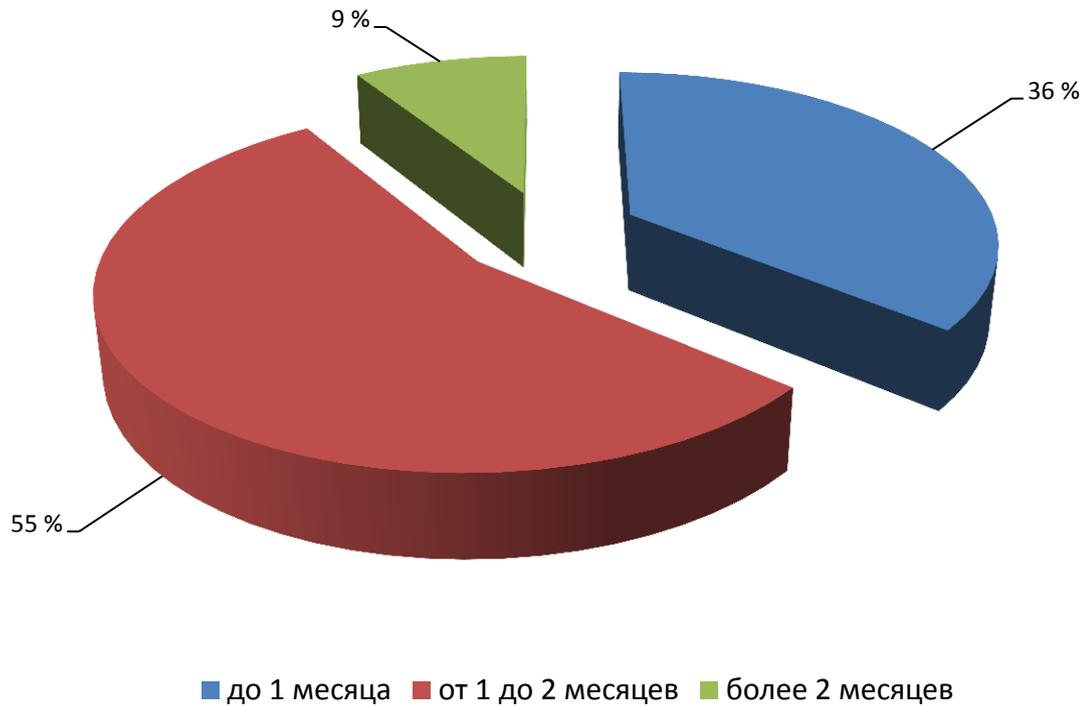


Рисунок 7.11 – Доли видов эмпидоидных двукрылых, характеризующиеся различными сроками лета, в равнинной зоне.

В горной зоне наряду с большим количеством обитающих здесь видов (232) наблюдается большее число видов, имеющие период лета, продолжающийся 3-4 месяца. Так, коротковольтинные 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 одного до двух месяцев представлены 84 видами (36 %), что значительно меньше, чем в равнинной части. При этом 36 видов (16 %) имеют сроки лета от двух до трех месяцев, а 20 видов (9 %) – до четырех месяцев. Также в горной части зарегистрированы 9 видов с периодом лета 5-6 месяцев (3 %), что частично объясняется климатическими условиями гор и возможностью развития в разные сроки на различных высотах. Кроме этого, большое значение имеет число генераций и сроки

жизни особей тех или иных видов. Несомненно, что в условиях Кавказа большинство таксонов с периодом лета 3-4 месяца, могут иметь 2-3 генерации, однако этот вопрос на сегодняшний день слабо проработан и требует дальнейшего исследования. В то же время есть сведения о длительных сроках лета особей среди гиботид, которые могут продолжаться 6-8 месяцев (Chvála, 1983).

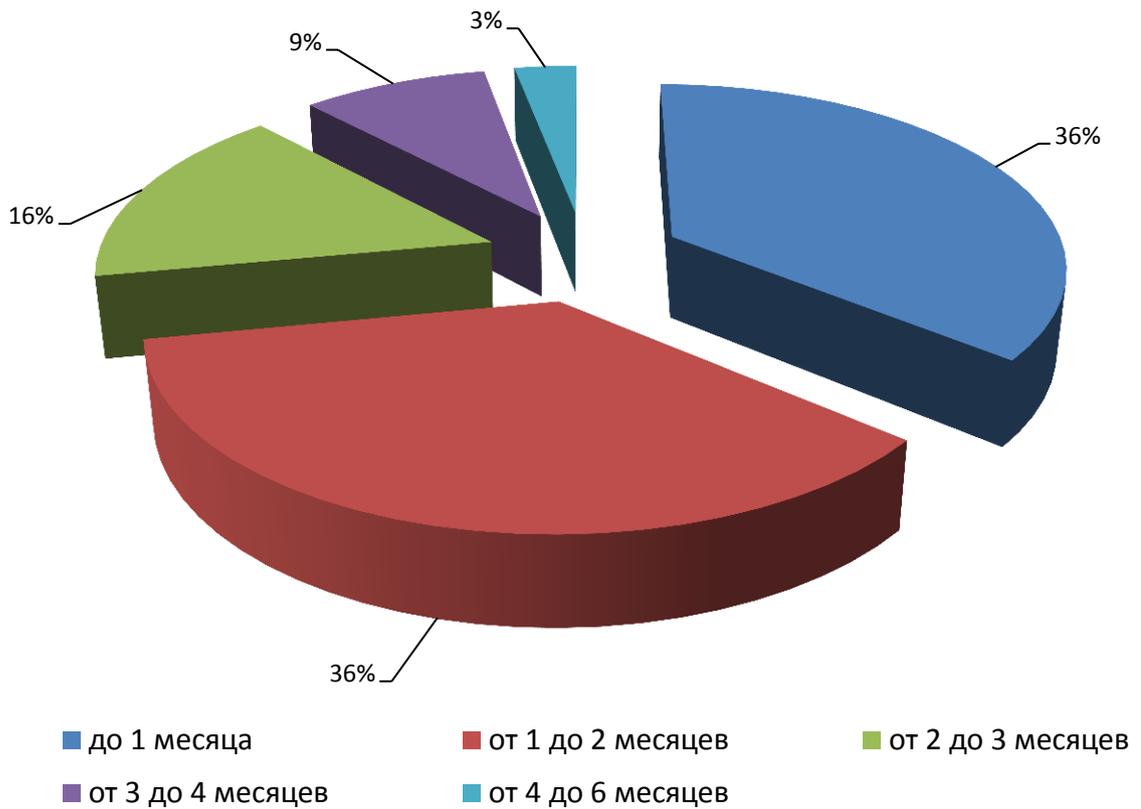


Рисунок 7.12 – Доли видов эмпидоидных двукрылых, характеризующиеся различными сроками лета, в равнинной зоне.

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, 2003б; 2005; Щуров, Замотайлов, Кустов, 2004). Немного позднее вышло в свет II издание Красной книги Краснодарского края, куда вошли 16 видов двукрылых, среди которых представители Asilidae, Bombyliidae, Dolichopodidae, Empididae, Nemestrinidae, Syrphidae, Stratiomyidae и Tachinidae и Tipulidae. При этом почти все очерки (кроме Tachinidae) были подготовлены автором настоящего издания (единолично или в соавторстве). В этот документ среди эмпидоидов был включен только 1 вид в связи со слабой изученностью их распространения и численности на момент подготовки этого издания (Шамшев, Кустов, 2007).

Следует отметить, что ранее двукрылые насекомые в списках охраняемых таксонов не значились, в первую очередь, в силу своей слабой изученности. В пределах Кавказа до конца XX века монографически были исследованы лишь представители двух семейств – Asilidae (Рихтер, 1968) и Bombyliidae (для фауны Закавказья) (Зайцев, 1966). Однако в этих работах отсутствовали созобиологические сведения. С начала XXI в. С.Ю. Кустовым и коллективом его аспирантов были проведены монографические исследования некоторых таксонов двукрылых, в т.ч. и работы по определению численности видов, наряду с исследованием их распространения и ландшафтной приуроченности по семействам Syrphidae (Кустов, 2003а), Dolichopodidae (Вольфов, 2010), Empididae (Гладун, 2011в),

Stratiomyidae (Нестеренко, 2014). Кроме нескольких подготовленных диссертационных работ, были опубликованы обзорные статьи по двукрылым некоторых ООПТ Северо-Западного Кавказа (Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013; Гладун, Гетман, 2015 а, б; Kustov, Grichanov, Getman, 2016), также содержащих сведения по распространению и ориентировочные данные по численности видов. В 2012 г. выходит в свет Красная книга Республики Адыгея, куда было включено также 16 видов двукрылых, принадлежащих к семействам Syrphidae, Dolichopodidae, Hybotidae, Empididae, Atelestidae, Conopidae и Stratiomyidae. Среди этих видов 5 таксонов принадлежат к числу эмпидоидных двукрылых.

Следует обратить внимание, что среди представителей сопоставимых по числу видов отрядов Coleoptera и Lepidoptera в Красную книгу Краснодарского края (2007) включено 103 и 47 видов соответственно, а в Красную книгу Республики Адыгея (2012) – 101 и 16 видов соответственно. Такое положение видится нами, во-первых, следствием слабой изученности большинства таксонов Diptera, которые на Кавказе изучаются не столь длительное время и не столь масштабно, как Coleoptera и Lepidoptera, а во-вторых, предвзятому отношению многих людей, в том числе и некоторых ученых, видящих подход к охране насекомых только за счёт крупных и «интересных» видов, что совершенно не способствует делу охраны природы на Кавказе (Михайличенко и др., 2013). Наблюдаемый диссонанс внутри класса насекомые по числу охраняемых видов не является удивительным: так в целом, очевиден диссонанс между ведущей ролью насекомых в определении национальной уникальности биоты и ничтожно малым вниманием к охране уникальных энтомофаун (Щуров, Замотайлов, 2006). Традиционно в Красных книгах доминируют растения и позвоночные животные, число видов которых на порядок, или порядки, ниже, чем представителей энтомофауны на тех же исследуемых территориях.

Сегодня на территории Краснодарского края зарегистрированы представители около 80 семейств двукрылых и идентифицировано более

1000 видов, в основном, имеющих то или иное практическое значение. Естественно, эта цифра не окончательна и будет существенно увеличена за счет исследования крупных и малоизученных в регионе семейств, таких как Tachinidae, Sarcophagidae, Anthomyidae и др.

Определение видов двукрылых, нуждающихся в охране, сегодня сопряжено с рядом трудностей. Кроме слабой степени изученности многих таксонов, иногда полному отсутствию сведений по их биологии и экологии, имеют место еще и «политические моменты». Так, согласно действующему законодательству РФ и вопреки логике, именно Красные книги (а отнюдь не Красные списки в ряду специальных приложений к законодательным актам) являются основной формой охранных списков видов организмов, ведущихся на федеральном и региональном уровнях (Большаков, 2008). Между тем это существенно сужает возможности осуществления природоохранной деятельности: ввиду экономии и обычно четкого регламента объема, в Красные книги невозможно включить все виды, нуждающиеся в охране, а в некоторых случаях играют роль и технические причины – отсутствие «фотогеничного» материала по виду для составления очерка, мелкие размеры видов, которые служат основанием для формального, а чаще – неформального исключения этих таксонов редакторами из предлагаемого списка охраняемых видов, под теми или иными предлогами. Так, например, среди эмпидоидов лишь меньшинство видов являются крупными и хорошо заметными, в то время, как их большая часть имеет мелкие или очень мелкие размеры, однако эти виды часто являются узкоареальными стенотопными эндемиками и (или) реликтами. Здесь видится весьма точной приведенная Л.В. Большаковым (2008) метафора о «прокрустовом ложе» формируемом современными способами составления Красных книг, физически неспособных вместить в себя большинство угрожаемых видов региональных фаун. Безусловно, в основу охраны таксонов и фаун должны быть положены Красные списки, утвержденные в установленном порядке, тогда как Красные книги, в случае, если они не в состоянии включить в свой состав все

угрожаемые таксоны, должны выступать в роли своеобразного иллюстрированного букваря для этих списков. В данном контексте также следует упомянуть о другом подходе – выделении маркерных таксонов (видов-индикаторов) определенных территорий, что неоднократно предлагалось созобиологами, вкладывающими в эти определения примерно одинаковый смысл (Большаков, 1998; 2002; Полтавский и др., 2005; Щуров, Замотайлов, 2006). В данной работе далее принято определение маркерного таксона в редакции Закона Краснодарского края «Об охране объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Краснодарского края». Маркерный таксон – стенотопный, достаточно широко распространенный в характерном для него биотопе, легко идентифицируемый и наблюдаемый таксон, выбранный из группы редких, эндемичных таксонов такого же ранга в пределах одного отряда (семейства), сходных по экологическим предпочтениям и биотопической приуроченности, состояние локальных популяций, которого коррелирует со степенью трансформации заселяемых им биотопов.

Особенно перспективным представляется использование маркерных таксонов для охраны двукрылых насекомых и их местообитаний ввиду сложностей полевого (а зачастую и лабораторного) определения многих видов, требующих охраны. Здесь весьма актуальным представляется выделение энтомологических микро-ООПТ, о чем более подробно изложено в следующем разделе. Таким образом, в деле охраны эмпидоидных двукрылых, как и в целом таксонов отряда *Diptera*, наиболее актуальным представляется составление и утверждение Красных списков, которые должны быть положены в основу персонифицированной охраны видов, выделение маркерных таксонов в целях охраны типовых местообитаний; при этом мониторинг указанных таксонов должен проводиться соответствующими специалистами на постоянной основе. Этими постулатами автор руководствовался при составлении списков охраняемых таксонов Красной книги Краснодарского края (2007), Красной книги Республики Адыгея

(2012), Красной книги Республики Крым (2015), а также планируемых к изданию Красной книги Краснодарского края (как куратор таксонов отряда Diptera), Красной книги Республики Кабардино-Балкария, Красной книги города федерального значения Севастополь.

Ниже (таблица 6) приведен предлагаемый Красный список эмпидоидных двукрылых, с оценками угрозы, согласно шкале категорий угрозы исчезновения региональной популяции по критериям Красного списка МСОП (IUCN, 2001), предлагаемых также для включения в новые издания Красных книг регионов российского Кавказа с указанием предлагаемой категории для каждого из видов. Аббревиатуры регионов: КК – Краснодарский край, РА – Республика Адыгея, СК – Ставропольский край, КБР – Республика Кабардино-Балкария, КЧР – Республика Карачаево-Черкессия, РСО – Республика Северная Осетия – Алания. В связи с отсутствием авторских сборов эмпидоидов в Ингушетии, Дагестане и Чечне, предложения по включению таксонов в Красную книгу этих субъектов РФ в настоящее время не сформированы.

Таблица 8.1 – Предлагаемый Красный список эмпидоидов для регионов российского Кавказа (Кустов, 2017).

Таксон	Внесен в предыдущие издания Красных книг: категория, субъект РФ	Субъект РФ, где вид рекомендован к охране	Категория угрозы исчезновения региональной популяции по критериям Красного списка МСОП (IUCN, 2001). Предлагаемая категория для нового издания.	Типовой ландшафт. Может быть использован в качестве маркерного таксона (М).
Семейство Толкунчики Empididae	-			
<i>Empis annae</i> Shamshev et Kustov, 2008 – эмпис Анны	2, УВ (РА)	КК РА	Vulnerable, VU B1ac(iv,v) (КК); 2, УВ (КК) Vulnerable, VU B1b(iii)c(iv)+B2a (РА); 2, УВ (РА)	Высокогорное криволесье и субальпийские луга, М.

Продолжение таблицы

<i>Empis apicalis</i> Loew, 1865 – эмпис апикалис	2, УВ (КК)	КК	Vulnerable, VU B1a2a 3, УВ (КК)	Предгорные и низкогорные широколиственные леса.
<i>Empis crassa</i> Nowicki, 1868 - эмпис толстый	-	КБР КЧР	Vulnerable, VU B2a (КБР); 2УВ (КБР) Vulnerable, VU B2a (КЧР); 2УВ (КЧР)	Высокогорное криволесье и субальпийские луга, М.
<i>Empis grootaerti</i> Gladun et Kustov, 2011 – эмпис Грутерга	-	КК	Vulnerable, VU A4се, B1a. 3, УВ (КК)	Высокогорное криволесье и субальпийские луга.
<i>Empis kubaniensis</i> Shamshev et Kustov, 2007 – эмпис кубанский	3, РД (РА)	РА	NT; 3 РД (РА)	Высокогорное криволесье и субальпийские луга, М.
<i>Empis consobrina</i> Syrovátka, 1983 - Эмпис консобринна	-	КБР	NT; 3 РД (КБР)	Высокогорное криволесье и субальпийские луга, М.
<i>Hilara arkhyziensis</i> Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013 - Гиляра архызская	-	КБР, КЧР	Vulnerable, VU B2a (КБР, КЧР); 2, УВ (КБР, КЧР)	Высокогорные водотоки рек и ручьев, М.
<i>Wiedemannia chvalai</i> Joost, 1981 - Виедемания Хвалы	-	КБР, КЧР	Vulnerable, VU B2a (КБР, КЧР); 2, УВ (КБР, КЧР)	Высокогорные водотоки рек и ручьев.
<i>Wiedemannia braueri</i> (Mik, 1880) – Виедемания Брауэра	-	КК, PCO	Vulnerable, VU B1ab(ii,iii,iv,v); 2, УВ (КК, PCO)	Низкогорные водотоки рек и ручьев, М.
<i>Hilara psequashae</i> Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013 – Гиляра Псегуаш	-	КК	DD, Перечень 3 (КК)	Среднегорные водотоки рек и ручьев.
<i>Hormopeza obliterated</i> Zetterstedt 1838 – Хормопеза облитерата	-	КК	DD, Перечень 3 (КК)	Опушечные формации среднегорных лесов.
<i>Incertae sedis</i> в Empidoidea				
<i>Iteaphila caucasica</i> Shamshev et Sinclair, 2009	2, УВ (РА)	РА	Vulnerable, VU B1a+B2b(iii) (РА); 2 УВ (РА)	Предгорные и низкогорные широколиственные леса.

Продолжение таблицы

<i>Iteaphila kubaniensis</i> Shamshev et Sinclair, 2009	-	КК	DD, Перечень 3 (КК)	Предгорные и низкогорные широколиствен ные леса.
Семейство Гиботиды Hybotidae	-			
<i>Platypalpus teberdaensis</i> Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015 – платипальпус тебердинский	-	КБР, КЧР	NT; 3, РД (КБР, КЧР)	Опушечные формации среднегорных лесов.
<i>Platypalpus negrobovi</i> Grootaert, Kustov & Shamshev, 2012	-	КК	Vulnerable, VU B1a+B2b(iii) (КК); 3 УВ (КК)	Низкогорные широколиствен ные и среднегорные смешанные леса.
<i>Platypalpus pseudosilvahumidus</i> Kustov, Shamshev & Grootaert, 2015	-	КК	Vulnerable, VU B1a+B2b(iii) (КК); 3 УВ (КК)	Предгорные, низкогорные и среднегорные леса. М.
<i>Platypalpus pallescens</i> Kovalev, 1979 – Платипальпус паллесценс	2 УВ (РА)	РА	Vulnerable, VU B1b(iii)c(iv) (РА) 2 УВ (РА)	Предгорные и низкогорные широколиствен ные леса. М.
<i>Tachydromia gorodkovi</i> Shamshev, 1993 – тахидромия Городкова	-	КБР, КЧР	NT 3, РД (КБР, КЧР, PCO)	Каменистые участки субальпийских и альпийских сообществ, М.
<i>Chersodromia nikolayi</i> Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012	-	КК	Vulnerable, VU B1(iii),2ab(ii,iii,iv,v). (КК); 3 УВ (КК)	Приазовские песчано- ракушечные пляжи. М.
<i>Chvalaea sopiana</i> Papp & Földvári, 2001	-	КК	DD, Перечень 3 (КК)	Опушечные формации среднегорных лесов.
<i>Euthyneura zaitsevi</i> Shamshev et Kustov, 2012	-	КК	DD, Перечень 3 (КК)	Опушечные формации среднегорных лесов. М.

Продолжение таблицы

Семейство Ателестиды Atelestidae	–			
<i>Atelestus pulicarius</i> (Fallen, 1816) – ателестус пуликариус	3, РД (РА)	РА, КК	VU A4cd (РА, КК); 3, УВ (РА, КК)	Опушечные формации среднегорных лесов, М.

При определении перечня видов, рекомендованных к включению в Красную книгу Краснодарского края, в основу решения о необходимости его охраны были положены такие критерии, как эндемичность таксона (зачастую узкая эндемичность), естественная редкость в природе и обитание в зоне интенсивного антропогенного воздействия. Однако кроме этого в предлагаемый перечень включены таксоны, имеющие различные экологические предпочтения, обитающие в разных биотопах основных типах ландшафтов региона. Такие виды, наряду с их персонифицированной охраной, дают возможность и охраны свойственных им местообитаний, становясь «видами-зонтиками» для комплекса других насекомых данного ландшафта. Так *Empis apicalis* – обитатель зон лесостепи и предгорных широколиственных лесов, *Platypalpus pseudosilvahumidus* встречается в шибляковых сообществах и в мелколиственных лесах, *Atelestus pulicarius* и *Platypalpus negrobovi* и являются видами, характерным для лесных и опушечных формаций низкогорных и среднегорных широколиственных лесов, *Chersodromia nikolayi* – обитатель прибрежной полосы песчаных пляжей, *Empis annae* и *Empis grootaerti* встречаются в верхней границе леса и на субальпийских лугах высокогорий, *Wiedemannia braueri* обитает в низкогорных реофильных сообществах. Охрана этих таксонов также будет способствовать решению проблемы сохранения различных ландшафтов на территории региона, и создавать условия для сохранения других, зачастую малоизученных видов насекомых.

В число предлагаемых к охране видов включены некоторые таксоны, которые были описаны нами как новые для науки в недалеком прошлом, что

может вызвать вопрос о целесообразности их внесения. Отмечаем, что в таких случаях данные виды были известны нам до первоописания из коллекционных фондов, наблюдений и сборов в естественных условиях, в связи с чем мы имели сведения по их распространению и численности еще до публикации их первоописаний.

Ниже приведены описания 8 таксонов эмпидоидных двукрылых, предлагаемых к включению в новую редакцию Красной книги (Приложение 1) одного из крупнейших регионов российского Кавказа – Краснодарского края, планируемой к переизданию (выпуску III издания) в 2017 г. Видовые очерки для таксонов, предлагаемых к включению в Перечень I, составлены в соответствии с основными требованиями к их написанию согласно действующим нормативно-правовым актам (Федеральным законом от 10 января 2002 года № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды», Стратегией сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов, утвержденной приказом МПР России № 323 от 6 апреля 2004 г., законом Краснодарского края от 31 декабря 2003 года № 657-КЗ «Об охране окружающей среды на территории Краснодарского края» и постановлением главы администрации Краснодарского края № 670 от 26 июля 2001 года «О Красной книге Краснодарского края») и включают название таксона и его систематическое положение, его категорию и статус, принадлежность к объектам действия международных соглашений, морфологическую и ареалогическую характеристики, лимитирующие факторы и меры охраны, а также список использованных источников. Для каждого вида в регионе предложены оригинальная фотография и карты мест находок (красным цветом обозначено критическое местообитание, синим – местообитание, где риск исчезновения вида минимален, зеленым – местообитание, расположенное на территории соседнего субъекта РФ).

Ателестус пуликариус – *Atelestus pulicarius* (Fallén, 1816)

Таксономическая принадлежность.

Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: ателестиды – Atelestidae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Спорадично встречающийся реликтовый вид, на территории Краснодарского края представлен несколькими локальными популяциями.

В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: вид включен в Красную книгу Республики Адыгея (2). Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species). В Красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU A4cd. С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией.

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Самец: голова черная, с черными щетинками. Глаза голоптические, затылок в верхней части почти плоский, покрыт сероватой пылью. Усики в нижней части головы (вид в профиль), черные; базальные членики короткие, педицель округлый, постпедицель короткий, почти сферический, заостренный на вершине; стилус 2-членистый, вершинный, очень длинный. Лицо широкое, очень короткое; ротовые органы направлены вперед, очень короткие, скрыты внутри ротовой впадины; щупик черный, цилиндрический, на вершине немного расширенный. Грудь почти блестяще черная при виде сверху. Постпронотальные бугорки хорошо выраженные, несут длинную щетинку. Простернум отделен от проэпистернума. Среднеспинка выпуклая, с крепкими, длинными щетинками; акростихальные и дорсоцентральные щетинки двухрядные; щиток с двумя парами щетинок; латеротергит голый. Ноги с хорошо развитыми черными щетинками; средняя голень в средней

части, по крайней мере, с одной крепкой щетинкой, которая длиннее остальных щетинок. Задние голени уплощенные с боков и расширяющиеся к вершине; первый членик задних лапок немного расширенный. Цвет ног варьирует от темно-коричневого до светло-коричневого, у более темных экземпляров, по крайней мере, колени и основания лапок светлее остальных частей. Крылья коричневатые, с темной овальной стигмой на вершине R1; аксиллярная лопасть хорошо развитая; имеется крылышко; костальная жилка достигает M1+2; субкостальная жилка неполная; жилки R4+5 и M1+2 неразветвленные. Дискоидальная ячейка отсутствует, анальная ячейка гораздо длиннее базальных ячеек. Жужжальца темно-коричневые. Брюшко почти блестяще-черное, с черными щетинками, имеются длинные заднекраевые щетинки. Гениталии маленькие, симметричные, не повернутые, расположены вдоль продольной оси тела. Самка отличается от ♂ широким, почти блестящим лбом (глаза дихоптические) и более короткими щетинками на голове, груди и ногах. Его брюшко покрыто большей частью светлыми волосками, заднекраевые щетинки слабо развитые, ноги большей частью желтоватые. Длина тела 2,0 мм, крыла 2,5 мм (3) (рисунок 8.1).

Ареал.

Глобальный ареал вида охватывает умеренную зону Европы и европейской России, Турцию и Кавказ. В России известен из центра и юга (Краснодарский край и Республика Адыгея) Европейской части (4). Региональный ареал: вид обитает на территории ландшафтного заказника «Камышанова Поляна» и его окрестностей, а также в ГПЗ Утриш (5). В Республике Адыгея известен из окр. пос. Хамышки (рисунок 8.2).

Оценка численности популяции.

Редкий, спорадично встречающийся вид. Общая численность и ее тенденции в регионе низкая. На территории заказника «Камышанова Поляна» локально наблюдались рои, состоящие из 10-20 особей.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

Вид встречается локально и летает непродолжительное время. За пределами ООПТ в Краснодарском крае не обнаружен. Учитывая возрастающую антропогенную нагрузку на горные территории, возможно дальнейшее сокращение его численности в регионе.



Рисунок 8.1 – Габитус вида *Atelestus pulicarius* (фото: Plant A.).

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Точные сведения о биологии имаго почти отсутствуют, личинки неизвестны. Мух собирали с травянистой растительности в широколиственных лесах, предполагается, что они хищники. Описано роение самцов. Время лёта имаго в предгорной и низкогорной зонах – март-май, в среднегорной зоне – май-июнь.

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Из-за локальности распространения популяции вида представляются уязвимыми к проявлению любой хозяйственной деятельности. Основные лимитирующие факторы – уменьшение площади лесов, аридизация местообитаний, любая трансформация естественных ландшафтов.

Экономическая характеристика вида. Не имеет.

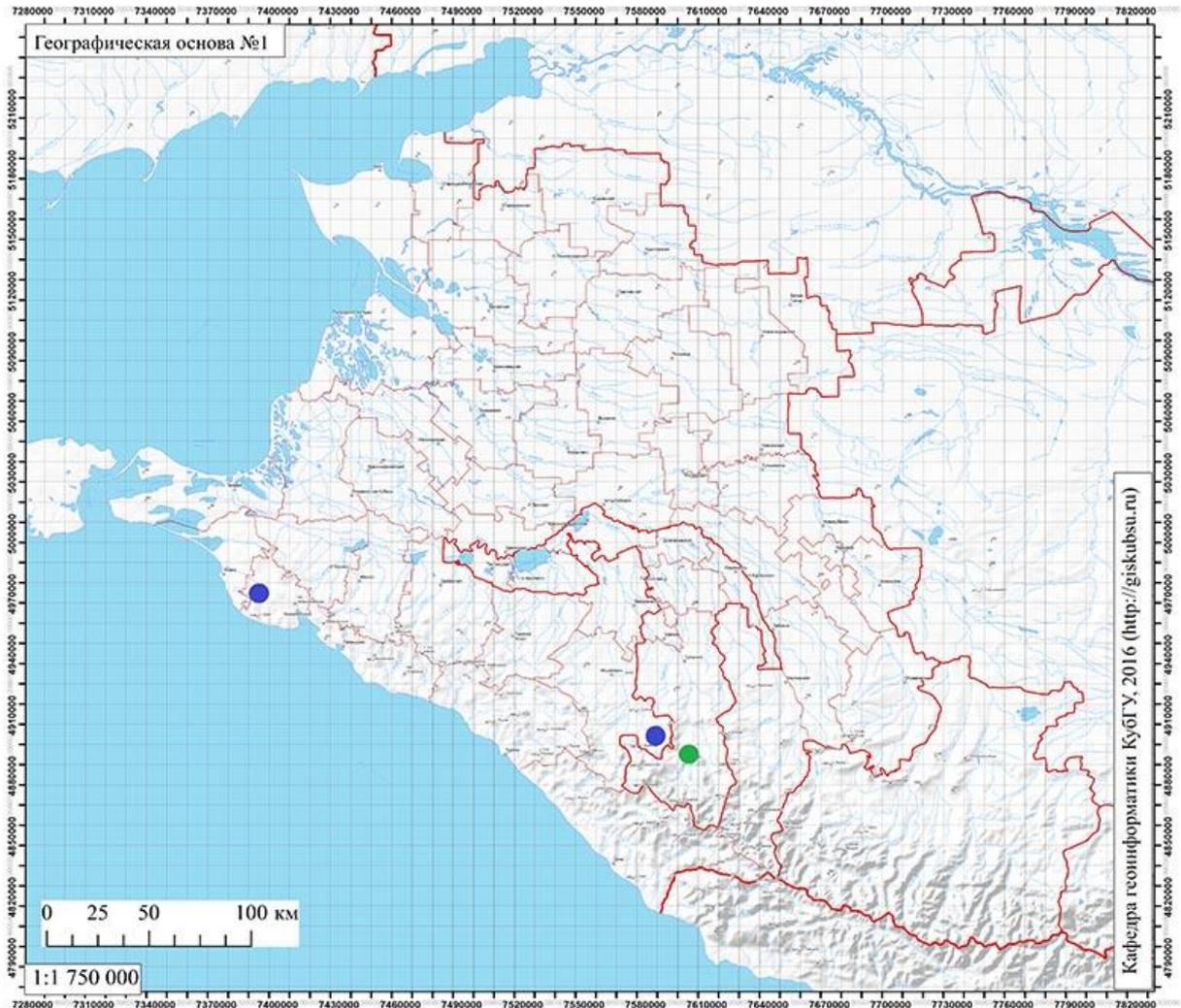


Рисунок 8.2 – Карта регионального ареала вида *Atelestus pulicarius* (по: Кустов, 2017).

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Охраняется на территории ГПЗ «Утриш» и заказника «Камышанова Поляна». Необходимо сохранение заселенных видом биотопов, соблюдение заповедного режима указанных ООПТ. Целесообразны поиски новых

локальных популяций, изучение региональной биологии, а также особенностей экологии всех фаз жизненного цикла.

Источники информации.

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Красная книга Республики Адыгея, 2012; 3. Chvála 1983; 4. Кустов, 2016; 5. Kustov et al., 2016.

Херсодромия Николая – *Chersodromia nikolayi* Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012

Таксономическое положение.

Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: гиботиды – Hybotidae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Эндемичный вид, обитающий в узкой полосе песчано-ракушечных пляжей Таманского залива. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. В Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species™). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU B1(iii), 2ab(ii,iii,iv,v). С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Мелкие буровато-коричневые мухи; голова с двумя парами длинных черных теменных щетинок, округлым постпедицелом, несущим дорсоапикальный стилус. Среднеспинка черная с коричневатым предщитковым углублением. Плевры желтовато-коричневые, опыленные, за

исключением блестяще-черного катепистернума. Ноги желтые, апикальные членики лапок контрастно черные. Крылья короткие, светло-желтые с буроватыми жилками. Длина тела 1,95–2,2 мм (2) (рисунок 8.3).

Ареал.

Причерноморский скифский эндемичный вид. Описан и известен только с территории Западного Кавказа – Таманского полуострова (3) (рисунок 8.4).

Оценка численности популяции.

Известен лишь из нескольких локалитетов, расположенных на побережье Таманского залива. Численность вида в типовых станциях при исследовании с использованием ловчих чашек Мерике составляет 8-10 экземпляров на 10 лов./сут.



Рисунок 8.3 – Габитус вида *Chersodromia nikolayi* (фото: Grootaert P.).

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

За период наблюдений с момента обнаружения и описания вида в 2012 г. численность вида сохраняет стабильность и не демонстрирует тенденции к увеличению или снижению.

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Имаго и личинки ведут хищный образ жизни. Имаго наблюдаются на песчаных участках прибрежных пляжей, а также на подсохших выбросах морских трав и водорослей (преимущественно взморника). Питаются, нападая на более мелких насекомых, преимущественно двукрылых. Личинки развиваются здесь же, в прибрежных субстратах.

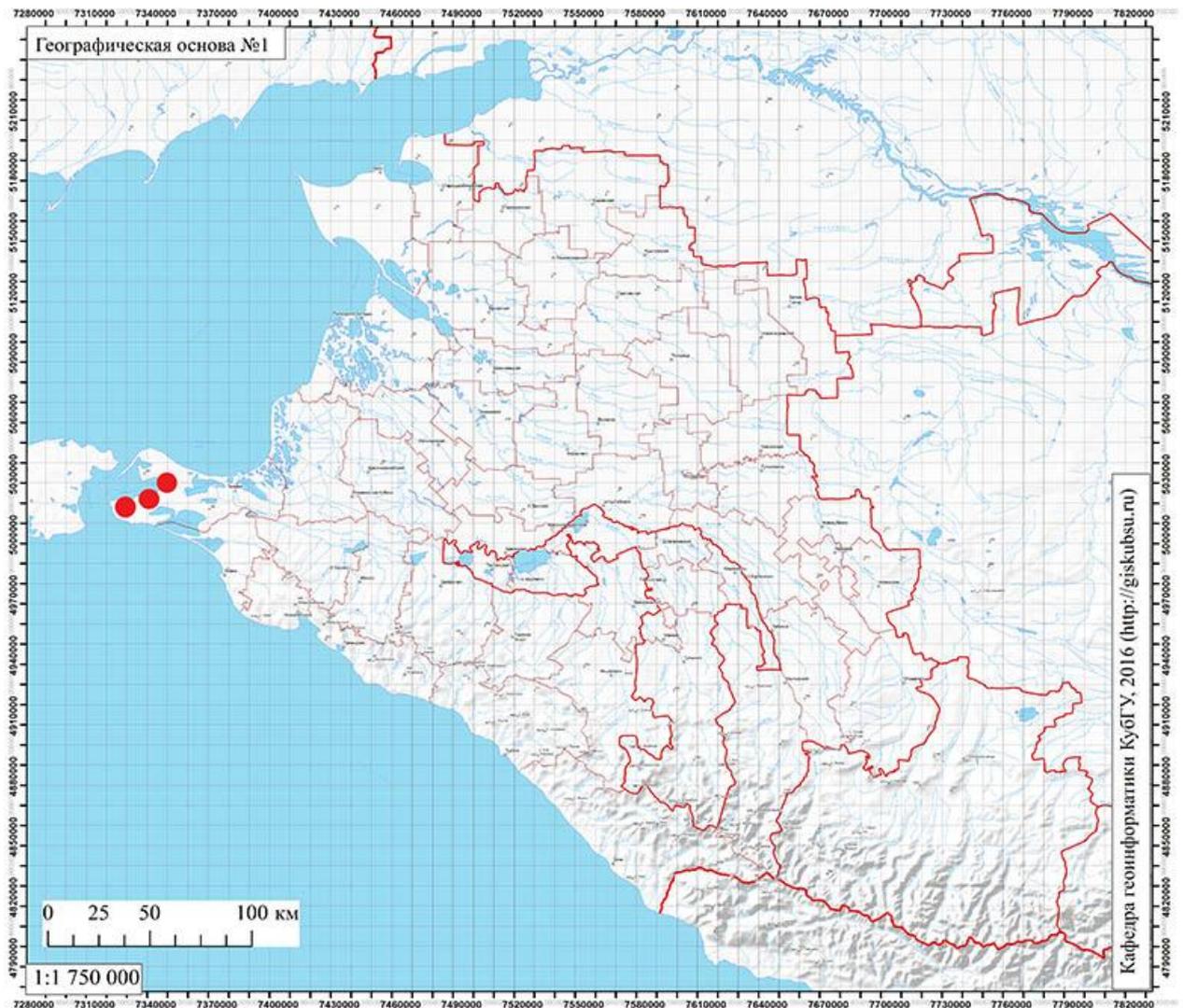


Рисунок 8.4 – Карта ареала вида *Chersodromia nikolayi* (по: Кустов, 2017).

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Использование прилегающих к воде территорий в качестве пляжей, обустройство и изменение естественного облика. Применение пестицидов в

агроценозах, прилегающих к прибрежной полосе. Произрастающая здесь естественная растительность подвергаются регулярному намеренному и ненамеренному выжиганию. Пагубно влияет массово-туристическая деятельность, обустройство прибрежных территорий.

Экономическая характеристика вида.

Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Целесообразна организация энтомологических микрозаказников в местах обитания. В связи с тем, что территории обитания вида используется в летний период для пляжного отдыха, необходимо уделять внимание мониторингу ландшафтного облика, необходимо запретить и предотвращать выжигание тростника и другой аборигенной растительности. Должен соблюдаться категорический запрет на работу тяжелой техники и в целом на проезд любого автомобильного транспорта в прибрежной полосе. Расчистка территории от выбросов водорослей и растительности должна производиться только в пределах существующих пляжей.

Источники информации

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Grootaert et al., 2012; 3. Кустов, 2016.

Платипальпус Негрובהа – *Platypalpus negrobovi* Grootaert, Kustov & Shamshev, 2012

Таксономическое положение. Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: гиботиды – Nybotidae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Эндемичный вид, описан и известен из двух локалитетов Северо-Западного Кавказа. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской

Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species™). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU B1ab(ii,iii). С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией.

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Мелкие мухи с темно-коричневыми головой и грудью, светло-коричневым брюшком и желтыми ногами. Глаза голые, разделены у обоих полов; теменные щетинки имеются или отсутствуют; среднеспинка отчетливо удлинённая, средние ноги хищного строения, вентральная поверхность бедер и голеней несет ряды шипиков, средние бедра утолщены (в 1,5 раза шире, чем передние бедра), задневентральные щетинки отсутствуют; средние голени без апикальной шпоры; 1 и 5 членики передних лапок очень длинные, 5 членик средних лапок длинный и примерно равен общей длине предшествующих 2-4 члеников. Длина тела 3,5 мм, крыла – 4 мм (2) (рисунок 8.5).

Ареал.

Евксинский вид, эндемичный для Северо-Западного Кавказа. Описан и известен только с территории Краснодарского края – Апшеронского и Мостовского районов, в 2010 и 2014 гг. (2, 3, 4) (рисунок 8.6).

Оценка численности популяции.

В Краснодарском крае обитает, по крайней мере, две локальные популяции, численность которых неизвестна. Учитывая количество обнаруженных экземпляров – 2, из которых 1 является типовым, следует констатировать низкую численность таксона. Применяемые различные средства учета при многолетнем мониторинге таксона в других локалитетах успеха в поимке данного вида не принесли.



Рисунок 8.5 – Габитус вида *Platypalpus negrobovi* (фото: Grootaert P.).

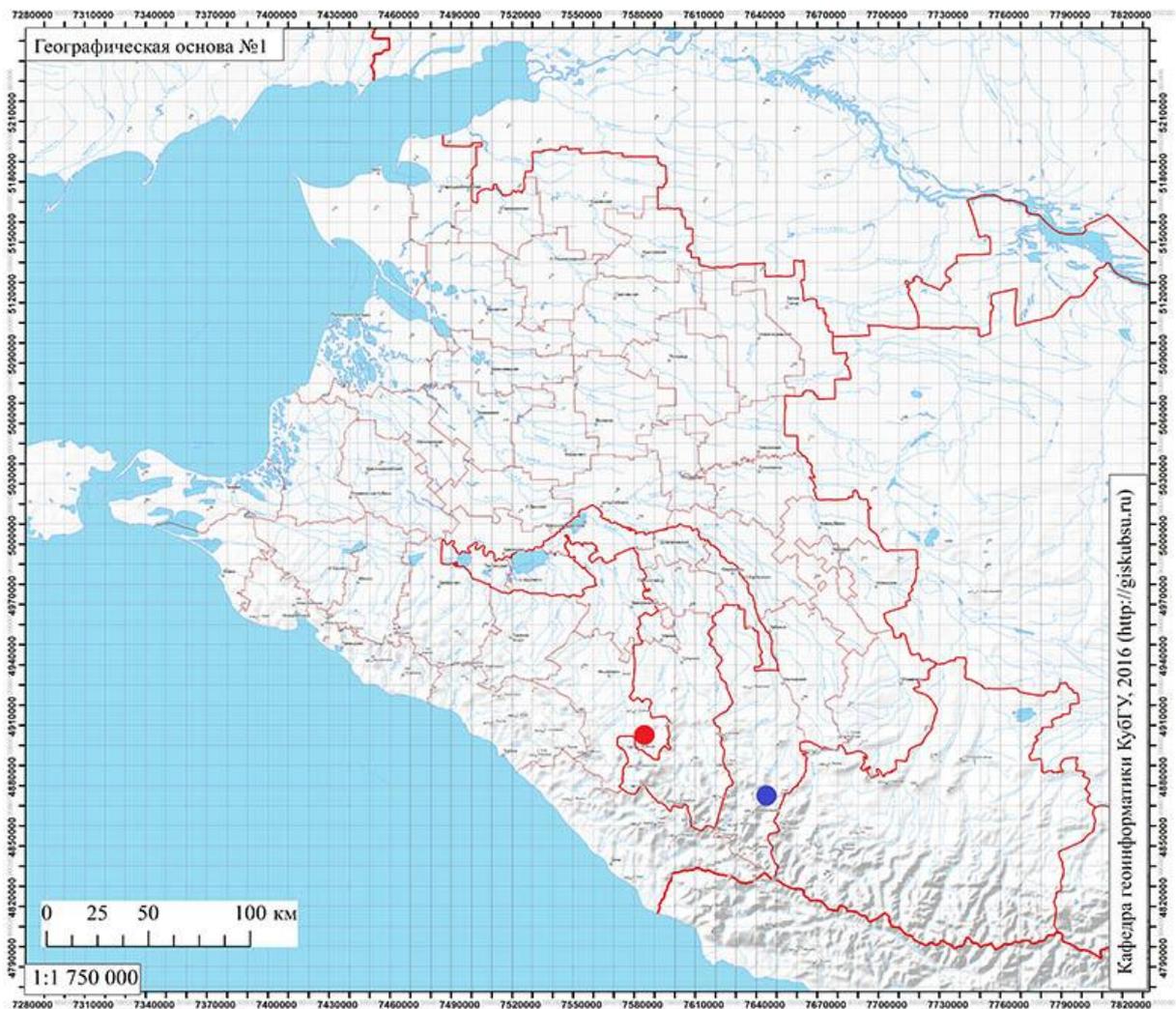


Рисунок 8.6 – Карта ареала вида *Platypalpus negrobovi* (по: Кустов, 2017).

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет

Оценить динамику популяций не представляется возможным по причине единичности находок.

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Имаго и личинки всех представителей рода ведут хищный образ жизни. Имаго отмечены в высокотравье экотонов широколиственного и смешанного леса и послелесного луга низко- и среднегорного поясов на высотах от 600 до 1200 м н.у.м. Питаются, нападая на более мелких насекомых, преимущественно двукрылых. Образ жизни личинок не известен.

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Лимитирующие факторы для вида не известны. В целом численность популяции данного таксона может лимитировать антропогенное изменение типовых местообитаний, прежде всего, вырубки лесов, прокладка дорог и урбанизация; на послелесных полянах – выпас скота. Для *Platypalpus negrobovi*, как мезофильного таксона, лимитирующим фактором является аридизация местообитаний вследствие повышения среднегодовой температуры.

Экономическая характеристика вида. Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Сохранение естественных ландшафтов – мест обитания вида. Таксон охраняется на территориях ООПТ: КГПБЗ и заказника «Камышанова Поляна». Однако в заказнике регистрируются постоянные нарушения режима ООПТ, что приводит к изменению его ландшафтного облика. Необходимо ужесточить контроль за соблюдением природоохранного законодательства на его территории. Также целесообразен поиск популяций вида и организация энтомологических микрозаказников в местах его обитания.

Источники информации

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Grootaert et al., 2012a; 3. Kustov et al., 2015; 4. Выполнение..., 2015a.

Платипальпус ложновлажнолесной – *Platypalpus pseudosilvahumidus*
Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015

Таксономическое положение. Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: гиботиды – Hybotidae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Эндемичный вид, описан и известен из двух локалитетов Северо-Западного Кавказа. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species™). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU B1ab(ii,iii). С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки

Среднего размера *Platypalpus*, принадлежащий к немногочисленной родовой группе *P. hackmani*. Отличаются совокупностью следующих признаков: наличие двух пар черных теменных щетинок, усик с желтыми (или коричневато-желтыми) базальными сегментами, постпедицель черный, его длина примерно в 2,5 раза превосходит ширину. Среднеспинка с крепкими черными щетинками; катепистернум полностью серо-опыленный; ноги желтые, задние лапки затемнены. Передние бедра сильно утолщены, толще передних бедер, передние и задние голени дорсально с 3-4 торчащими

черными щетинками, средние голени лишены вершинной шпоры, брюшко черное, почти полностью блестящее с черными щетинками (1) (рисунок 8.7).

Ареал.

Вид описан с территории Краснодарского края 2015 г. по нескольким экземплярам из сборов более ранних лет, известным с территории Северо-Западного и Центрального Кавказа (1). В 2015 г. вид был обнаружен и указан для Крымского п-ва (2). По зоогеографической принадлежности крымско-кавказский евксинский вид. Родственный таксон – *P. silvahumidus* Barták, Kubík, 2015 известен из центральной Европы (Чешская республика) (3) (рисунок 8.8).



Рисунок 8.7 – Габитус вида *Platyralpus pseudosilvahumidus* (фото: Кустов С.Ю.).

Оценка численности популяции.

Таксон малочисленен, всего с Кавказа известно 9 экземпляров таксона, 6 из которых датированы 1964 г. и были собраны на территории Карачаево-Черкесской Республики. Современные материалы из Краснодарского края составляют 2 самки из р-она г. Анапа (ГПЗ «Утриш») и 1 самка из Апшеронского р-она сборов С.Ю. Кустова в 2014 г.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет

Оценить динамику популяций не представляется возможным по причине единичности находок.

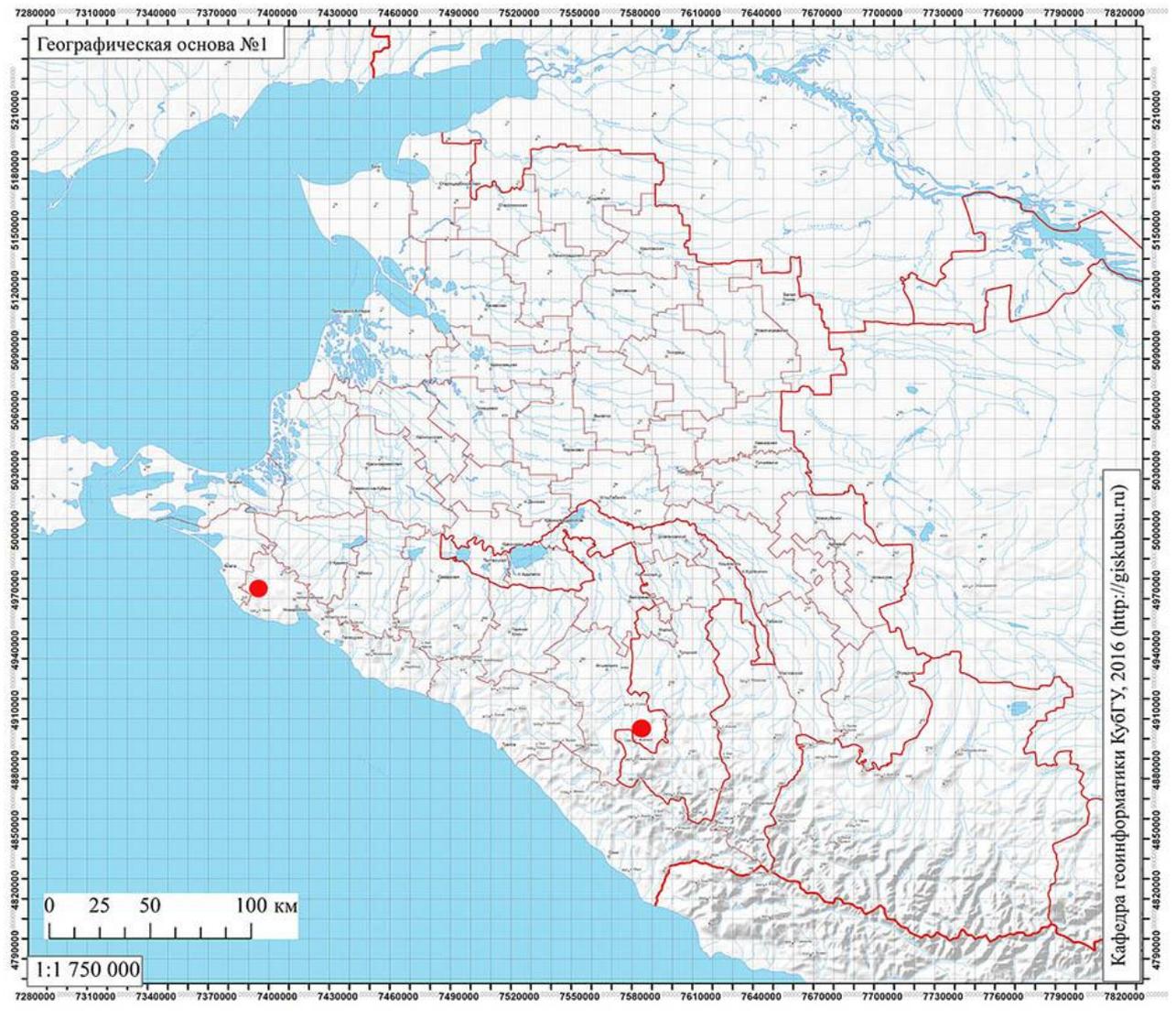


Рисунок 8.8 – Карта регионального ареала вида *Platypalpus pseudosilvahumidus* (Кустов, 2017).

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Имаго предпочитают предгорные и низкогорные ландшафты от 0 до 1150 м н.у.м., покрытые разреженным широколиственным лесом, держатся на кустарниках и деревьях. Взрослые мухи хищничают, питаются, нападая на более мелких насекомых, преимущественно двукрылых. Личинки также хищные, образ их жизни не известен. Весенний вид, лет имаго происходит в апреле-мае.

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Численность популяции таксона может лимитировать антропогенное изменение типовых местообитаний, прежде всего, вырубки лесов, прокладка дорог и урбанизация; на послелесных полянах – выпас скота. В некоторых участках регионального ареала имеет значение пирогенный фактор. Для *P. pseudosilvahumidus*, как мезофильного таксона, лимитирующим фактором является аридизация местообитаний вследствие повышения среднегодовой температуры.

Экономическая характеристика вида.

Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Необходимо сохранение заселенных видом биотопов. Предотвращение фактов нарушения природоохранного законодательства в местах обитания вида, возникновения пожарищ, рубок леса. Целесообразны поиски новых локальных популяций, изучение региональной биологии, а также особенностей экологии всех фаз жизненного цикла.

Источники информации

1. Kustov et al., 2015; 2. Кустов, Гладун, 2016; 3. Barták, Kubík, 2016.

Эмпис Анны – *Empis annae* Shamshev et Kustov, 2008

Таксономическое положение. Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: толкунчики – Empididae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Редкий эндемичный вид, связан с высокогорными субальпийскими лугами. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: вид включен в Красную книгу Республики Адыгея (2). Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU В1ac(iv,v). С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией.

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Голова желтая. Затылок в верхней части с 4 крепкими, длинными и несколькими короткими щетинками. Антенна полностью черная. Длина скапуса в 4 раза больше его ширины; длина постпедицеля в 5 раз больше его ширины; стилус очень короткий. Длина лабрума в 2 раза больше высоты головы. Грудь почти полностью желтая, только нотоплевральная линия и верхний край анэпистерна коричневатые; Среднеспинка с 1 предшовной супраалярной, 1 длинной нотоплевральной, 1 посталярной и 4 скутеллярными щетинками; дорсоцентральные щетинки однорядные, 7-8 в ряду. Переднее и заднее дыхальца коричневые. Ноги длинные, желтые, лапки коричневатые. Крыло прозрачное, с желтовато-коричневыми жилками, стигма желтоватая. Жужжальце желтое. Брюшко желтоватое, с нечеткими коричневатыми пятнами на переднем крае тергитов, почти блестящее (вид

сверху), в нежном светло-сером опылении; покрыто черными тонкими, большей частью короткими щетинками. Терминалии почти полностью желтые, только церк узко коричневый вдоль верхнего края. Лопасть эпандрия трапециевидная, широкая, покрыта многочисленными черными щетинками разной длины. Гипандрий голый. Фаллус тонкий, длинный, плавно, дуговидно изогнутый, с короткой клювовидной вершиной. Длина тела 4.9-5.2, крыла – 5.7-5.9 мм (3) (рисунок 8.9).



Рисунок 8.9 – Габитус вида *Empis annae* (фото: Нейморовец В.В.).

Ареал.

Вид известен только с территории Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край и Республика Адыгея), по-видимому, является узкоареальным эндемиком региона. В Краснодарском крае обнаружено несколько локальных популяций в высокогорных участках Сочинского и Апшеронского районов Краснодарского края: Лагонакский хребет, г. Аишха, г. Ачишхо, оз. Кардывач. В соседней республике Адыгея известен с г. Большой Тхач и плато Лаго-Наки (3, 4, 5) (рисунок 8.10).

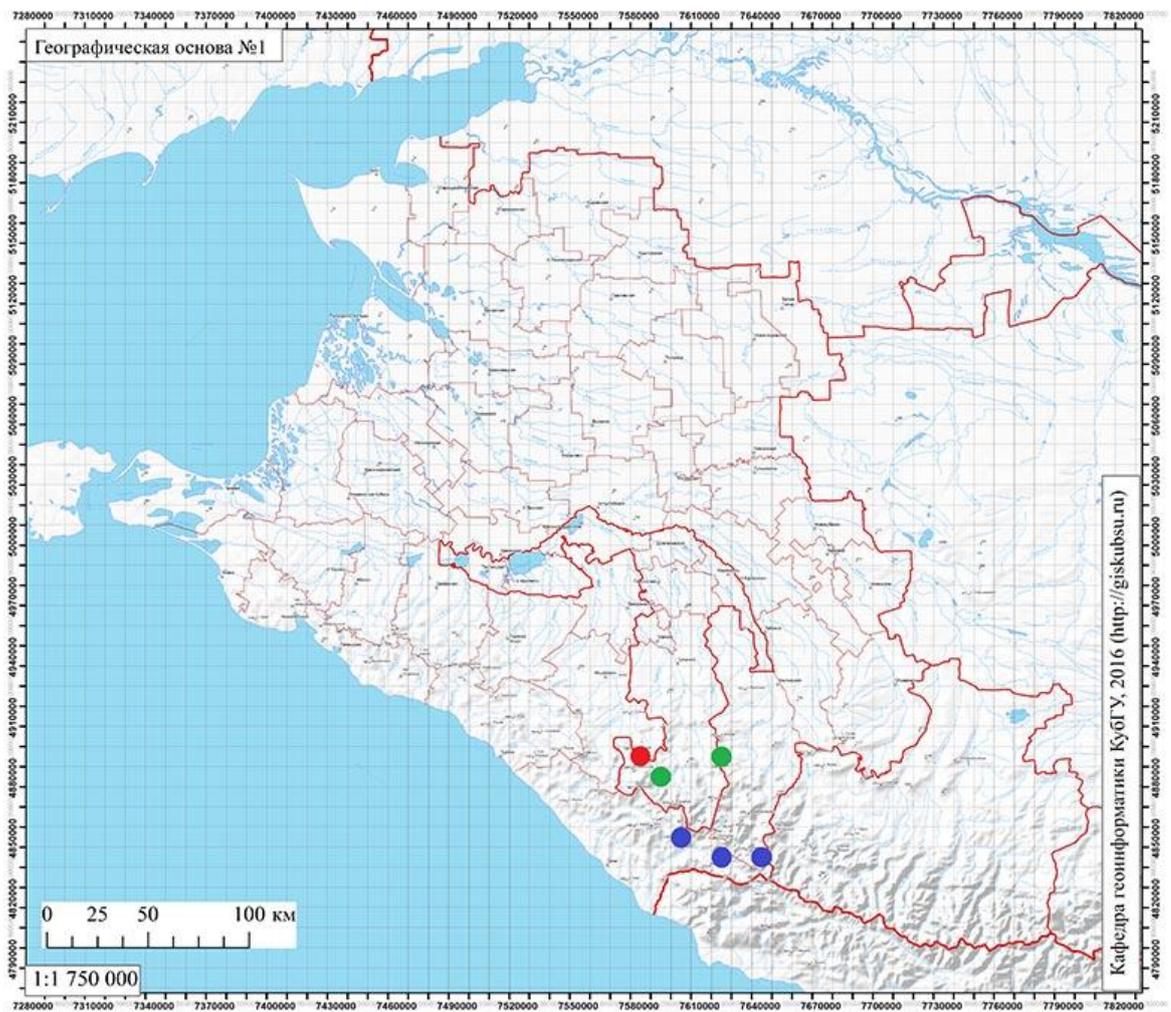


Рисунок 8.10 – Карта ареала вида *Empis annae* (по: Кустов, 2017).

Оценка численности популяции.

Наиболее репрезентативная популяция обитает в окр. оз. Кардывач, ее численность составляет 10-12 особей на га. Другие локальные популяции малочисленны: в субальпийских сообществах г. Аишха их численность – 1-3 особей на га; из местообитаний Лагонакского хребта и г. Ачишхо известен по единичным экземплярам. Также по единичным экземплярам зафиксирован с территории Республики Адыгея.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

Оценить динамику численности популяции затруднительно, т.к. данный вид был впервые описан с территории Республики Адыгея в 2008 г., после чего анализ энтомологических сборов позволил выявить таксон в высокогорьях Краснодарского края. Состояние популяции на территории КГПБЗ удовлетворительное. Особую тревогу вызывает состояние популяции Лагонакского хребта, где местообитания испытывают значительный антропогенный пресс.

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

В Краснодарском крае вид встречается в поясе субальпийских лугов на высотах от 1500 до 2900 м н.у.м. Время лёта имаго – июль, август. Предпочитают влажные биотопы. Летают плохо, при опасности перелетают на небольшие расстояния и вновь садятся. Характеризуются двойственным питанием нектаротрофы и хищники (в период спаривания). Среди цветковых растений встречаются на крестовнике ромболистном, валериане колхидской, девясиле крупноцветковом. Роёв не образуют, спаривание осуществляется на земле или растениях, ему предшествует ухаживание. Личинки хищные, развиваются в почве.

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Таксон угнетается в результате выпаса скота и лошадей, интенсивной рекреационной нагрузки в форме джипинга, мотокросса, интенсивного вытаптывания неорганизованными пешими туристами. Местообитание на

Лагонакском хребте расценивается как критическое. В связи с особенностями восстановления субальпийских лугов, главным образом, на выраженных склонах, любое антропогенное воздействие является зачастую летальным для местообитаний вида и его самого.

Экономическая характеристика вида. Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Охраняется на территории КГПБЗ. Целесообразна организация энтомологической ООПТ на Лагонакском хребте. Для сохранения вида требуется ограничение хозяйственной деятельности и реорганизованного туризма. Запрещение выпаса скота. Организация и маркировка туристических маршрутов, информационное обеспечение территории. Запрещение туристических стоянок. Уборка мусора. Постоянный мониторинг зоологически важных таксонов. Введение полного запрета на передвижение на любом виде транспорта.

Источники информации.

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Красная книга Республики Адыгея, 2012; 3. Шамшев, Кустов, 2008; 4. Кустов, 2013б; 5. Кустов, 2016.

Эмпис апкалис – *Empis apicalis* Loew, 1865

Таксономическое положение.

Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: толкунчики – Empididae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Локально распространенный, малочисленный вид, находящийся на границе репродуктивного ареала. В Красную книгу Краснодарского края (1) включен с категорией 2 «Уязвимый» – 2, УВ. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона

мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории «Уязвимые» – Vulnerable, VU B1a2a. С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией.

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

У самца глаза соприкасаются на лбу, лицо широкое, большей частью покрыто густой светло-серой пылью, края ротового отверстия и наличник блестящие. Усики большей частью черные, 1 и 2-й членики, а также основание 3-го членика коричневато-желтые или желтые. Длина 3-го членика усиков примерно в 3 раза больше его ширины и в 2.0 раза больше длины палочки. Грудь почти полностью покрыта густой светло-серой пылью, закрыловые бугорки и края щитка коричневато-желтые или желтые. Среднеспинка (вид сверху) с 2 светло-серыми узкими полосами между рядами акростихальных и дорсоцентральных щетинок. Ноги длинные, тонкие, 1-й членик передних лапок немного утолщен. Бедра непосредственно на вершине и лапки почти полностью (кроме основания 1-го членика передних и средних лапок) темно-коричневые, голени затемненные у вершины. Передние голени сзади с более длинными щетинками. Первый членик передних лапок покрыт относительно длинными тонкими щетинками. Крыло большей частью немного затемненное, на вершине с коричневатым пятном. Стигма темно-коричневая. Жилки R_4 и R_5 образуют почти тупой угол, жилки R_{4+5} и M_{1+2} параллельные у вершины крыла. Брюшко полностью покрыто нежной сероватой пылью, немного блестящее. Тергиты большей частью черные, по бокам узко желтые (кроме 7 и 8-го) и с длинными, светлыми, волосковидными щетинками. Самка похожа на самца, кроме следующих признаков. Глаза широко разделены лбом, омматидии одинакового размера. Склериты переднегруди (кроме антепронотума),

нотоплевральное углубление, закрыловой бугорок, края щитка и латеротергит коричневато-желтые, мезоплеврон с большими коричневато-желтыми пятнами. Ноги светлее, 1-й членик лапок всех ног желтый, по крайней мере, в основной половине. Передние голени и лапки покрыты простыми короткими щетинками, 1-й членик тонкий. Брюшко с более короткими волосками и щетинками, кроме длинных черных заднекраевых щетинок, имеющих на 2-4-м тергитах; тергиты с более широкими желтыми боковыми пятнами (1) (рисунок 8.11).

Ареал.

Глобальный ареал вида охватывает только Кавказ (2) и вид, вероятно, является эндемиком Кавказа. В Грузии (Кутаиси) известен только по первоописанию (3). Региональный ареал точечный. Вид обнаружен в 2004 году на территории Верхнеафипского охотничьего хозяйства (Северский район), в 2007 г. отловлен в окрестностях станицы Калужской. В Краснодарском крае находится на границе репродуктивного ареала (рисунок 8.12).



Рисунок 8.11 – Габитус вида *Empis apicalis* (фото: Кустов С.Ю.).

Оценка численности популяции.

В регионе вид известен по трем особям и двум находкам, которые, вероятно, относятся к двум локальным популяциям. Более ранние находки имеются только в коллекциях в России и Германии, где также представлены единичными экземплярами.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

По причине единичности находок оценить динамику численности популяции не представляется возможным. Известно, что за более чем 150-летний период, прошедший после описания данного таксона, особи регистрировались единично во всех точках его поимки.

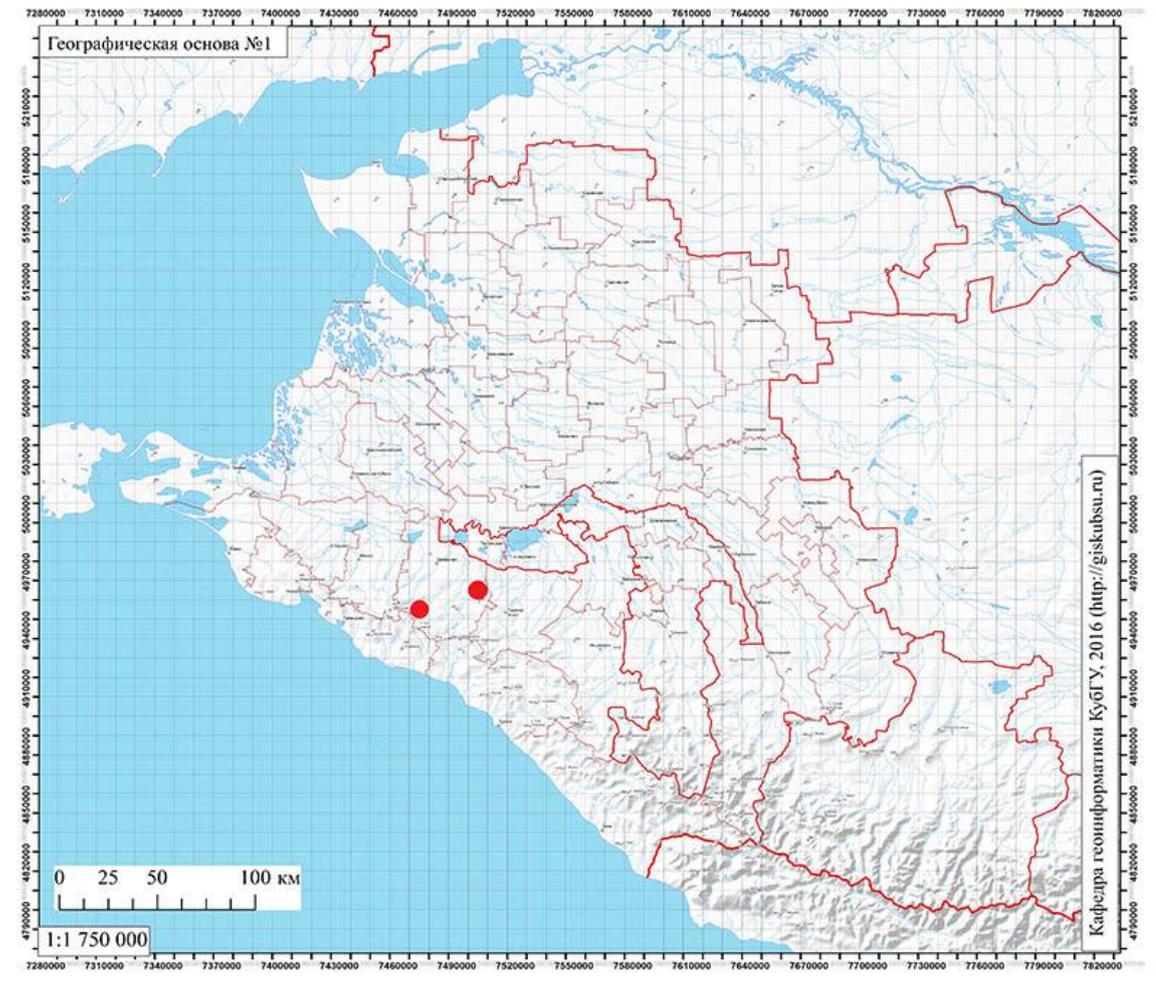


Рисунок 8.12 – Карта ареала вида *Empis apicalis* (по: Кустов, 2017).

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Вид известен из низкогорных широколиственных лесов и предгорных редколесий (4). Имаго питаются на цветках растений, в брачный период хищничают. Личинки, вероятно, также являются хищниками; биология преимагинальных стадий не известна. Лет имаго в регионе происходит в мае.

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Уязвимый вследствие интенсивного загрязнения, эксплуатации и деградации естественных мест обитания. К таковым воздействиям относятся вырубка лесов предгорного и низкогорного поясов, джиппинг, выпас скота, застройка и иная хозяйственная деятельность, широкое и некорректное применение пестицидов в предгорном садоводстве. Прямое уничтожение мест обитания.

Экономическая характеристика вида. Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Мониторинг вида и организация энтомологических микрозаказников в местах обитания его популяций. Сохранение естественных ландшафтов, предотвращение деградации мест обитания. Запрет на лесозаготовительные работы, джиппинг и выпас скота в местах обитания вида. Ограничение применения пестицидов в предгорном садоводстве.

Источники информации

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Кустов, 2016; 3. Loew, 1865; 4. Выполнение ..., 2014.

Эмпис Грутерта – *Empis grootaerti* Gladun et Kustov, 2011

Таксономическая принадлежность. Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: толкунчики – Empididae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Редкий, локально распространенный эндемичный вид. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона: мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species™). В красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU A4ce, B1a. С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Среднего размера мухи, длина тела: 5,5 мм, крыла – 6,3 мм. Голова чёрная, покрыта сероватым налётом, клипеус блестящий; с черными щетинками; щупики очень длинные, далеко выступают из ротовой впадины. Глаза разделены широким лбом. Лицо широкое, с почти параллельными краями. Грудь полностью чёрная, в густом золотисто-сером опылении с чёрными щетинками. Передние и задние дыхальца жёлтые. Ноги почти полностью жёлтые, только передние тазики в базальной части и апикальные членики лапок затемнённые; почти блестящие, покрыты чёрными щетинками. Крылья прозрачные, жилки коричневатые, в базальной части жёлтые, анальная жилка ближе к краю крыла слабо склеротизированная. Жилка R5 впадает в С ближе к вершине крыла, жилка R4 слегка изогнутая. Жужжальца жёлтые. Брюшко желтовато-коричневое, в основании более светлое, почти блестящее, в нежном сероватом опылении. Лопасть эпандрия длинная, равномерно дуговидно изогнутая, почти с параллельными краями; коричневатая в основании и жёлтая в апикальной части; в коротких светлых микротрихиях и тонких, очень длинных золотистых волосках. Гипандрий коричневато-жёлтый, покрыт микротрихиями. Фаллус жёлтый, очень длинный, тонкий, неравномерно дуговидно изогнутый. Отличается от других

видов группы жёлтой окраской ног и брюшка, формой фаллуса, а также густым снежно-белым налётом на брюшке самки (1) (рисунок 8.13).

Ареал.

Узколокальный эндемик Северо-Западного Кавказа. Вид описан и известен по трем экземплярам, найденным на территории КГПБЗ, по сборам Кустова С.Ю. и Гладуна В.В. из окр. оз. Кардывач (1, 2) (рисунок 8.14).



Рисунок 8.13 – Габитус вида *Empis grootaerti*: самец – слева, самка – справа (фото: Нейморовец В.В.).

Оценка численности популяции.

На территории КК вид известен по одной локальной популяции. Оценка численности показала единичное попадание особей в исследовательских пробах.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

С 2010 г. находок на территории КК не совершалось.

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

На территории КК вид встречается на полянах в высокогорном криволесье. Время лёта имаго первая декада августа. Имаго питаются на

цветах и соцветиях растений из различных семейств. В период размножения переходят к хищному образу жизни. Перед спариванием самец дарит самке «свадебный подарок» – пойманную жертву обычно двукрылого насекомого из семейств Muscidae, Anthomyidae, Empididae. С жертвой самец садится на верхушки трав и кустарников, он периодически взлетает, демонстрируя свой «подарок». Заметив такого самца, самка летит к нему навстречу. Спаривание начинается в воздухе, а заканчивается на растительности. Самец копулирует с самкой в момент, когда она питается «подарком» (2, 3).

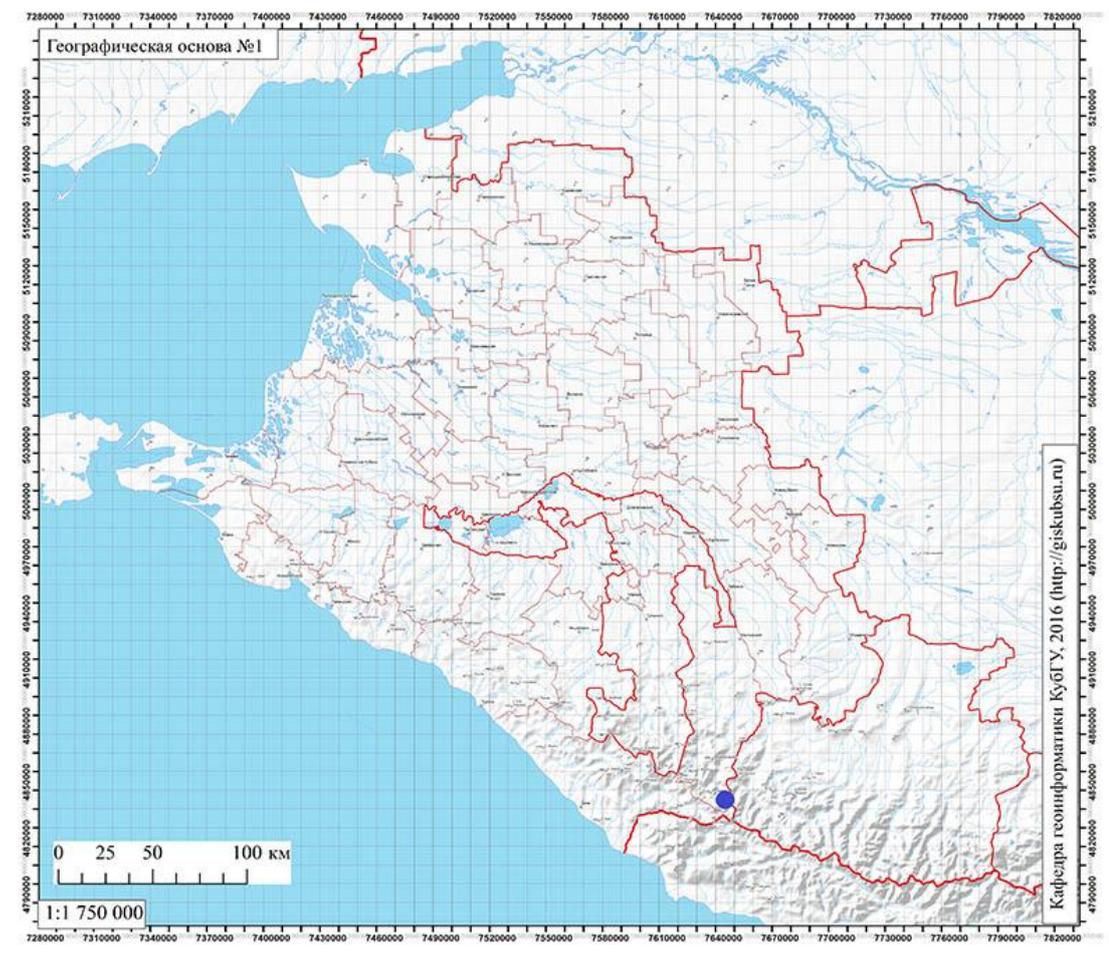


Рисунок 8.14 – Карта ареала вида *Empis grootaerti* (по: Кустов, 2017).

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Популяция в окр. оз. Кардывач малочисленна. В связи с локальностью распространения вид уязвим к проявлению любого изменения местообитаний.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Охраняется на территории КГПБЗ. Необходим мониторинг вида, поиск новых локальных популяций в характерных ландшафтах – высокогорном криволесье и организация охраны таксона в них посредством создания энтомологических ООПТ.

Источники информации.

1. Гладун, Кустов, 2011; 2. Кустов, Шамшев, 2011; 3. Выполнение ..., 2014.

Виедемания Брауэра – *Wiedemannia braueri* (Mik, 1880)

Таксономическое положение.

Тип: членистоногие – Arthropoda. Класс: насекомые – Insecta. Отряд: двукрылые – Diptera. Семейство: толкунчики – Empididae.

Категория и статус таксона.

3 «Уязвимые», УВ – Vulnerable (VU). Редкий вид, связан с предгорными реофильными сообществами. Субэндемичный подвид уязвимый вследствие деградации естественных местообитаний. В Красную книгу Краснодарского края (1) не включен. Красные книги субъектов Российской Федерации, граничащих с Краснодарским краем: не включен. Категория угрозы исчезновения таксона мировой популяции в Красном Списке МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species). В Красный список МСОП не включен. В Красную книгу РФ не включен. Региональная популяция относится к категории редкости Vulnerable, VU B1ab(ii,iii,iv,v). С.Ю. Кустов.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, ратифицированных Российской Федерацией.

Не принадлежит.

Основные диагностические признаки.

Среднего размера стройные мухи с длинными ногами и коротким хоботком, которые характеризуются следующими признаками: лицо голое, без волосков, на нижнем крае с четкой вырезкой или килем, наличник не дифференцированный; щеки широкие. Половой диморфизм выражен очень слабо; самки отдельных видов часто различаются с большим трудом (2). *Wiedemannia braueri* отличается от близких видов комплексом следующих признаков: щеки широкие (более половины высоты глаза), акростихальные щетинки обходят предщитковое углубление, дорсоцентральных щетинок 5-6 пар, среди которых расположены мелкие щетинки, среднеспинка оливково-коричневая (пространство за плечевыми бугорками и нижний край нотоплеврона светлее), предщитковое углубление голубоватое, передние бедра без крепких переднеапикальных щетинок; крыловой глазок округлый черный и крупный, церк с передним и задним крупными пальцевидными выростами с коротким широким рассеченным посередине срединным выростом (3) (рисунок 8.15).

Ареал.

Глобальный ареал вида занимает центральную и южную Европу, на востоке глобального ареала таксон известен из Грузии (Мингрелия). В России указан только с территории Краснодарского края. Региональный ареал. В настоящее время вид обнаружен в двух локалитетах В. Джуст (4) отметил его из окрестностей г. Сочи по материалам сборов 1977 г., в настоящее время популяция вида обнаружена на р. Курджипис в окр. пос. Гуамка (3, 5) (рисунок 8.16).

Оценка численности популяции.

Многолетние исследования водных эмпирид на территории Краснодарского края позволили выявить только одну популяцию,

численность которой составляет 3-5 особей на 100 м участка русла р. Курджипис. Обследования водотоков других сходных по условиям обитания рек на территории Краснодарского края находок вида не принесли.

Тренд состояния региональной популяции за последние 10 лет.

Оценить динамику численности популяции затруднительно, т.к. данный вид был впервые найден на территории Краснодарского края после промежутка в 36 лет. Состояние репрезентативной популяции на р. Курджипис в окрестностях пос. Гуамка сегодня опасений не вызывает.



Рисунок 8.15 – Габитус вида *Wiedemannia braueri* (фото: Нейморовец В.В.).

Особенности биологии и экологии на территории Краснодарского края.

Представители *Wiedemannia braueri* – типичные обитатели зон заплеска и брызг горных речек, родников и ручьев; чаще всего встречаются на камнях, выходах скальных пород, на мхе, преимущественно в непосредственной близости от водопадов, перекатов, бурных участков водоемов. На Кавказе вид встречается в проточных водоемах – горных реках, на высотах от 0 до 450 м н.у.м. Имаго и личинки ведут хищный образ жизни, имаго питаются, выхватывая из воды различных мелких беспозвоночных. Личинки развиваются здесь же, в проточных водоемах, на камнях, мхе и погруженных в воду подтопленных стволах деревьев (2).

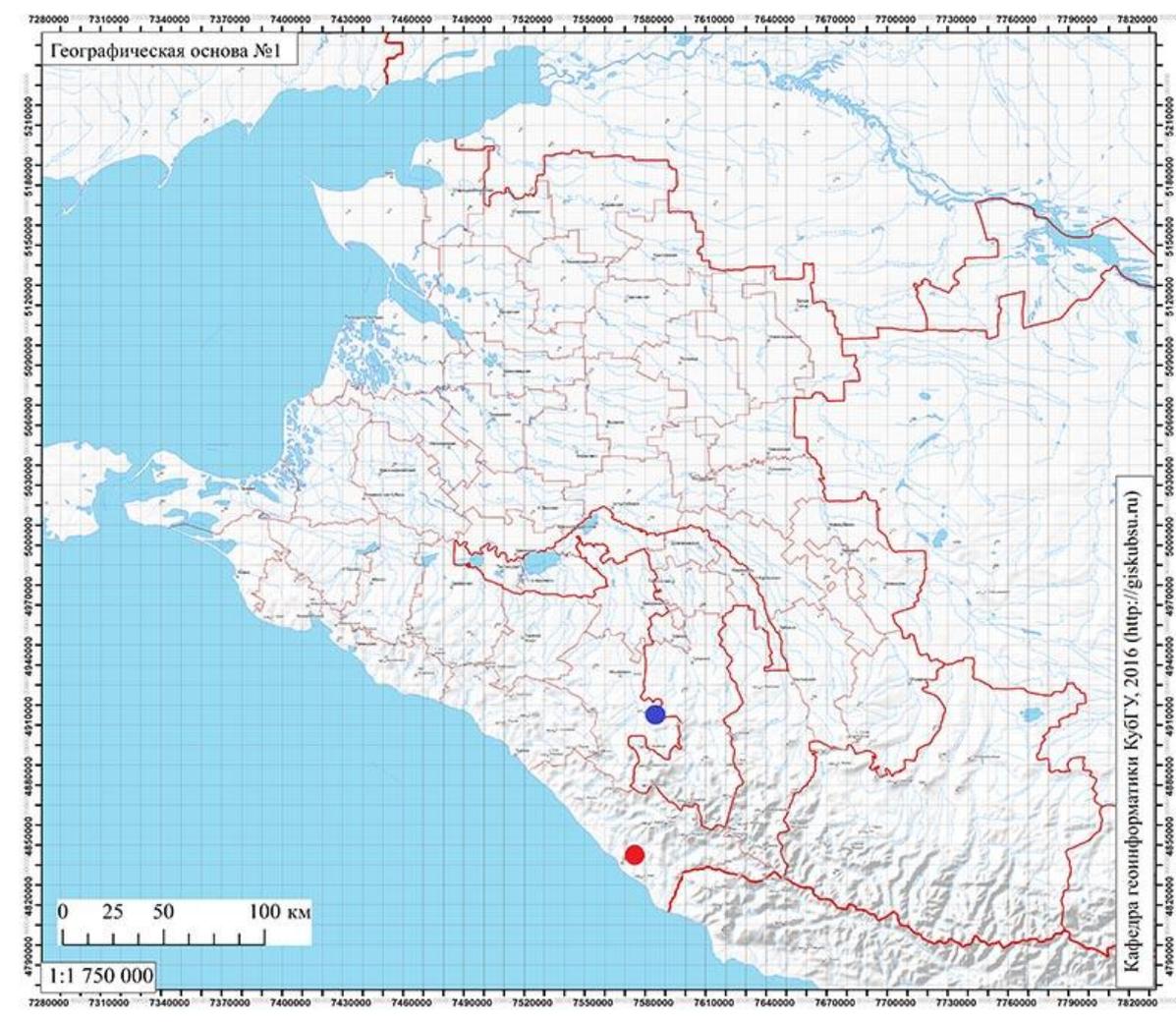


Рисунок 8.16 – Карта регионального ареала вида *Wiedemannia braueri* (по: Кустов, 2017).

Основные факторы, лимитирующие состояние региональной популяции.

Главным лимитирующим фактором является изменение гидрологического режима водоемов, которое происходит вследствие вырубок леса вблизи русел горных рек и их притоков, общей аридизации ландшафтов, антропогенного изменения облика территорий: застройки, зарегулирования русел рек, загрязнения водотоков.

Экономическая характеристика вида. Не имеет.

Меры охраны, необходимые для сохранения и восстановления региональной популяции.

Необходимо проведение целенаправленного мониторинга вида, поиск его популяций. Организация энтомологической ООПТ в месте обитания локальной популяции. Необходимо предотвратить любые виды антропогенного воздействия в верхнем и среднем течении р. Курджипс, вырубку леса вблизи русла реки, исключить загрязнение водотока.

Источники информации

1. Красная книга Краснодарского края, 2007; 2. Кустов, Жеребило, 2014; 3. Kustov, Zherebilo, 2015; 4. Joost, 1981; 5. Выполнение ..., 2014.

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

Кавказский регион один из наиболее богатых в фаунистическом отношении регионов России (Konstantinov et al., 2009) и в первую очередь это касается биоразнообразия беспозвоночных, в несколько раз обгоняющего по этому параметру сравнимые по площади области центральной, северной и восточной России. Высокое разнообразие эмпидоидов на Кавказе было показано в разделе 5.2. При этом максимальное разнообразие отмечается в лесных и субальпийских сообществах, которые являются средой обитания для многих тысяч видов беспозвоночных животных, прежде всего,

насекомых. Удобной иллюстрацией этой закономерности являются весьма многочисленные и, хорошо изученные в составе отдельных крупных семейств, представители отряда двукрылых насекомых.

В данной работе приведена 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. Среди всех российских регионов Краснодарский край как нельзя лучше подходит в качестве модельной территории для разработки и апробации мер по сохранению биоразнообразия за счет набора уникальных ландшафтов и сообществ, разнообразия и концентрации эндемичных таксонов энтомофауны (с учетом площади региона). При этом высокая плотность населения и сложная история региона обеспечивают непрерывное воздействие антропогенного фактора на членистоногих во всем многообразии его негативных последствий (Щуров, Замотайлов, 2006).

Наибольшее разнообразие двукрылые достигают в лесной зоне. Показательно, что известная фауна двукрылых Северо-Западного Кавказа включает представителей, по меньшей мере, 80 семейств, а суммарное число видов в регионе на данный момент составляет около 1000, в основном, имеющих то или иное практическое значение (что, безусловно, ниже истинного значения таксономического разнообразия), также сконцентрирована в поясе предгорных и горных лесов. Установлено, что только на относительно небольшой территории заказника «Камышанова Поляна», (около 3000 га), расположенного в зоне смешанных лесов, двукрылые насекомые представлены 432 идентифицированными видами, из 78 семействам (Михайличенко, Кустов, 2012).

Таким образом, леса играют первостепенную роль в формировании биоразнообразия беспозвоночных животных Северо-Западного Кавказа (видовое разнообразие позвоночных животных несравнимо с таковым

беспозвоночных, но и их видовой состав в лесной зоне также, видимо, лидирует по объему). Под пологом леса находят пристанище не только дендрофильные и гербифильные виды, характерные для типичных лесных растительных сообществ, но также сапробионты, обитатели лесной подстилки и опада, эндогейные виды, населяющие микрокаверны и трещины почвы и троглобионты. Микроклимат типичных местообитаний этих видов образуется в первую очередь, благодаря регулирующему воздействию леса, определяющему, в частности, режим влажности и температуры. Вследствие того, что территории Краснодарского края, занятые лесом, лидируют по таксономическому разнообразию эмпидоидов.

Последовательность формирования фауны двукрылых Северо-Западного Кавказа носит исключительно сложный характер. Она неоднократно обогащалась выходцами из Европы, соседнего Средиземноморья, Малой и Передней Азии, а также Неморальной зоны Евразии, которые вовлекались здесь в процессы «переработке» и одним из наиболее характерных результатов данных процессов и явлений, иллюстрирующих облик региональной фауны, является кавказский эндемизм. Разнообразные территориальные связи Кавказа, орогенез, оледенения и формирование многочисленных рефугиумов во время ледникового периода, совершенно не сравнимых по количеству и площади с северной и центральной Россией и являвшихся ареной т.н. «рефугиального» видообразования (Schweiger, 1966), содействовало появлению беспрецедентного в фауне России видового разнообразия крайне ограниченно распространенных видов – эндемиков и субэндемиков Северо-Западного Кавказа. При этом основная масса данных таксонов обитает именно в лесной зоне, в связи с чем, большая часть выделяемых нами важнейших местообитаний насекомых территориально расположены в различных типах лесных сообществ.

Среди эмпидоидных двукрылых Кавказа родового эндемизма нет, однако, в других таксонах двукрылых имеются немногочисленные

эндемичные роды, например *Filipitschenkia* (Stratiomyidae), *Guzeriplia* (Dolichopodidae). Мы объясняем это молодостью Кавказа и его диптерофауны, проиллюстрированной на ряде групп (Кустов, 2015), сравнительно высокой мобильностью мух и, возможно, иной трактовкой родового уровня у диптерологов в целом. Однако внутри отдельно взятых подродов двукрылых (например, Empididae: *Xanthempis*), уровень видового эндемизма в некоторых родах и подродах может превышать 90 % (Кустов, 2013б).

В целом, на материале по двукрылым насекомым показано, что уровень видового эндемизма сильно различается в различных семействах, однако для некоторых из них он может быть чрезвычайно высок. Так в хорошо изученном, многочисленном и широко распространенном семействе Dolichopodidae из 207 известных видов (Grichanov, Volfov, Kustov, 2007) к эндемичным относятся 8 (3,8 %) (Вольфов, 2010). Среди Syrphidae из 257 видов, встреченных на территории Северо-Западного Кавказа, 239 являются общими для Европы и Средиземноморья, 14 видов – автохтонами (5,5 %) (Кустов, 2006). При этом сирфиды – одна из наиболее мобильных групп двукрылых насекомых, которые, обладая хорошими летными качествами, способны преодолевать значительные расстояния. Для семейства Stratiomyidae эндемичными для Северо-Западного Кавказа являются 5 видов из 60, зарегистрированных в регионе, что составляет 8,3 % (Нестеренко, 2014). Другая ситуация наблюдается в группе семейств эмпидоидов (Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae), являющихся в значительной степени биотопически приуроченными, автохтонные виды включает 4 типа эндемичных ареалов: евксинский (106 видов), причерноморский (6 видов), евксинско-причерноморский (1 вид), евксинско-куроараксинский (4 вида), общее количество эндемичных видов, при этом, равно 120, что составляет 45 % от всей фауны.

Многие представители эндемичных насекомых распространены крайне локально, заселяя один или ряд соседних горных хребтов, долину или

эстуарии одной или нескольких рек, пещеру или карстовый массив. Соответствующие биоценозы имеют высокую природную ценность как резерваты уникальной в мировом масштабе биоты.

Другой характерной чертой региональной фауны является наличие реликтовых видов. Сложная история формирования энтомофауны Северо-Западного Кавказа, которая привела к становлению большой группы реликтовых и эндемичных видов в регионе, хорошо продемонстрирована на примере жесткокрылых насекомых (Замотайлов и др., 2010). Среди эмпидоидных двукрылых, таковыми являются представленные на Кавказе виды родов эмпидоидов: *Hormopeza*, *Iteaphila*, *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromyia*, и др., которые отличаются значительной древностью. Представители трех последних родов известны из балтийского янтаря (Ulrich, 2003).

Различные территории Северо-Западного Кавказа и Краснодарского края в разной степени подвержены антропогенному воздействию. Без сомнения, наибольшую нагрузку испытывает степная зона края, почти полностью трансформированная в результате ведения сельского хозяйства. Своеобразные степные биоценоотические рефугиумы, насыщенные редкими представителями энтомофауны, уцелели, прежде всего, на Таманском полуострове, во многом благодаря расчлененному рельефу местности и относительно невысокой плотности населения. В степной зоне именно тут многие недостаточно исследованные до настоящего времени местообитания редких и эндемичных таксонов являются критическими. На полуострове, преимущественно на высотных террасах и курганах, произрастает естественная степная растительность. Ее сохранности содействовал всхолмленный рельеф территории с большим количеством балок по берегам лиманов, где естественные сообщества переживали периоды активного освоения полуострова, начиная со времен Боспорского царства. Кроме того, многие, особенно гигрофильные и криофильные виды насекомых, оказываются сейчас в угрожаемом состоянии не только из-за антропогенной

нагрузки, но и в результате трансформации климата. Таким образом, наиболее «хрупкие» природные сообщества оказываются еще в более сложном положении (Замотайлов, Щуров, 2010; Замотайлов и др., 2015).

Сохранение биоразнообразия насекомых подобных участков возможно лишь путем охраны немногочисленных оставшихся анклавов степной растительности и соседствующих с ними галофитных участков, грязевых вулканов и части морской приливной зоны с типичными комплексами видов, являющихся фаунистическими рефугиумами степных энтомокомплексов (Полтавский, 2003).

Работы по выделению важнейших участков на территории Краснодарского края до настоящего времени не велись, однако имеется положительный опыт разработок подобного рода (выделения энтомологических рефугиумов) на примере территории Ростовской области (Полтавский, 2012), где в качестве модельной группы использовались чешуекрылые. В свою очередь нами были сделаны множество наработок по уже существующим ООПТ – в свете познания эмпидоидей, обитающих на их территориях, особенностей их пространственного распределения и фенологии. Такие работы велись на территориях ГПЗ «Утриш» (с 2013 по 1016 гг.), КГПБЗ (2004-2016 гг.), заказник «Камышанова Поляна» (1998-2016 гг) куда было организовано множество маршрутных экспедиций, имелись площадки для проведения стационарных исследований: устанавливались ловушки различных типов и т.д. Результаты этих исследований опубликованы в работах: С.Ю. Кустов (2013), S.Yu. Kustov, et al., 2016 (по ГПЗ «Утриш»); Михайличенко, Кустов, 2011; Михайличенко, Кустов, 2012; Михайличенко и др., 2013 (по заказнику «Камышанова Поляна»); Гриценко, Кустов, 2013; Клименко и др., 2015 (по КГПБЗ). Исследование населения эмпидоидов различных территорий Краснодарского края, не отнесенных к ООПТ, но содержащих уникальные таксоны (эндемичные, реликтовые, очень редкие в природе и пр.) сподвигло нас на проведение работ, направленных на

сохранение важнейших местообитаний в условиях усиления антропогенной нагрузки на регион.

Для Краснодарского края выделение важнейших участков энтомоценозов имеет важнейшее значение по целому ряду обстоятельств. Это исключительное биоразнообразие, высокая степень эндемизма в ряде таксонов, уникальные природные ландшафты, наличие реликтов и неэндемиков и, наряду со всем перечисленным, высокая антропогенная нагрузка на регион, проявляющаяся в курортном освоении ландшафтов, сельскохозяйственной деятельности, урбанизации и др. Основным постулатом в данной работе мы обозначили выделение важнейших местообитаний, находящихся, в первую очередь, на наиболее бурно развивающихся и осваиваемых территориях, с целью максимально возможной изоляции этих местообитаний для сохранения их уникальной энтомофауны.

Выделение критических местообитаний обосновано международными правовыми актами (ратифицированными РФ), а также природоохранным законодательством РФ и регионов. Согласно ратифицированной РФ в 1995 г. Конвенции о биологическом разнообразии (1992), государство обязано сохранять в живой природе биоразнообразие на собственной территории. В соответствии с разделами Конвенции в т.ч. ст.8, п. а: создать систему охраняемых районов или районов, в которых необходимо принимать специальные меры для сохранения биологического разнообразия; ст.8, п. d: содействовать защите экосистем, естественных мест обитания и сохранения жизнеспособных популяций видов в естественных условиях. Согласно Приложению 1 Конвенции, к компонентам биологического разнообразия, имеющим важное значение для его сохранения и устойчивого использования, причислены экосистемы и места обитания, характеризующиеся высокой степенью биоразнообразия, большим числом эндемичных (или) находящихся в опасности видов, или содержащие дикую живую природу, или имеющие репрезентативный или уникальный характер; кроме этого – виды или

сообщества, находящиеся в опасности, играющие важную роль для сохранения и устойчивого использования биологического разнообразия, например, в качестве видов-индикаторов.

В федеральном законе «О животном мире» № 52 ФЗ от 24.04.1995 г. (ст.5) государство обязано осуществлять ведение Красной книги Российской Федерации и участвовать в создании ООПТ и ООПА; в ст. 6 к полномочиям субъектов были отнесены в т.ч. ведение региональных Красных книг и создание ООПТ в пределах своей компетенции. Дальнейшие нормативные акты регламентируют положения ФЗ на региональном уровне: Закон Краснодарского края от 2 декабря 2004 года № 802-КЗ «О животном мире на территории Краснодарского края» (абзац 4 статьи 4); постановление главы администрации (губернатора) Краснодарского края от 14 октября 2013 года № 1200 «Об утверждении государственной программы Краснодарского края «Охрана окружающей среды, воспроизводство и использование природных ресурсов, развитие лесного хозяйства» на 2014 - 2020 годы»; постановление главы администрации (губернатора) Краснодарского края от 19 октября 2012 года № 1250 «О министерстве природных ресурсов Краснодарского края» (абзац 15 пункта 3.8 Положения).

Особое внимание было уделено нами таксонам, предлагаемым в новое третье издание Красной книги Краснодарского края планируемого в 2017 г.

В связи с изложенным выше, целью этой стороны исследовательской работы стало выявление участков важнейших местообитаний беспозвоночных животных, в том числе критических местообитаний, в целях сохранения естественных местообитаний компонентов биологического разнообразия Краснодарского края и экосистем. Нами был произведен анализ специальной географической и биологической литературы, относящейся к рассматриваемым муниципальным образованиям, с целью предварительного определения территорий, перспективных для поиска важнейших местообитаний беспозвоночных. Сами исследования включали полевую работу по выявлению на местности важнейших (в том числе критических)

местообитаний эмпидоидных двукрылых. При этом были проанализированы материалы сборов предшествующих лет, предварительно определены местообитания редких, эндемичных и реликтовых видов. Следом производилось выполнение эколого-фаунистического описания выявленных местообитаний. Определение расений при проведении работ велось по ряду источников: И.С. Косенко (1970); А.С. Зернов (2006); Конспект флоры Кавказа (2003; 2006; 2009); С.А. Литвинская (2001; 2006).

Кроме созологической важности участков, критериями их отбора послужило их расположение в различных типах ландшафтов Краснодарского края с целью максимального охвата таксонов, различных по топической приуроченности и формирования разностороннего «созологического скелета» энтомофауны различных ландшафтов региона. Безусловно, эмпидоидные двукрылые, рассматриваемые нами здесь в качестве основной группы для выделения важнейших местообитаний и их последующего мониторинга, могут быть не единственными в деле формирования энтомологических микро-ООПТ в Краснодарском крае. Созологический статус предлагаемых местообитаний может актуализироваться за счет включения представителей других таксонов насекомых.

Материалом для работы послужили натурные обследования, проведенные в 5 муниципальных образованиях Краснодарского края, на территориях МО города-курорта Горячий Ключ, Темрюкского, Северского, Славянского и Апшеронского районов, где было установлено 7 участков важнейших местообитаний беспозвоночных животных в 2014-2016 гг.

Ниже приводится описание семи таких местообитаний, расположенных в на территориях перечисленных выше муниципальных образований Краснодарского края. Наименования местообитаний были образованы от физико-географических наименований местности, либо названий расположенных рядом населенных пунктов. Границы данных участков определялись нами с точки зрения нахождения важнейших ландшафтных типов, удобства их идентификации на местности; преимущество отдавалось

естественным границам. Изложение ведется по следующим основным пунктам: локализация, ландшафтно-биоценотическое описание, характеристика таксоценоза соэкологически значимых насекомых, лимитирующие факторы необходимые меры охраны. Для некоторых таксонов подробно описывается их экологическая характеристика. Все местообитания снабжены графическим материалом обозначения их на местности по тексту работы.

Предлагаемые местообитания расположены в различных типах ландшафтов: «Сенной» – прибрежный участок, «Веселовка» – степной участок; «Соболевский» – равнинный участок пойменного леса; «Октябрьский» – предгорный широколиственный участок; «Бетта» – шибляковый участок; «Темнолесский» – среднегорный участок смешанного леса; «Лагонакский» – субальпийский участок.

Местообитание «Сенной»

1. Расположение участка.

Предлагаемый к выделению участок местообитания беспозвоночных расположен на территории Темрюкского района в границах муниципального образования пос. Сенной (рисунки 8.17-8.18). Участок расположен на высоте 0-2 м н.у.м. и представляет собой прибрежный ландшафт с произрастающей здесь узкой полосой прибрежной растительности, свойственной побережью Таманского залива.

Актуальность выделения данного участка состоит в следующем. Обследование побережья Таманского залива показало, что значительная часть береговой линии малопригодна для обитания автохтонных видов насекомых, вследствие активного развития здесь сельского хозяйства и урбанизации. Практически на всём протяжении северного побережья залива – от пос. Ильич до пос. Сенного, к побережью примыкают сельскохозяйственные территории, на которых производится возделывание различных культур, в первую очередь, злаковых и подсолнечника. Южная

часть территории отчасти имеет высокий берег, что существенно изменяет облик прибрежной полосы, а отчасти также занята урбанизированными территориями, с частично или полностью антропогенно измененной прибрежной полосой (пос. Тамань).

Участок аборигенной растительности достаточно полно сохранился на территории пос. Сенного, где побережье Таманского залива лишь частично используется для пляжного отдыха. Ширина береговой полосы с остатками естественной растительности составляет здесь 50-80 м, в некоторых местах куртины естественной растительности сменяются сорными элементами.

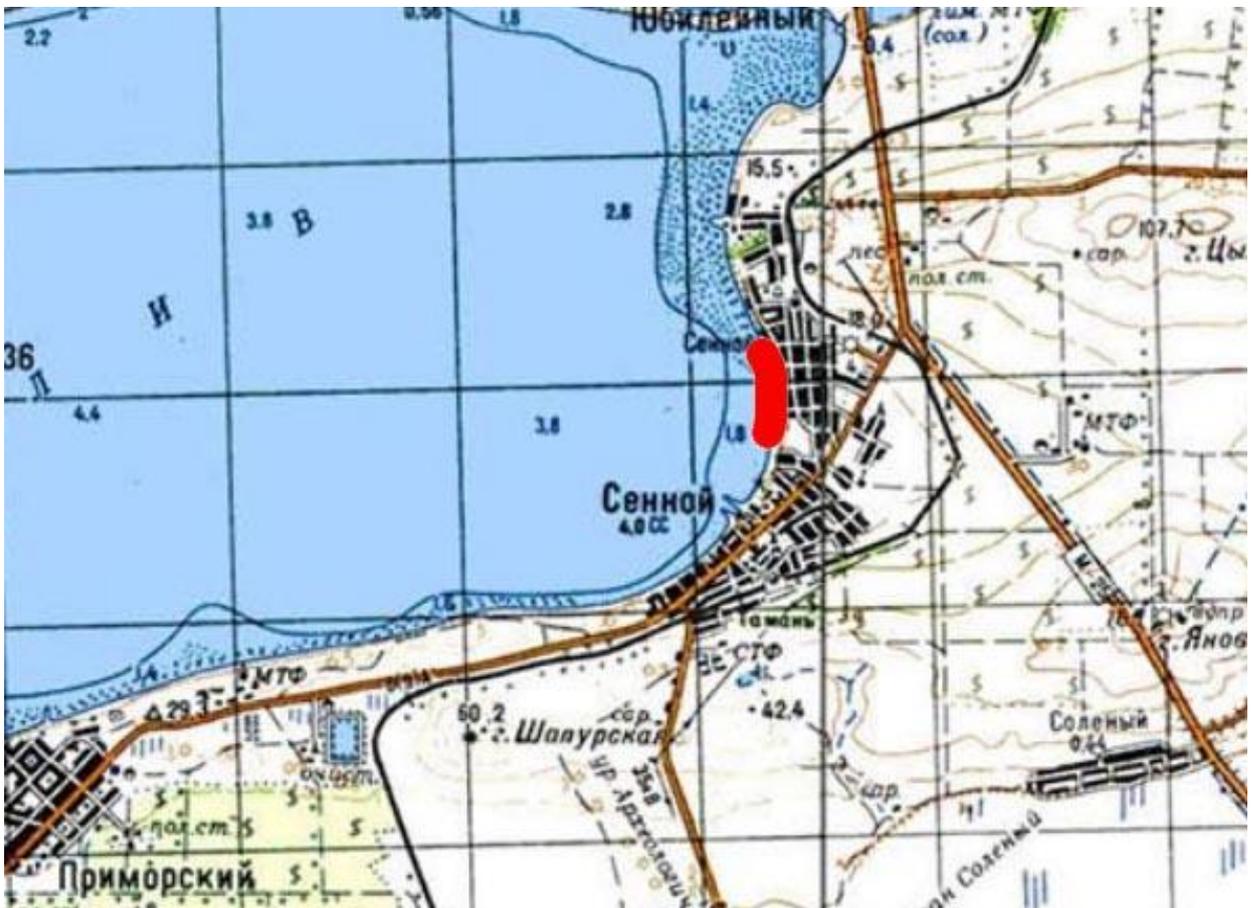


Рисунок 8.17 – Расположение участка «Сенной» на местности (по: Кустов, 2017).

Граница участка четко распознается на всем протяжении. С запада предлагаемое к выделению местообитание ограничивается урезом воды побережья Таманского залива. На севере его начало маркировано нами в точке уреза воды в координатах $45^{\circ}17'54.55''$ СШ и $36^{\circ}59'33.77''$ ВД (точка 1, рисунок 8.18), на высоте 0 м н.у.м., которая на местности. Следующая поворотная точка – восточная граница участка в координатах $45^{\circ}17'54.36''$ СШ и $36^{\circ}59'37.95''$ ВД (точка 2) на высоте 2 м н.у.м. и территориально лежит на грунтовой дороге, проходящей вдоль берега Таманского залива на расстоянии 70-80 м по всей длине участка. Эта грунтовая дорога, идущая вдоль побережья залива и проходящая перед фасадами жилых домов 1 линии, служит границей участка с востока.



Рисунок 8.18 – Схема участка «Сенной» (по: Кустов, 2017).

По указанной дороге в качестве пограничных нами отмечены точки $45^{\circ}17'50.84''$ СШ и $36^{\circ}59'38.60''$ ВД (точка 3) на высоте 2 м н.у.м. и следующая точка ограничивает участок с юго-востока и имеет координаты $45^{\circ}17'39.68''$ СШ и $36^{\circ}59'38.46''$ ВД (точка 4) на высоте 1 м н.у.м. Далее очередная точка вновь расположена на берегу залива и с предыдущей

формирует южную границу участка в координатах 45°17'39.87" СШ и 36°59'35.88"ВД (точка 5) на высоте 0 м н.у.м. Участок оканчивается в исходной точке 1 в координатах 45°17'54.55" СШ и 36°59'33.77" ВД. Местообитание имеет в целом прямоугольный вид, его протяженность с севера на юг составляет 0,46 км, с запада на восток по основанию – узкая полоса, шириной 0,06-0,08 км.

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Ландшафт предлагаемого к выделению местообитания сложен песчаными, ракушечными грядами, однако они просматриваются лишь местами, в то время как основная часть пляжа сформирована толстым слоем перегнивающих растений и водорослей (преимущественно zostера морская (взморник)), выброшенных из акватории Таманского залива (Приложение Е, рисунки 1-10). Вблизи уреза воды они формируют 3-5 метровую топкую полосу, которая вглубь берега сменяется толстым слоем более сухих слоев выброса. За ними располагаются плотные заросли растения-эдификатора – тростника южного. Лишь местами здесь имеются свободные от тростника участки, занятые другими видами растений, характерными для солончаков и гидрогенных степей Таманского полуострова.

Растительность на территории предлагаемого к выделению местообитания представлена сухими и влажными участками, где монодоминантом в растительных сообществах является тростник южный. Здесь же по границе плавней с сухими участками пятнами встречаются участки солончаков и даже участки сухой степи с участием тростника южного. Отдельные участки данного экотопа отличаются по увлажнению, засолению, субстрату, растительным сообществам. Растительный покров здесь, включает как облигатные, так и факультативные галофиты такие как: света стелющаяся и запутанная, дурнишник калифорнийский, солончаковая астра паннонская, кермек Мейера, кермек каспийский, касатик солелюбивый, галимионе стебельчатая, ситник Жеррара, прибрежница прибрежная,

бескильница гигантская, полынь приморская, солянка содоносная, солерос европейский, солодка голая, донник белый, и др.

3. Характеристика таксоценоза созологически значимых насекомых.

3.1. На распространение насекомых в пределах прибрежной полосы Таманского залива влияют различные факторы, в том числе антропогенные, вследствие чего, указываемая территория служит местом постоянного обитания лишь незначительного числа видов, трофически или топически связанных с прибрежной полосой – псаммофитной или галофитной растительностью, выбросами водорослей, участками гидрогенной степи и т.д. Однако это не снижает уникальность данных местообитаний для обитания здесь ограниченного количества стенотопных таксонов, выживаемость которых зависит от сохранения здесь их естественных мест обитания. Эти же виды, в первую очередь предлагается включить в перечень таксонов, требующих биоконсервации на территории данного местообитания. С территории участка за последние 4 года были описаны два новых для науки вида двукрылых насекомых, которые до настоящего времени известны только с Таманского полуострова. Придание этому участку природоохранного статуса позволит сохранить уникальные виды и естественные ландшафты данной местности.

Ниже представлен перечень основных таксонов, требующих биоконсервации (виды, в отношении которых проведены работы по выявлению местообитания).

Отряд Diptera, семейство Nybotidae. Вид *Chersodromia isabellae* Grootaert, Shamshev, 2010 – Херсодромия Изабеллы. Узкоареальный эндемик Северо-Западного Кавказа. Данный вид описан с территории с предлагаемого к выделению местообитания «Сенной», собран вручную с помощью эксгаустера и ловчих пробирок, летает в мае. За пределами Таманского полуострова не известен. Является обитателем прибрежной зоны выброса морских трав и водорослей, где хищничает; здесь же, по-видимому, развиваются и преимагинальные стадии. Добычей служат более мелкие

двукрылые. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

Отряд Diptera, семейство Nybotidae. Вид *Chersodromia nikolayi* Grootaert, Shamshev, 2012 – Херсодромия Николая. Узкоареальный эндемик Северо-Западного Кавказа. Данный вид описан с территории с предлагаемого к выделению местообитания «Сенной», собран на установленные ловчие чашки Мерике в июне. За пределами Таманского полуострова не известен. Является обитателем прибрежной зоны выброса морских трав и водорослей, где хищничает; здесь же, по-видимому, развиваются и преимагинальные стадии. Добычей являются более мелкие двукрылые. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

3.2. Виды и подвиды, включенные в Красную книгу Краснодарского края и Российской Федерации: на сегодняшний день отсутствуют. Вид *Chersodromia nikolayi* предлагается для включения в III издание Красной книги Краснодарского края.

4. Лимитирующие факторы.

Мониторинговые исследования на побережье Таманского залива показали, что оно на сегодняшний день испытывает значительную антропогенную нагрузку, которая имеет чёткую тенденцию к возрастанию в связи с развитием урбанизированных территорий, реализацией сельскохозяйственных мероприятий, организацией рекреационных объектов. Кроме того, к изменению естественных ландшафтов побережья приводят строительные работы на косе Тузла, по-видимому влекущие за собой изменение водообмена в Таманском заливе и его засорение ввиду зарастания растениями и водорослями. Наименее затронутые человеческой деятельностью участки сохраняются на косе Чушка и мозаично на территории от пос. Сенного до Тамани.

Прилегающие к воде территории используются в качестве пляжей, что также предполагает их антропогенную трансформацию. Произрастающая здесь естественная растительность, в том числе, тростник южный,

подвергаются регулярному намеренному и ненамеренному выжиганию. Всё это препятствует нормальному развитию и воспроизводству естественных энтомокомплексов.

Несмотря на нахождение участка в водоохраной зоне, местными жителями предпринимаются попытки изменения прибрежного облика – отсыпки территории и даже строительства объектов.

5. Необходимые меры охраны.

Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу, по возможности, без применения летальных средств учета. В связи с тем, что часть территории используется в летний период для пляжного отдыха, следует четко маркировать участок на местности, разместить информационные материалы с указанием его границ и охраняемых таксонов.

Особое внимание необходимо уделять мониторингу ландшафтного облика местообитания: в связи с его небольшими размерами и уязвимостью, любое значительное воздействие может оказаться летальным для популяций обитающих здесь видов. На территории предлагаемого к выделению участка «Сенной» необходимо запретить и предотвращать выжигание тростника. Должен соблюдаться категорический запрет на работу тяжелой техники и в целом на проезд любого автомобильного транспорта.

Расчистка территории от выбросов водорослей и растительности должна производиться только в пределах существующих пляжей. Необходимо ввести запрет на проведение любых вмешательств со стороны местных жителей, предпринимателей и проч., например, отсыпку территории, использование ее как места выпаса любого скота, создания загорода для содержания домашней птицы и т.д.

Местообитание «Веселовка»

1. Расположение участка.

Темрюкский р-он, Таманский п-ов, окр. пос. Веселовка (рисунок 8.19). Границы: выделяемый участок расположен на полуостровном участке суши. Его естественными границами являются побережья лиманов Цокур (с севера), Кизилташский (с востока) и Бугазский (с юга и юго-востока). Граница по суше предлагается к проведению по прямой линии в пределах следующих географических координат: с севера $45^{\circ}09'16''$ СШ и $36^{\circ}54'51''$ ВД, с юга $45^{\circ}07'31''$ СШ и $36^{\circ}55'04''$ ВД (рисунок 8.20). Протяженность территории 3150 м в ширину (с севера на юг), 6200 м в длину (с запада на восток).

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Уникальность данной территории обусловлена тем, что она омывается тремя лиманами – Цокуром, Кизилташским и Бугазским, имеет выраженную высотную поясность: горы (сопки) Поливадина – 130,2 м., Макатра – 107,5 м и Лысая – 78 м. По побережьям лиманов образуются временные водоемы, наполняющиеся в результате заплесков; между сопками и в балках складывается уникальный микроклимат, обеспечивающие повышенную влажность и разнообразие растительности (рисунки Е.11-20).



Рисунок 8.19 – Расположение участка «Веселовка» (по: Кустов, 2017).

Прибрежная зона представлена экотопом ракушечно-песчаного пляжа примыкающего к берегам лиманов моря с умеренным засолением и включает растительные сообщества псаммофитно-ксерофитно-галофитного типа с ярко выраженной парцелярностью, слабо выраженным сложением, низким проективным покрытием и определённым видовым составом включающим: колосняк песчаный, эфедра двухколосковая, морская горчица эвксинская, синеголовник морской, полынь крымская, полынь приморская, полынь солянковидная, солянка трагус, катран понтийский, мачёк жёлтый, сведа запутанная.



Рисунок 8.20 – Граница участка «Веселовка» по суше (показана красным) (по: Кустов, 2017).

Особо выделяется экотоп солончаков, который довольно сложен и разнообразен. Отдельные его участки отличаются по увлажнению, засолению, субстрату, растительным сообществам. Растительный покров включает как облигатные, так и факультативные галофиты, такие как: кермек Мейера, кермек каспийский, большеголовник серпуховидный, касатик солелюбивый, галимионе стебельчатая, ситник Жеррара, прибрежница

прибрежная, бескильница гигантская, полынь приморская, солянка содоносная, солерос европейский, солодка голая, донник белый, дурнишник калифорнийский и др.

Площади, занятые участками гидрогенной, сухой и ковыльной степи. Травянистая растительность представлена здесь злаками – мятликами, кострами. По участкам понижений ландшафта, подтопляемым местам эдификаторным видом является тростник южный. Он доминирует в условиях биотопов гидрогенного луга. Особенностью травянистого покрова является произрастание эфедры, полыни крымской, местами имеются куртины солодки щетинистой.

Среди цветущих растений – кардария, пижма обыкновенная, мачок рогатый, чертополох. В данной местности сохранились участки естественной степи. Этот тип степей представлен в основном разнотравно-типчаково-ковыльными сообществами с преобладанием дерновинных злаков – ковылей узколистного, волосатика и Лессинга, типчака, тонконога. По нарушенным биотопам, в непосредственной близости агроценозов и в биотопах, находящихся в состоянии вторичной сукцессии, доминирует сорный (рудерально-сегетальный) компонент: осот полевой, вьюнок полевой, амброзия полыннолистная, ромашка обыкновенная и др. Местами встречаются куртины болиголова пятнистого.

В урочище Яхно (сад казака Яхно) произрастает устойчивая формация древесной и кустарниковой растительности, которая кроме широко распространенных здесь шиповников (войлочный и французский) и боярышника однопестичного включает тополь, шелковицу, ясень, вишню, грушу, абрикос.

Особенностью данной зоны является сохранённость естественных местообитаний на значительной её части (более 60 %). Однако часть территории уже является антропогенно изменённой, в первую очередь, за счет наличия здесь сельхозугодий, которые расположены преимущественно вдоль побережья лимана Цокур по северной стороне участка.

Вблизи пос. Веселовка имеется серия пресных озер, также формирующих уникальные микростации.

3. Характеристика таксоценоза соэкологически значимых насекомых.

3.1. Фауна эмпидоидов этого участка не богата, однако отличается своеобразием, заключающимся в сочетании здесь средиземноморских и степных фаунистических элементов; перечень основных видов приведен ниже.

Таксоны, требующие биоконсервации: *Empis haemi* Loew, 1862 (Diptera: Empididae) – редкий восточноевропейский субэндемичный вид, маркерный таксон степных и прибрежных сообществ. *Rhamphomyia sulcatella* Collin, 1926 (Diptera: Empididae) – в целом обычный вид в естественных сообществах равнин и предгорий, однако на Таманском полуострове встречается редко и летает непродолжительное время; маркерный таксон для кустарниковой растительности и лесонасаждений. *Platypalpus albicornis* (Zetterstedt 1842) (Diptera: Hybotidae), спорадично встречающийся вид, индикатор состояния степных и прибрежных ландшафтов, маркерный таксон для указанных сообществ.

3.2. Виды и подвиды, включенные в Красную книгу Краснодарского края и Российской Федерации в настоящий момент отсутствуют.

4. Лимитирующие факторы.

Участок «Веселовка» является территорией, на которой активно реализуется рекреационная и сельскохозяйственная виды деятельности. Так, сад Яхно является местом проведения экскурсий, песчаные косы – местом отдыха туристов, сопка Поливадина – местом тренировок дельтапланеристов. Здесь также ведется сельскохозяйственная деятельность, в агроценозах применяются пестициды, некорректное использование которых вредит участкам соседствующих степных местообитаний. Практикуются разезды на внедорожниках и мотоциклах. Встречается домашний скот, вытаптывающий естественную растительность. Существенный (а для некоторых таксонов – тотальный) вред популяциям беспозвоночных могут

нанести пожары. Кроме этого, важным лимитирующим фактором является тенденция общей аридизации местообитаний, наблюдающаяся в последнее время.

5. Необходимые меры охраны.

Охрана видов-маркеров степных энтомоценозов наряду с определением природоохранной значимости степных ландшафтов местообитания «Веселовка» и их охраной, позволит стабилизировать состояние этого весьма уязвимого энтомокомплекса. Необходимо предотвратить расширение рекреационной и хозяйственной деятельности, вплоть до выделения на местообитании «Веселовка» участков абсолютного покоя. Требуется контроль за применением пестицидов в агроценозах, прилегающих к степным ландшафтам, рационально увеличение доли биопрепаратов в системе защиты растений данных территорий. Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу без применения летальных средств учета. Следует запретить джиппинг и перемещение на мототранспорте, а также выпас скота на территории местообитания. Участок «Веселовка» должен быть четко обозначен на местности, необходимо размещение предупредительных маркеров и информационных стендов, содержащих сведения о важности данной территории, ее ландшафтах, охраняемых таксонах и правилах поведения при нахождении в ее пределах.

Местообитание «Соболевский»

1. Расположение участка.

Предлагаемый к выделению участок местообитания беспозвоночных расположен на территории Славянского района Краснодарского края в непосредственной близости от х. Соболевский и на границе с Крымским районом, который расположен за р. Кубань (рисунки 8.21-8.22). Местообитание находится в спектре высот от 3 до 10 м н.у.м. и представляет собой участок пойменного леса р. Кубань с произрастающими здесь

естественными широколиственными интразональными сообществами, свойственными побережью р. Кубань в нижнем течении.

В качестве основной водной артерии участка выступает р. Кубань. Участок расположен в месте подковообразной излучины р. Кубань, которая естественным способом ограничивает участок сохранившегося здесь пойменного леса. Соответственно, в качестве границ данного участка предлагается естественное русло реки. Единственной искусственной границей служит линия, проведенная нами между точками наиболее узкой части «подковы».

Начало участка выделено нами на юге его территории в месте начала излучины р. Кубань между населенными пунктами Урма и Соболевский (со стороны пос. Урма, с запада), у уреза воды в координатах $45^{\circ}08'29.06''$ СШ и $37^{\circ}57'14.24''$ ВД (точка 1, рисунок 8.22), на высоте 3 м н.у.м.

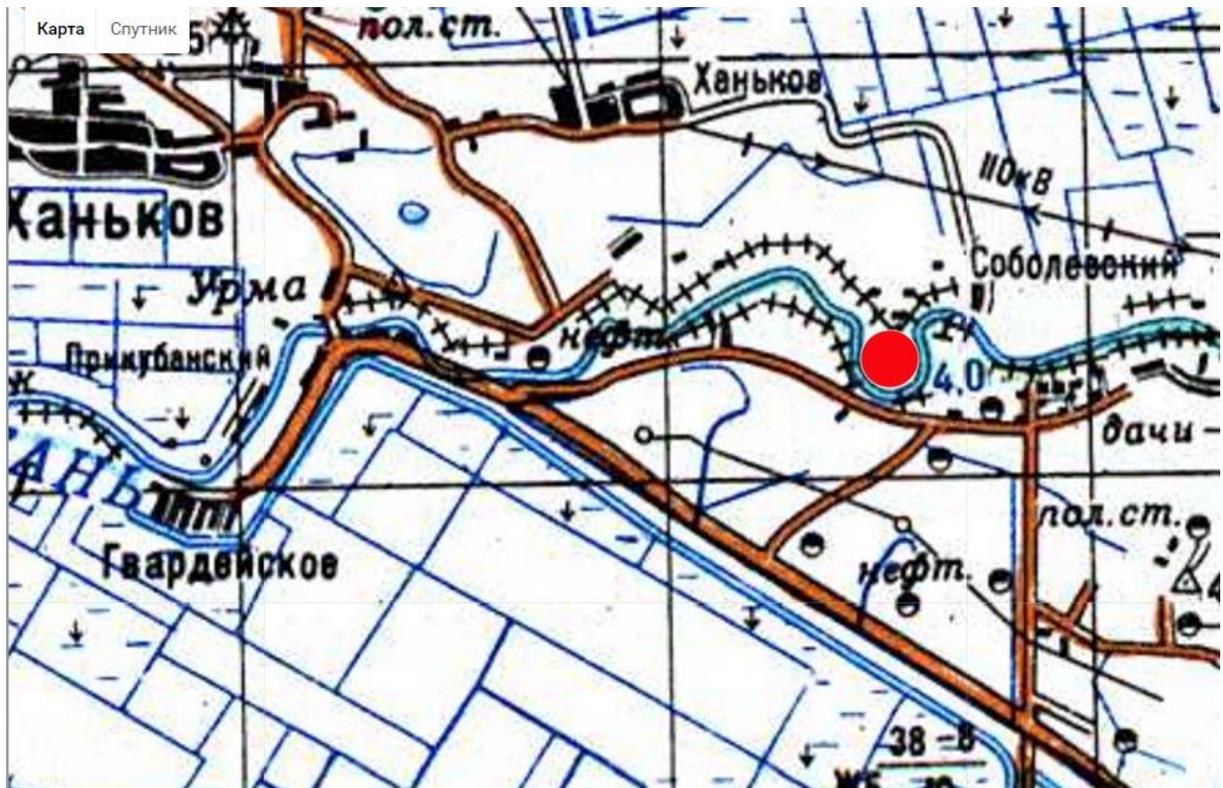


Рисунок 8.21 – Расположение участка «Соболевский» на местности (по: Кустов, 2017).



Рисунок 8.22 – Расположение участка «Соболевский» на местности (по: Кустов, 2017).

Далее граница продолжается к другой стороне образуемой руслом «подковы», вплоть до точки в координатах $45^{\circ}08'28.10''$ СШ и $37^{\circ}57'33.59''$ ВД (точка 2) на высоте 3 м н.у.м., расположенной также у уреза воды. Данная точка является поворотной, затем граница участка проходит по руслу реки, где нами отмечен 3 дополнительные координаты: $45^{\circ}08'14.47''$ СШ и $37^{\circ}57'38.37''$ ВД на высоте 3 м н.у.м. (точка 3) на одном из поворотных участках русла, затем в координатах $45^{\circ}08'09.89''$ СШ и $37^{\circ}57'25.41''$ ВД на высоте 3 м н.у.м. (точка 4) – не вершине «подковы» и в координатах $45^{\circ}08'16.24''$ СШ и $37^{\circ}57'13.22''$ ВД на высоте 3 м н.у.м. на другом поворотном участке русла р. Кубань. Участок оканчивается севернее по руслу канала в точке 1 в координатах $45^{\circ}08'29.06''$ СШ и $37^{\circ}57'14.24''$ ВД. В

целом, выделяемый участок представляет собой лесной массив неправильно-округлой формы. Протяженность участка с севера на юг составляет 0,53 км, с запада на восток по руслу канала – 0,52 км (самая широкая часть), с северной стороны, по лесу – 0,35 км.

2. Ландшафтно-биоценологическое описание.

Ландшафт пойменного леса представлен лёссовидными суглинистыми и супесчаными почвами, достаточно увлажнёнными и в некоторых местах переувлажнёнными. Растительные сообщества данного экотопа – ассоциации пойменного леса – отличается хорошо развитой вертикальной и горизонтальной структурой, с развитой структурой синузальных отношений, однако на некоторых осветлённых участках ассоциации находятся в средних стадиях восстановительных сукцессий (рисунки Е.21-30). В растительных сообществах доминирует синузия деревьев, но в сложении участвуют практически все синузии. В синузии деревьев доминируют тополь серый, тополь белый. В данных сообществах в верхнем ярусе присутствуют ясень высочайший, клён полевой, клён красивый, ива козья, ива серая, ива белая, дуб черешчатый. Ярус кустарников так же представлен, но явных доминантов не выявлено. Здесь произрастают бузина чёрная, калина обыкновенная, боярышник однопестичный, бирючина обыкновенная, ежевика сизая, аморфа кустарниковая, ива ломкая. Синузия лиан хорошо представлена мощной популяцией винограда лесного и ломоноса виноградолистного, нижний ярус разрежен и хорошо представлен на осветленных и переувлажнённых участках. Из травянистой синузии значительны популяции чистяка весеннего, яснотки пурпурной, клевера ползучего, донника лекарственного, вики мышиного горошка, бузины травянистой, горца птичьего, щавеля курчавого, жерушника австрийского, будры плющевидной, яснотки пятнистой, моркови обыкновенной. На осветлённых участках встречены небольшие популяции ятрышника мужского, лапчатки ползучей, репешка аптечного, мать-и-мачехи обыкновенной. На переувлажнённых участках – рогоз узколистный, ситник

склоняющийся, вербейник монетный, осока чёрноколосая, осока береговая, вейник наземный, девясил британский, и др. Из эпифитов здесь встречены различные виды лишайников, зелёных мхов, омела белая. Из видов, занесённых в Красную книгу, здесь встречен ятрышник мужской. В целом флористический состав участка производства работ включает более 150 видов высших растений, относящихся к 78 родам из 52 семейств.

3. Характеристика таксоценоза соэкологически значимых насекомых.

Пойменные леса на территории Азово-Кубанской низменности сохранились как уникальные резерваты для многих видов флоры и фауны. В связи с их расположением в водоохраной зоне они слабо подвержены некоторым видам антропогенного воздействия, таким как сведение с целью создания агроценозов или реализации других видов хозяйственной деятельности. Наиболее мощные участки пойменного леса способствуют сохранению и воспроизводству популяций многих как свойственных данному ландшафту, так и интразональных видов.

3.1 Среди обитающих здесь представителей двукрылых насекомых предлагаются следующие, нуждающиеся в биоконсервации на территории предлагаемого к выделению местообитания (виды, в отношении которых проведены работы по выявлению местообитания).

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Xanthempis) grichanovi* Shamshev et Kustov, 2008 – Эмпис Гричанова. Вид, эндемичный для Северо-Западного и Центрального Кавказа. Характерен для лесонасаждений пойменных лесов, предгорной и низкогорных зон, лёт происходит с конца мая – начала июня на равнинах и предгорьях, в июне – июле – в низкогорьях. Питание имаго осуществляется преимущественно на астровых. В брачный период хищничает. Редок, однако в некоторых местах локально может достигать высокой численности. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

Отряд Diptera, семейство Hybotidae. Вид *Platypalpus collini* (Chvála, 1966). Данный таксон с территории Кавказа известен только из лесных

массивов пойменных лесов Крымского и Славянского районов Краснодарского края. Имаго – хищники, подстерегающие добычу (мелких насекомых) на стволах, ветвях и листьях деревьев. Личинки также ведут хищный образ жизни, развиваясь в лесной подстилке. Редок, рекомендуется в качестве маркерного таксона для описываемого местообитания.

Среди других редких и эндемичных видов двукрылых насекомых для данного местообитания, которые демонстрируют его природоохранную ценность, указываем следующие таксоны: *Empis (Empis) acinerea* Chvála, 1985 (Diptera: Empididae) – весенний вид с уникальной морфологией, известен по единичным экземплярам из равнинных пойменных лесов Краснодарского края.

3.2 Виды и подвиды, включенные в Красную книгу Краснодарского края и Российской Федерации: не выявлены.

4. Лимитирующие факторы.

Участок «Соболевский», вследствие своего пространственного расположения между водными преградами, достаточно обособлен, характеризуется влажным микроклиматом. Однако по этой причине он частично подвергается затоплению в местах паводков, что приводит к гибели таксонов, места выплода которых располагаются в низинных участках лесонасаждений. Кроме этого, близость агроценоза, примыкающего с западной части, увеличивает вероятность гибели представителей фауны за счет заноса пестицидов в момент обработки сельхозкультур. На данную территорию регулярно проникает скот из пос. Урма и Соболевский, вытаптывая естественные местообитания.

Участок расположен вблизи территории эксплуатации объектов добычи нефти и газа, что также создает риски его загрязнения нефтепродуктами и использования в качестве «перевалочной» территории для работы техники и вспомогательных при добыче мероприятий.

Определенные риски для ландшафта и его обитателей представляют рыбаки, посещающие эту территорию, т.к. не все соблюдают культуру

пребывания на природе: производится сброс мусора, а также разведение костров, что в засушливый период увеличивает риск лесного пожара. Опасность представляет также возможное изменение геометрии грунтовых дорог вдоль агроценоза, при котором часть местообитания может деградировать.

5. Необходимые меры охраны.

Необходимо маркировать участок на местности, указать его природоохранную значимость, разместить информационные материалы с обозначением его границ. Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу, по возможности, без применения летальных средств учета.

Обеспечить сохранность участка при проведении работ по обустройству объектов нефте- и газодобычи.

В связи с близостью агроценоза с северной стороны участка необходимо исключить попадание средств защиты растений на территорию предлагаемого к выделению местообитания и изменение структуры имеющихся подъездных путей. Для сохранения природного ландшафта следует предотвращать эпизоды выпаса скота на данном участке. Посетители этой территории должны соблюдать правила пребывания на ООПТ: не разжигать костры, не сбрасывать мусор. Имеющийся мусор необходимо расчистить.

В связи с близостью трассы и населенного пункта при планировании изменения облика окружающих территорий стараться минимизировать возможные техногенные воздействия.

Местообитание «Бетта»

1. Расположение участка

Предлагаемый к выделению участок местообитания беспозвоночных расположен на территории г. Геленджик в окрестностях пос. Бетта (рисунки 8.23-8.24). Участок расположен в спектре высот от 88 до 262 м н.у.м. и

представляет собой предгорный ландшафт с произрастающим здесь широколиственным лесом, свойственным для южной экспозиции склона Большого Кавказского хребта.

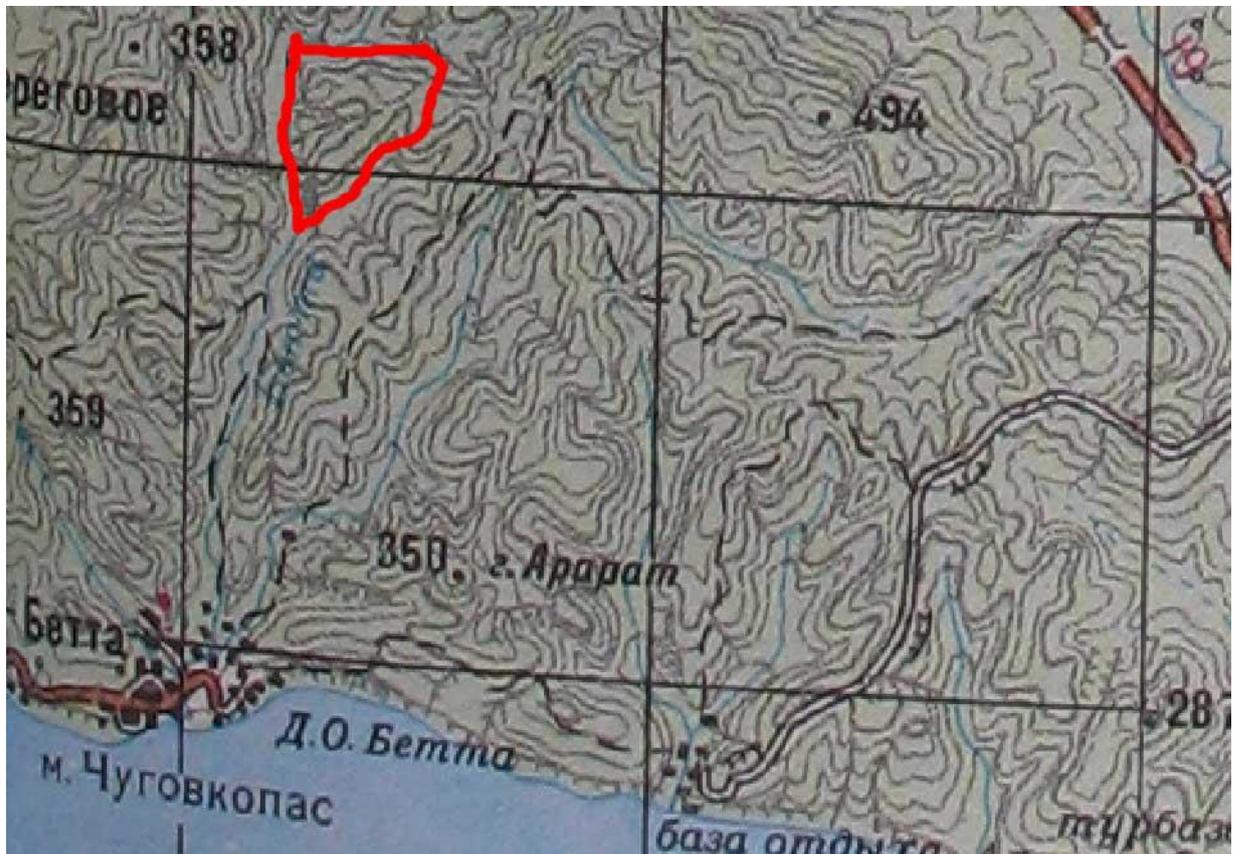


Рисунок 8.23 – Расположение участка «Бетта» на местности (по: Кустов, 2017).

В качестве основной водной артерии участка выступает р. Бетта. Участок расположен между правым и левым рукавом указанной реки, однако его западной границей является русло правого рукава с немногочисленными левобережными временными водотоками – ручьями. В качестве границ данного участка предлагаются естественные хорошо заметные природные преграды: русло реки и ущелья, образованные нисходящими водными потоками – естественными притоками рукавов р. Бетта, в общем данный участок хорошо отграничен и узнаваем на местности.

Участок на местности отграничивается с достаточной четкостью. Его начало выделено нами на юге территории участка в координатах $44^{\circ}24'32.70\text{СШ}$ и $38^{\circ}24'28.27\text{ВД}$ (точка 1, рисунок 8.24), что соответствует и самой низкой точке участка – 88 м н.у.м., которая на местности расположена на русле р. Бетта (правый приток). Следующая поворотная точка – естественная западная граница участка, проходящая по руслу р. Бетта в координатах $44^{\circ}25'02.63\text{СШ}$ и $38^{\circ}24'24.26\text{ВД}$ (точка 2) на высоте 119 м н.у.м.

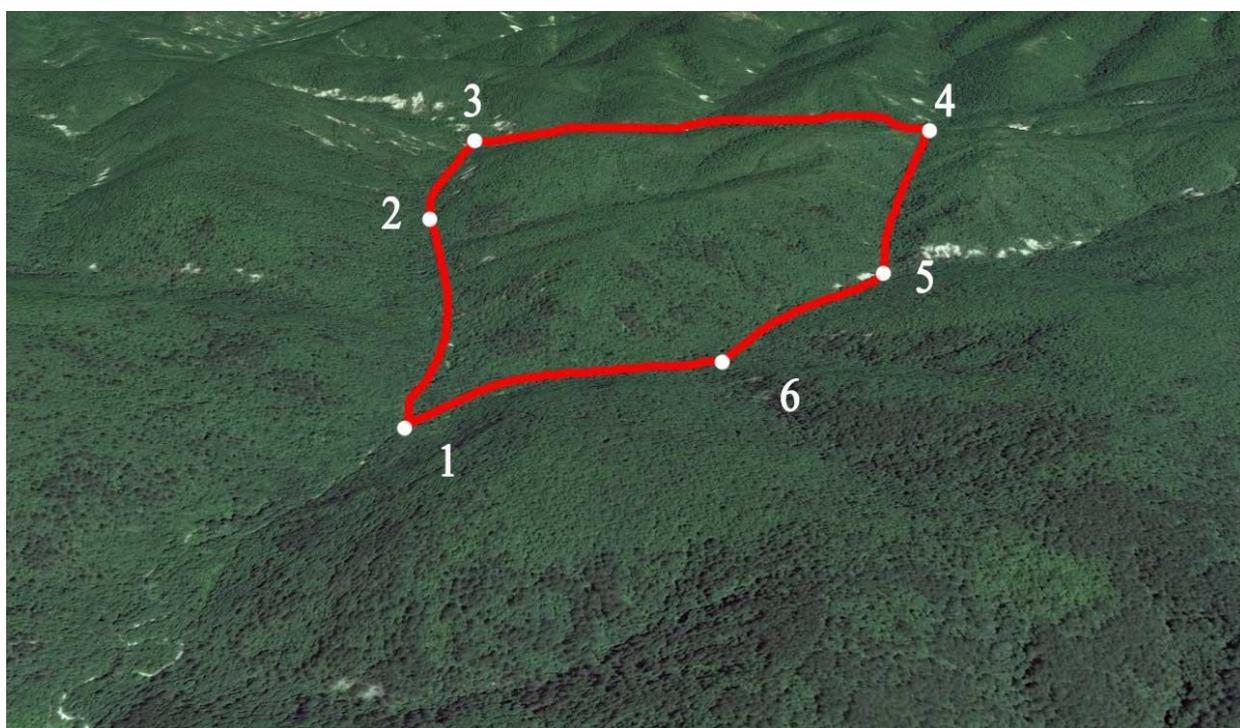


Рисунок 8.24 – Расположение участка «Бетта» на местности (по: Кустов, 2017).

Севернее нами обозначена очередная поворотная точка, расположенная также по руслу реки в месте ее резкого изгиба, на высоте 130 м н.у.м. в координатах $44^{\circ}25'22.65\text{СШ}$ и $38^{\circ}24'24.92\text{ВД}$ (точка 3). Следующая точка располагается в восточном направлении от предыдущей, также по руслу реки, служащей естественной границей участка с севера, и лежит в координатах $44^{\circ}25'21.22\text{СШ}$ и $38^{\circ}25'22.80\text{ВД}$ на высоте 172 м н.у.м (точка

4). С этой точки начинается граница участка уходит на юг по естественному распадку ложбине временного водотока. Следующая поворотная точка расположена в этой ложбине в координатах $44^{\circ}24'49.53\text{СШ}$ и $38^{\circ}25'05.20\text{ВД}$, высота 132 м (точка 5). Ниже и юго-западнее по ложбине лежит очередная поворотная точка в координатах $44^{\circ}24'38.71\text{СШ}$ и $38^{\circ}24'54.32\text{ВД}$ на высоте 116 м (точка 6) и далее граница участка заканчивается в исходной точке участка в координатах $44^{\circ}24'32.70\text{СШ}$ и $38^{\circ}24'28.27\text{ВД}$. В целом, выделяемый участок представляет собой четко отграниченный массив ромбической формы, со всех сторон разграниченным водоразделами. Протяженность участка с севера на юг составляет 1,8 км, с запада на восток по основанию – 1,2 км.

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Предлагаемая к выделению территория в качестве важнейшего местообитания характеризуется разнообразными формами рельефа и экспозиций склонов, что обуславливает ее интерес как с точки зрения ландшафтного разнообразия и места выплода различных групп насекомых (рисунки Е.31-40). Являясь незначительно затронутой антропогенным воздействием, она в то же время сочетает в себе такие черты как расположение в курортной зоне, что само по себе является фактором риска, и сохраняющуюся возможность консервации здесь типичных обитателей данных природных условий. Река Бетта в обозначенном участке является периодически пересыхающей артерией, однако даже в самый засушливый период в ее ущелье сформирован более мягкий и влажный микроклимат, что особенно контрастирует с прилегающими сухими южными склонами хребтов, покрытых произрастающими здесь грабинником и соснами.

Растительность выделяемого участка зависит от экспозиций склонов и в целом представлена широколиственным типом леса, сложенным из граба, клена, вяза, береста, тополя, дуба, липы и др. В поймах и на берегах рек произрастают ива, ясень, калина, ольха, крушина, бузина, чубушник, бирючина, кизил, свидина, лещина, дикие яблоня и груша, грецкий орех,

черешня. На опушках и полянах обычными растениями являются ежевика, терн, боярышник, шиповник. Местами два вида сосны – сосны пицундская и крымская образуют устойчивые сообщества, местами встречается бук. Характерны для здешнего леса и вьющиеся растения: павой (сассапариль), обвойник, ломонос, дикий виноград, вечнозеленый плющ кавказский и колхидский, тамус, жимолость этруская и др. Они густо переплетают деревья и кустарники на опушках леса, на подступах к горным щелям, зачастую превращая их в громадные непроходимые зеленые валы. На предгорных лугах различного генезиса произрастают множество видов цветковых растений: первоцветы, шафраны, гиацинты, пионы, тимьян, ирисы, жимолость, зверобой, колокольчики, васильки, мальвы, ладанники, ятрышники, астрагал, девясил, шалфей, вероники, ветреницы, борщевик, камнеломки, фиалки, и др. На открытых участках произрастает можно встретить ясенец кавказский.

3. Характеристика таксоценоза созологически значимых насекомых.

Данный участок сочетает в себе признаки широколиственные лесных сообществ северного макросклона Большого Кавказского хребта и аридных редколесий, свойственных южному макросклону западной части хребта, что придает выделяемому местообитанию черты средиземноморского ландшафта за счет наличия здесь сухих осыпей с зарослями грабинника, держи-дерева и устойчивыми формациями сосны. Фаунистический компонент здесь также имеет средиземноморские черты и включает виды, свойственные для аридных редколесий и их биотопов, некоторые из которых являются эндемиками или субэндемиками Западного Кавказа.

В качестве таксонов, требующих биоконсервации, выделяемое местообитание характеризуют следующие виды.

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Euempis) calcarata* Bezzi, 1899 – Эмпис калкарата. Вид был описан из Италии, сегодня известен только из Восточного Средиземноморья и Передней Азии. Является типичным обитателем растительных сообществ средиземноморского типа.

По своей численности обычен, местами встречается в массе, однако его распространение локально. Населяет как богатые растительностью понижения и побережья водотоков, так и сухие склоны, покрытыми редкими цветущими растениями, где имаго питаются дополнительно на соцветиях и хищничают. Вид характеризует шибляковые сообщества и является их маркером.

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Empis) xanthopoda* Kustov at Shamshev, 2013 – Эмпис желтоногий. Эндемичный таксон, описан и известен только с территории Северо-Западного Кавказа. Держится в низкогорных лесах и лесонасаждениях различного происхождения, однако наиболее высокой численности достигает в широколиственных лесах и шибляковых сообществах южного макросклона кавказского хребта. Предлагается в качестве маркерного таксона для участка «Бетта».

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Hilara lurida* (Fallen, 1816) – Гиляра лурида. Широко распространенный в западной части Палеарктики вид: распространение охватывает Европу, европейскую часть России и Кавказ. Указан впервые для Кавказа в 2013 г., в нашем регионе находится на краю репродуктивного ареала. Хорошо дифференцируется в полевых условиях по желтому основанию брюшка и не расширенному базитарзусу передних лапок у самцов. Населяет предгорную и низкогорную зону Северо-Западного Кавказа, встречается над лужами, ручьями и речками, лёт в мае-июне. Питаются, подбирая с водной глади мертвых насекомых. В типовых локалитетах обычен. Удобный маркерный таксон для мониторинга состояния водных биотопов.

Отряд Diptera, семейство Hybotidae. Вид *Hybos vagans* Loew, 1874 – Гибос ваганс. Локально распространенный маркерный таксон аридных редколесий. Кавказский субэндемик, известный из Азербайджана, Турции и Ирана, характеризуется сетийским типом распространения, связан с аридными ландшафтами Кавказа и передней Азии. На территории выделяемого участка встречается в мае-июне, обычен. В естественных

условиях хорошо дифференцируется по короткому, направленному вперед хоботку наряду с удлинненными и утолщенными задними ногами. Хищники на всех стадиях. Подстерегают добычу сидя на кончиках листьев и травинок.

Отряд Diptera, семейство Hybotidae. Вид *Platypalpus pseudosilvahumidus* Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015 – Платипальпус псевдосильвагумидус. Характеризуется уникальной морфологией – один из немногих представителей рода, у которых ширина передних бедер превосходит ширину средних. Кавказский субэндемик, вид описан и известен только с территорий Западного Кавказа и Крыма. Обитатель низкогорных аридизированных широколиственных лесов, маркерный таксон для указанных сообществ. На Кавказе во всех известных точках поимки немногочисленен. Хищники на всех стадиях. Охотятся на ветвях и стволах деревьев.

3.2 Эмпидоидные двукрылые, включенные в Красную книгу Краснодарского края (2007), не обнаружены.

4. Лимитирующие факторы.

Предлагаемое важнейшее местообитание «Бетта» находится вблизи интенсивно развивающейся курортной зоны. Определенные риски для ландшафта и его обитателей представляют отдыхающие и туристы, посещающие эту территорию. Далеко не все соблюдают культуру пребывания на природе: производится сброс мусора, а также разведение костров, что в засушливый период увеличивает риск лесного пожара. Обнаружены следы (как старые, так и свежие) рубки деревьев, свежие кострища и бытовой мусор неорганизованных туристов, а также свежий валежник (преимущественно сухие ветви разного диаметра) лиственных пород.

Лесной пожар, вероятность которого максимальна в засушливые месяцы (июль, август) представляет собой первостепенную угрозу для естественных ландшафтов данного местообитания. Риск возникновения пожара увеличивается из-за все продолжающийся застройки территорий,

прилегающих к руслу р. Бетта, расположенных ниже по течению реки от предлагаемого участка и как следствие – значительного увеличения числа людей, использующих эту территорию. Активное посещение людьми, выброс окурков, использование барбекюшниц и мангалов особенно в ветреную погоду значительно усиливает риск возникновения пожара.

Важное значение имеют эпизодические рубки деревьев, приводящие к утрате естественного облика, аридизации местообитания и эрозии почвенного покрова.

Увеличивается значение фактора аридизации в целом, что связано с ростом среднегодовой температуры, снижением водосбора артерии р. Бетта.

5. Необходимые меры охраны.

Необходимо маркировать участок на местности, указать его природоохранную значимость, разместить информационные материалы с указанием его границ. Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу, по возможности, без применения летальных средств учета.

В связи с близостью курортной зоны и населенного пункта при планировании изменения облика окружающих территорий стараться минимизировать возможные техногенные воздействия на предлагаемое к выделению местообитание.

Важно продолжение исследований энтомофауны на данной и сопредельной территории с целью выявления других редких и малоизвестных представителей насекомых, оценки динамики их численности и состояния популяций.

Местообитание «Октябрьский»

1. Расположение участка.

Предлагаемый к выделению участок местообитания беспозвоночных расположен на территории г. Горячий Ключ в окрестностях пос. Октябрьский (рисунки 8.25-8.26). Участок расположен в спектре высот от 218 до 362 м

н.у.м. и представляет собой предгорный ландшафт с произрастающим здесь широколиственным лесом, свойственным для северной экспозиции склона Большого Кавказского хребта.

В качестве основной водной артерии участка выступает р. Мокрый Сепсиль с многочисленными правобережными временными водотоками – ручьями, а также наличествующее здесь непересыхающее лесное озеро. В качестве границ данного участка предлагаются естественные хорошо заметные природные преграды: хребет, русло реки и два ущелья, образованных нисходящими водными потоками, что делает этот участок в целом хорошо узнаваемым на местности.

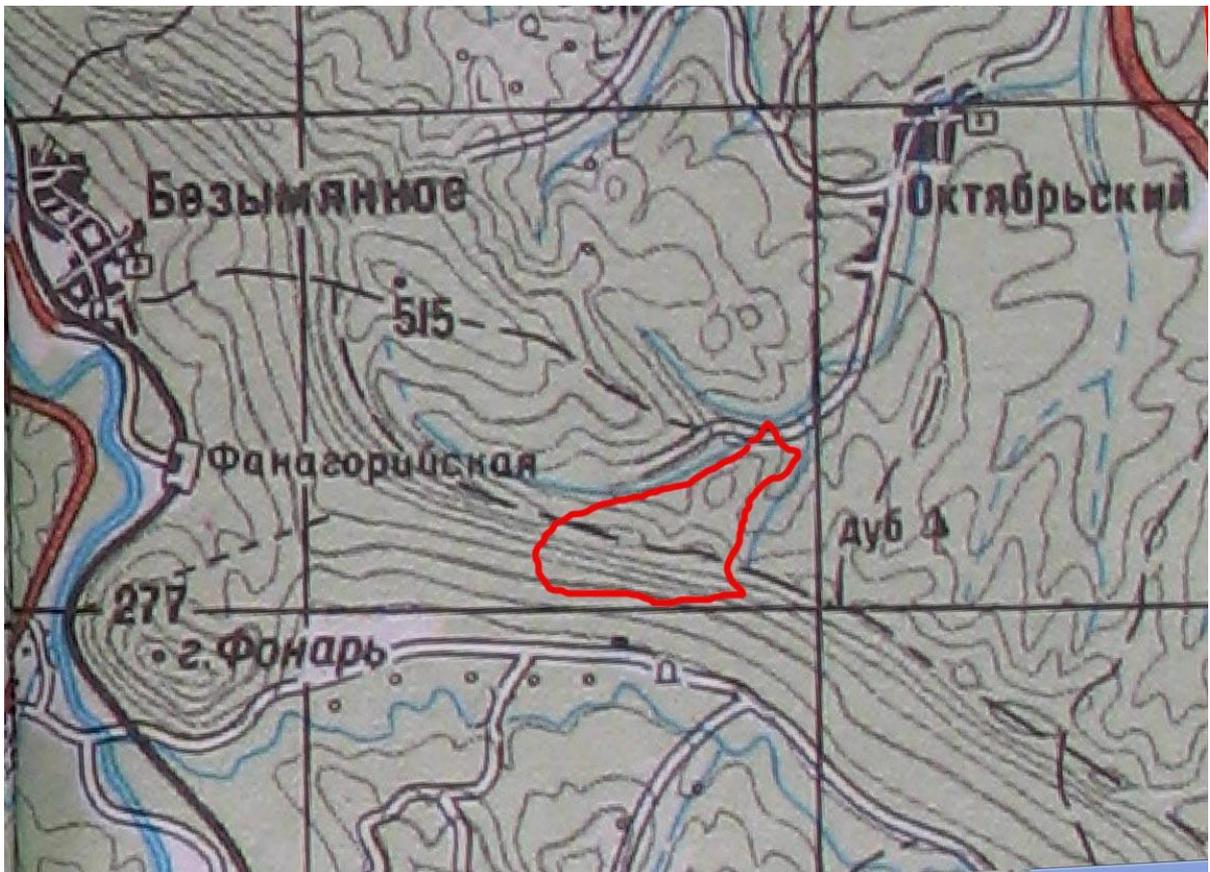


Рисунок 8.25 – Расположение участка «Октябрьский» на местности (по: Кустов, 2017).

Граница участка на всем своем протяжении ясна. Его начало маркировано нами на северо-западе его территории в координатах

44°32'13.47СШ и 39°11'53.63"ВД (точка 1, рисунок 8.26), что соответствует и самой низкой точке участка – 218 м н.у.м., которая на местности расположена на русле р. Мокрый Сепсиль. Следующая поворотная точка – восточная граница участка в координатах 44°32'01.33СШ и 39°11'55.15"ВД (точка 2) на высоте 233 м н.у.м. и территориально лежит в ложбине ущелья временного водотока, являющегося его естественной восточной границей.



Рисунок 8.26 – Расположение участка «Октябрьский» на местности (по: Кустов, 2017).

Очередная поворотная точка расположена на вершине хребта, на высоте 337 м н.у.м. в координатах 44°31'33.11СШ и 39°11'33.36"ВД (точка 3). Следующая точка отстоит от предыдущей в западном направлении по вершине этого же хребта, служащего естественной границей участка с юга, и лежит в координатах 44°31'41.07СШ и 39°11'06.11"ВД на высоте 334 м н.у.м (точка 4). С этой точки начинается естественный распадок – ложбина ущелья временного водотока, по которой продолжается естественная граница

участка с запада и северо-запада. Следующая поворотная точка расположена в этой ложбине в координатах $44^{\circ}31'57.65\text{СШ}$ и $39^{\circ}11'13.17\text{ВД}$, высота 262 м (точка 5). Ниже по ложбине лежит очередная поворотная точка в координатах $44^{\circ}32'09.08\text{СШ}$ и $39^{\circ}11'37.16\text{ВД}$ на высоте 228 м (точка 6) и далее граница участка заканчивается в исходной точке участка в координатах $44^{\circ}32'13.47\text{СШ}$ и $39^{\circ}11'53.63\text{ВД}$. В целом, выделяемый участок представляет собой четко отграниченный хребет, поднимающийся в направлении с севера на юг как отрог более крупного хребта, тянущегося с запада на восток. Участок имеет в целом треугольный вид, его протяженность с севера на юг (медиана) составляет 1,34 км, с запада на восток по основанию – 0,6-0,73 км.

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Река Мокрый Сепсиль является естественным притоком более крупного водотока – р. Сепсиль. Несмотря на свои относительно небольшие размеры, р. Мокрый Сепсиль в течение года полностью не пересыхает и в продолжение всего теплого периода формирует особый микроклимат участка (рисунки Е.41-52). Сложению микроклиматических особенностей описываемой территории способствуют также и другие водотоки – родники, законсервированный, но протекающий источник воды, богатой сероводородом и, конечно же, расположенное здесь лесное озеро. Многообразие микроклиматических условий формируют уникальный тип рельефа, растительности и животного населения.

Растительность представлена лесными сообществами, послелесными просеками и волоками низкогорной зоны. Исходным типом леса служат широколиственные сообщества с преобладанием дуба, граба, клена, осины, местами – каштана. Несмотря на свою относительно небольшую площадь, данный участок сочетает в себе многообразие древесных, кустарниковых и травянистых растений, что связано с различными экспозициями склонов и разными режимами увлажнения территории. В подлеске типичны заросли лещины, рододендрона желтого, ежевики сизой. Травостой на открытых

участках сформирован разнотравно-злаковыми ассоциациями с преобладанием девясила высокого, лопуха обыкновенного, борщевиков, в затененных участках – купыря лесного, скополии кавказской, пиона кавказского, а в переувлажненных заболоченных участках – подбелов белого и гибридного, хвощей и папоротников. На более сухих участках местами отмечаются куртины ландыша и ясенца кавказского, безлесные вершины хребтов местами характеризуются плотными зарослями орляка обыкновенного.

Значительные площади подтапливаемых территорий, сохранение высокой влажности на протяжении большей части вегетационного периода, образование крупных луж и мочаков, наличие подтопленных гниющих деревьев, водной растительности – все это создает предпосылки для развития здесь гидро- и гигрофильных, а также и мезофильных видов насекомых. Выше по хребту, в ущельях, образованных ручьями и в их окрестностях формируется мощная подстилка из листовенного опада, сносимого водными и воздушными массами в долины ущелий, где происходит развитие подстилочных беспозвоночных всех трофических уровней. Выше, в более сухих условиях, произрастает подрост дуба и других широколиственных пород, включая граб, бук, а местами – каштан, а на безлесных участках – представителей более аридной флоры и как следствие, развитие здесь ксеромезофильных беспозвоночных.

3. Характеристика таксоценоза соэкологически значимых насекомых.

3.1. Данная территория, обладающая значительной пестротой ландшафтов, формирует условия для развития насекомых из разнообразных экологических групп и имеющих различные топические и трофические предпочтения. Несмотря на существующий традиционный взгляд о том, что на территории Кавказа наиболее интересными в фаунистическом отношении являются высокогорные участки, практика исследования предгорных территорий выявила их значительную самобытность и высокую степень эндемизма обитающей здесь фауны насекомых. Так с территории

предлагаемого к выделению в качестве важнейшего местообитания участка «Октябрьский» за последние 5 лет описаны 5 новых для науки видов двукрылых насекомых, пока не зарегистрированных вдали от типового местообитания. Эти же виды, в первую очередь предлагается включить в перечень таксонов, требующих биоконсервации на территории данного местообитания.

Ниже представлен перечень основных таксонов, требующих биоконсервации.

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Empis) caucasipennipes* Kustov et Shamshev, 2014 – Эмпис кавказипеннипес. Узкоареальный эндемик Северо-Западного Кавказа, часть типового материала указана с предлагаемого к выделению местообитания «Октябрьский». Характерен для горнолесных зон, встречается от широколиственных лесов предгорной зоны до смешанных лесов среднегорной зоны. Лёт происходит с конца апреля – начала мая в низкогорьях, в мае – июне – в среднегорьях. Питание имаго осуществляется преимущественно на яснотковых. В брачный период хищничает. Редок. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Empis) hilariformis* Kustov et Shamshev, 2014 – Эмпис гиляровидный. Вид отличается уникальной морфологией, в целом не характерной для представителей рода – сильно расширенными базитарсусами передних лапок. Летает ранней весной, имаго дополнительно питаются на цветках подбела белого и гибридного. Участок «Октябрьский» - единственный локалитет, в котором данный вид является массовым. Узкоареальный эндемик, известен только с Северо-Западного Кавказа. Маркерный таксон местообитания.

Отряд Diptera, семейство Empididae. Вид *Empis (Empis) ladae* Kustov et Shamshev, 2014 – Эмпис Лады. Узкоареальный эндемик Северо-Западного Кавказа, часть типового материала указана с предлагаемого к выделению местообитания «Октябрьский». Среди близких видов хорошо узнаваем за

счет чрезвычайно длинного хоботка, служащего для питания нектаром длинновенчиковых цветков. Эндемичный для предгорной и низкогорной зон Северо-Западного Кавказа. Характерен для широколиственных лесов, полей и опушек. Весенне-летний вид, лёт происходит с середины апреля до середины мая. Редок. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

Отряд Diptera, семейство Nybotidae. Вид *Platypalpus odintsovi* Kustov, Shamshev, Grootaert, 2014 – Платипальпус Одинцова. Узкоареальный эндемик Северо-Западного Кавказа. Данный вид описан с территории с предлагаемого к выделению местообитания «Октябрьский». Является обитателем зоны предгорных широколиственных лесов предгорий и низкогорий северного макросклона Кавказского хребта. Хищники на всех фазах жизненного цикла, добычей являются более мелкие двукрылые, которые подстерегаются на стволах и листьях растений нижнего яруса. Предлагается в качестве маркерного таксона для данного местообитания.

Среди других редких и эндемичных видов двукрылых насекомых для данного местообитания, которые демонстрируют его природоохранную ценность, указываем следующие таксоны: *Empis apicalis* Loew, 1865 – эмпис апикалис (Diptera: Empididae), очень редкий вид, известен по единичным экземплярам; *Wiedemannia zetterstedti* (Fallén, 1826) – виедемания Зеттерштедта (Diptera: Empididae) – специфический обитатель зоны заплеска и брызг горных речек, маркерный таксон; *Atelestus pulicarius* (Fallen 1816) – ателестус пуликариус (Diptera: Atelestidae), редкий реликтовый вид.

3.2. Среди эмпидоидных двукрылых в указанном местообитании встречаются виды, включенные в Красную книгу Краснодарского края (2007): эмпис апикалис – *Empis apicalis*.

4. Лимитирующие факторы.

Лимитирующие факторы для данного местообитания связаны с лесными рубками, проводимыми здесь периодически. Последняя массовая вырубка леса на границе данного местообитания в 2013 г. существенно

изменила его облик: кроме заготовки древесины, тяжелая техника разъездила дорогу вдоль лесного озера, были уничтожены естественные местообитания беспозвоночных, нарушен естественный водный режим. Однако в 2015-2016 гг. отмечено частичное восстановление естественных сообществ.

Кроме этого, значительные риски для местообитания связаны с увеличившимся потоком джипперов, разбивающих лесные дороги на квадроциклах и подготовленных внедорожниках. Кроме прямого уничтожения местообитаний это приводит к повреждению почвенного покрова, аридизации участка и как следствие, в итоге может стать причиной утраты его ландшафтной ценности.

Опасность для участка представляет также возможность слива лесного озера за счет спонтанных или индуцированных извне факторов в р. Мокрый Сепсиль, что приведет к изменению микроклимата всей прилегающей территории.

5. Необходимые меры охраны.

Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу, по возможности, без применения летальных средств учета. Организовать пресечение любых видов рубок в т.ч. и санитарных, т.к. старовозрастные деревья служат местом развития ксилобионтов.

В связи с тем, что долина р. Мокрый Сепсиль является популярным местом отдыха горожан, а также местом заготовки сероводородной воды из протекающего законсервированного источника, здесь следует разместить информационные материалы и организовать подход, чтобы предотвратить вытаптывание окружающих территорий. Необходимо введение режима памятника природы регионального значения. Следует полностью запретить джиппинг и перемещение на мототранспорте. Участок «Октябрьский» должен быть четко обозначен на местности, необходимо размещение предупредительных маркеров и информационных стендов, содержащих сведения о важности данной территории, ее ландшафтах, охраняемых

таксонах и правилах поведения при нахождении в ее пределах. Следует производить мониторинг грунтов в окрестностях лесного озера и в случае усиления риска его слива, произвести соответствующие укрепительные гидротехнические мероприятия.

Местообитание «Темнолесский»

1. Расположение участка.

Апшеронский р-н, окрестности населенных пунктов Темнолесская и Мезмай (рисунок 8.27). Склоны хребта Азиш-Тау и бассейны рек Мезмай и Курджипс. Границы: предлагаемый к выделению участок представляет собой территорию левобережья р. Мезмай и правобережья р. Курджипс, которые и являются естественными границами участка с севера, юга и запада (рисунок 8.28). В границы участков не входят территории населенных пунктов Мезмай и Темнолесская, расположенных в непосредственной близости зоне указанных рек – в этих участках граница проходит по северной и восточной административной границе населенных пунктов. Восточная граница местообитания «Темнолесский» на всем протяжении совпадает с западной границей заказника «Камышанова Поляна».

Граница лежит в основных координатах: 44°11'46"СШ, 40°02'50"ВД – точка границы заказника «Камышанова Поляна» и русла р. Мезмайка; 44°09'58"СШ, 39°58'28"ВД – точка границы заказника «Камышанова Поляна» и русла р. Курджипс. В остальном граница проходит по указанным рекам с приведенной оговоркой.

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Реки Курджипс и Мезмай образуют мощные каньоны, разрезающий западные склоны хр. Азиш-Тау. Они сами вместе с разветвленной дельтой ручьев, карстом, формируют уникальный тип рельефа, растительности и животного населения. Растительность представлена лесными сообществами и послелесными лугами средней зоны горнолесного пояса (рисунки Е.53-72). Преобладают ассоциации формаций бука восточного, пихты Нордмана,

сосны крючковой, граба кавказского (обыкновенного), в нижнем ярусе доминируют папоротники, кислица, сныть, осоки, коротконожка, зелёные мхи, белокопытник гибридный. В среднем ярусе данных сообществ принимают участие ежевика сизая, ежевика кавказская, падуб колхидский, лавровишня аптечная, а на осветлённых участках волчник обыкновенный, жимолость кавказская, свидина южная, бузина черная, рододендрон желтый и др.

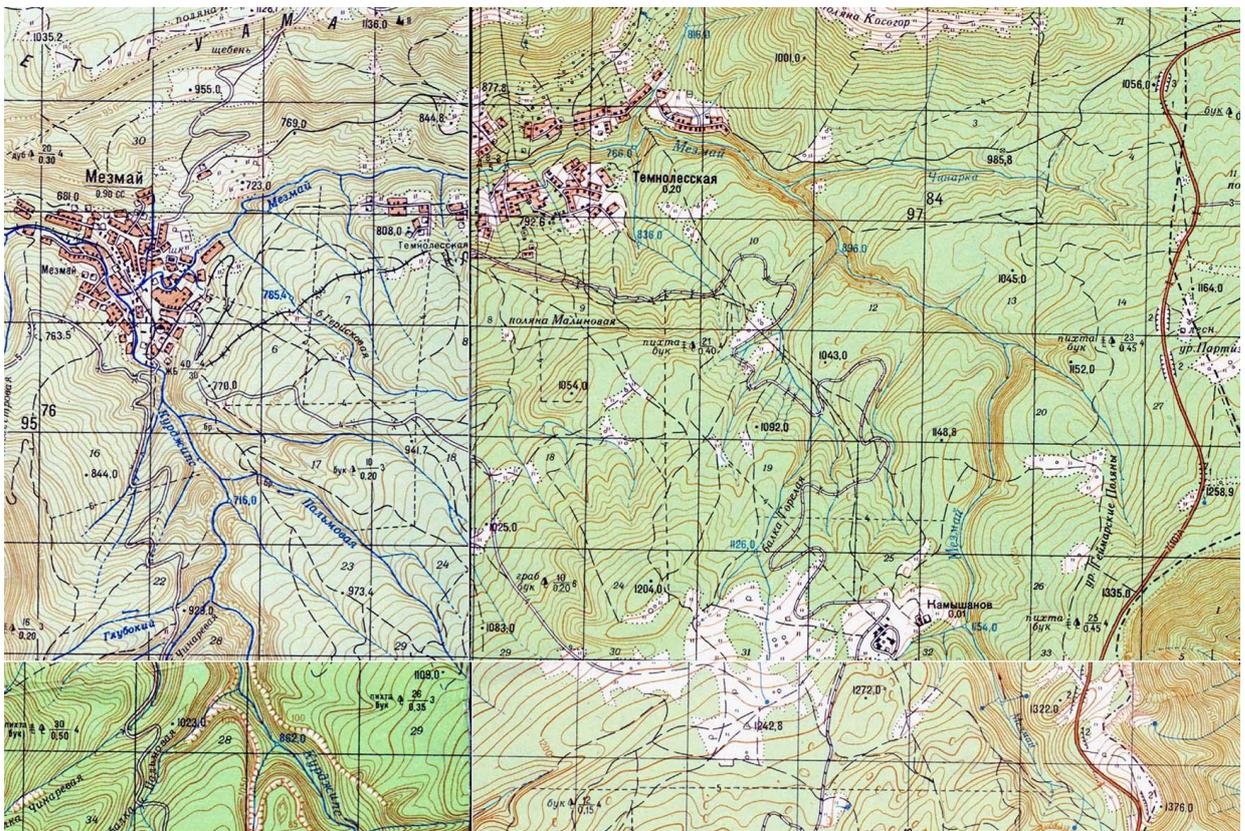


Рисунок 8.27 – Расположение участка «Темнолесский» (по: Кустов, 2017).

В нарушенных рубками сукцессионных сообществах преобладают ассоциации формаций берёзы повислой, тополя дрожащего (осины), ясеня высокого, граба кавказского. На переувлажненных участках вдоль рек и ручьев преобладают ассоциации формаций ольхи серой, ольхи клейкой, ольхи бородастой. Вдоль обрывов и на сухих склонах отдельными пятнами встречаются ассоциации формаций сосны крючковой с большим участием в нижнем ярусе петрофитной ксерофитной флоры.



Рисунок 8.28 – Граница участка «Темнолесский» (по: Кустов, 2017).

В результате сплошных рубок и последующего сенокосения, выпаса скота образовались многочисленные поляны с послелесными лугами. По границе леса и лугов образовалась обширная сеть опушечных формаций. Их видовое разнообразие включает лесные и луговые виды растений: лещину обыкновенную, бузину черную, свидину южную, жимолость кавказскую, бересклеты, боярышники, калину обыкновенную, березу повислую, осину, яблоню восточную, грушу кавказскую, иву козью, шиповники, ежевики, волчник обыкновенный, смородину Биберштейна и многие травянистые виды высокотравья (девясил Елены, телекию прекрасную, борщевики, дудники, астранцию наибольшую, аконит восточный, аконит носатый, колокольчик широколистный, цицербиту гигантскую и др.

В западной и северо-западной части участка широко представлены ассоциации формаций граба кавказского. Здесь в подлеске на крутых склонах и в ущельях ручьев также сосредоточены ценопопуляции самшита

колхидского. Он же встречается и в буково-пихтовых ассоциациях данного района.

Исследованные к настоящему периоду в районе хребтов Азиш-Тау и Гуама таксоны растений, грибов, лишайников составляет более 1500 видов. Из них около 900 видов растений, относящихся к 114 семействам, 376 родам, из которых подавляющую долю занимают двусемядольные. Видовое разнообразие наиболее значительно в семействах Злаки (Мятликовые), Астровые, Яснотковые, Норичниковые, Зонтичные, Бобовые, Лютиковые, Гвоздичные, Капустные (Крестоцветные).

3. Характеристика таксоценоза соэкологически значимых насекомых.

3.1. Данная территория, обладающая значительной пестротой ландшафтов, формирует условия для развития эмпидоидов из разнообразных экологических групп и имеющих различные топические и трофические предпочтения. Среди таксонов, требующих биоконсервации следует указать: *Hilara galactoptera* Strobl, 1910 (Diptera: Empididae), редкий, малочисленный вид, единственный представитель рода, обитающий вдали от водоемов на открытых пространствах; *Hilara pseguashae* Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013 (Diptera: Empididae), редкий региональный эндемик, обитатель реофильных сообществ среднегорий, известен и описан с данного местообитания; *Empis grootaerti* Gladun et Kustov, 2011 (Diptera: Empididae), редкий региональный эндемик; *Empis kamyshanovensis* Kustov et Shamshev, 2013 (Diptera: Empididae), редкий региональный эндемик, известен и описан с данного местообитания, маркерный таксон травостоя луговой растительности среднегорий; *Empis shamshevi* Kustov, 2011 (Diptera: Empididae), редкий узкоареальный региональный эндемик, описан с данного местообитания, маркерный таксон опушечных формаций и травостоя среднегорных и субальпийских лугов; *Wiedemannia sinclairi* Kustov et Zhrebilo, 2014 (Diptera: Empididae), региональный эндемик, маркерный таксон для рек и ручьев среднегорного пояса, типовое местообитание; *Wiedemannia braueri* Mik, 1880 (Diptera: Empididae), редкий вид, в регионе

известен по нескольким экземплярам; *Hormopeza obliterated* Zetterstedt 1838 (*Incertae sedis* среди Empididae), редкий реликтовый вид, в регионе известен по двум экземплярам из данного местообитания; *Iteaphila caucasica* Shamshev et Sinclair, 2009 (*Incertae sedis* среди Empididae), редкий реликтовый вид, в регионе известен по двум экземплярам из данного местообитания; *Heleodromia immaculata* Haliday, 1833 (Diptera: Brachystomatidae), редкий реликтовый вид, в регионе известен только из данного местообитания; *Gloma fuscipennis* Meigen, 1822 (Diptera: Brachystomatidae), редкий реликтовый вид, в регионе известен только из данного местообитания; *Atelestus pulicarius* (Fallen 1816) (Diptera: Atelestidae), редкий реликтовый вид, маркерный таксон для среднегорных опушечных формаций; *Chvalaea sopiana*e Papp et Földvári, 2001 (Diptera: Hybotidae), редкий вид, представитель монотипического рода, в регионе известен только из данного местообитания; *Euthyneura zaitsevi* Shamshev et Kustov, 2012 (Diptera: Hybotidae), региональный эндемик, известен и описан только из данной территории; *Platypalpus negrobovi* Grootaert, Kustov and Shamshev, 2012 (Diptera: Hybotidae), редкий региональный эндемик, типовое местообитание.

3.2. Виды и подвиды, включенные в Красную книгу Краснодарского края (2007) отсутствуют. Виды *Iteaphila caucasica*, *Atelestus pulicarius* и *Platypalpus pallescens* включены в Красную книгу республики Адыгея (2012). В новое издание Красной книги Краснодарского края (в разные списки и с различными категориями) предложены виды: *Empis grootaerti* Gladun et Kustov, 2011, *Atelestus pulicarius* (Fallén, 1816), *Platypalpus negrobovi* Grootaert, Kustov & Shamshev, 2012, *Platypalpus pseudosilvahumidus* Kustov, Shamshev & Grootaert, 2015.

4. Лимитирующие факторы.

Рекреационная деятельность. Территория участка испещрена многочисленными дорогами, незаконно прорубаемыми джипперами, осуществляющими платные экскурсии для туристов на Большой Университетский водопад и в его окрестностях. Неорганизованное и

бесконтрольное посещение туристами, использующими мотоциклы, квадроциклы, подготовленные автомобили; они загрязняют природу, мусорят и пробивают новые колеи дорог. Нерегулируемый выпас скота – территория активно посещается свободно перемещающимися животными с расположенных поблизости Мезмая и Темнолесской: коровами и лошадьми, которые вытаптывают и выедают послелесные поляны. Также на послелесных полянах ведется сенокос. Значительный вред наносят лесозаготовочные работы, передвижение тяжелой техники, которые регулярно совершаются как в долине Курджипса, так и Мезмая.

5. Необходимые меры охраны.

Создание ООПТ регионального значения. Ограничение и рекреационной деятельности, особенно в каньоне рек Курджипс и Мезмай. Необходимо обозначить на местности и маркировать туристические тропы. Необходимо запрещение туристических стоянок и удаление имеющегося бытового мусора. Следует полностью запретить джиппинг и перемещение на мототранспорте. Запретить сенокос на послелесных полянах, предотвращать факты выпаса скота.

Численность популяций маркерных таксонов следует подвергать ежегодному мониторингу без применения летальных средств учета. Организовать пресечение любых видов рубок в т.ч. и санитарных.

Местообитание «Лаганакский»

1. Расположение участка.

Апшеронский р-н, Лаганакский хребет между горами Разрытая и Мезмай по границе с Республикой Адыгея (рисунок 8.29). Границы: предлагаемый к выделению участок представляет собой субальпийский ландшафт, расположенный вдоль Лаганакского хребта. Его южной границей является административная граница республики Адыгея, проходящая по вершине Лаганакского хребта. При этом субальпийские луга и высокогорное криволесье северного склона Лаганакского хребта предлагаются в качестве

важнейшего местообитания насекомых. Северной границей участка по склону будет служить естественная граница смешанного леса.

Граница лежит в основных координатах: 44°05'49"СШ, 39°57'44"ВД – начало участка на склонах г. Мезмай на административной границе с республикой Адыгея, 44°09'09"СШ, 39°52'48"ВД – окончание участка на северном склоне г. Разрытая на административной границе с республикой Адыгея. Примерная протяженность территории около 9500 м, максимальная ширина – 2200 м (рисунок 8.30).

2. Ландшафтно-биоценотическое описание.

Лаганакский хребет представляет собой участок Лагонакского нагорья на границе Краснодарского края и Республики Адыгея, располагающийся от окрестностей пос. Гуамка (представляющего куэсту Скалистого хр.) к плато Лаго-Наки и Фишт-Оштенскому горному массиву (рисунки Е.73-82). Высоты здесь не превышают 2000 м над ур. м., доминирует скальный рельеф с карстовыми участками (подземные формы карста на хребте практически не исследованы). Важнейшими высотными участками здесь являются горы Разрытая, Житная, Буква и Матук.

Субальпийские ландшафты, расположенные в узкой полосе высот на уровне от 1700-1900 м н.у.м. и выше, сами по себе являются уязвимыми вследствие сравнительно короткого времени вегетации и длинного холодного периода, что делает их восстановление крайне медленным. Любое антропогенное воздействие разрушительно для этих мест, их типовых ландшафтов и для обитающей здесь фауны насекомых, в т.ч. эмпидоидных двукрылых.

В природной зоне Лагонакского нагорья и Фишт-Оштенского массива это единственная столь значимая территория, занятая субальпийскими сообществами, расположенная на территории Краснодарского края.

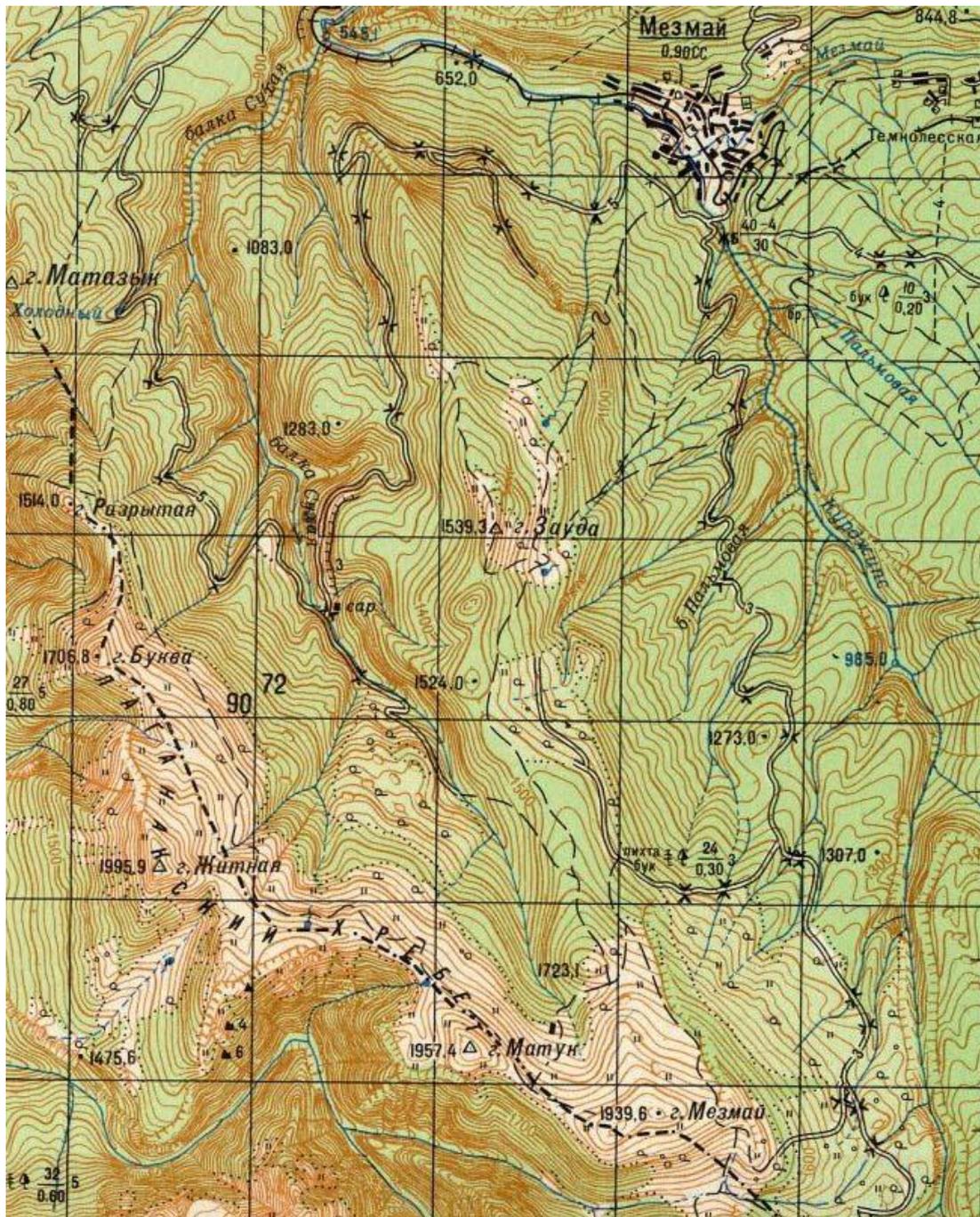


Рисунок 8.29 – Расположение участка «Лаганакский» (по: Кустов, 2017).

Растительность представлена преимущественно субальпийскими и альпийскими лугами, часто сильно деградированными в результате различных форм антропогенного воздействия. Здесь наблюдается содоминирование разнотравья буквицы крупноцветковой, головчатки, короставника, кровохлебки, манжетки, черемицы Лобеля и различных видов

субальпийских злаков. Встречаются азинеума колокольчиковидная, астранция наибольшая, скабеоза кавказская, горец мясокрасный; в балках и низинах распространены конский щавель, борщевик сибирский, иван-чай, девясил крупноцветковый.

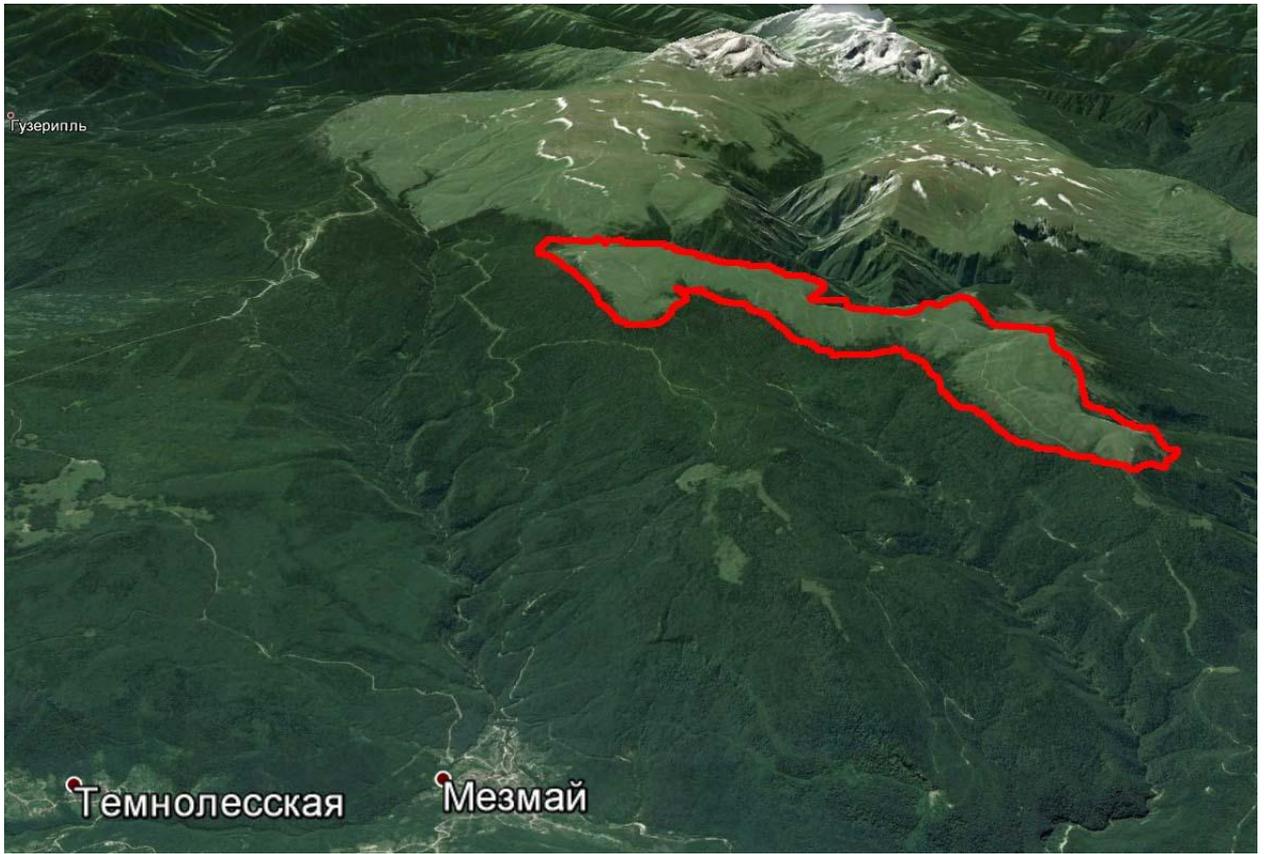


Рисунок 8.30 – Граница участка «Лаганакский» (по: Кустов, 2017).

Лаганакский хребет на западе переходит в массив Мезмай, следом за которым восточнее расположен массив Мурзикао. Лаганакский хребет – крайне западный альпийский фрагмент Лаганакского нагорья, расположенный в пределах Краснодарского края, в отличие от остальных альпийских фрагментов региона, расположенных восточнее, он лишен вечных снегов, в результате чего местная фауна насекомых обитает преимущественно в условиях дефицита влаги.

3. Характеристика таксоценоза созологически значимых насекомых.

Среди видов и подвидов, требующих биоконсервации следует предлагаться следующие таксоны: *Empis crassa* Nowicki, 1868 (Diptera: Empididae), локально распространенный в регионе вид, маркерный таксон для сообществ высокогорного криволесья и субальпийских лугов; *Empis kubaniensis* Shamshev et Kustov, 2007 (Diptera: Empididae), региональный эндемик, маркерный таксон для сообществ высокогорного криволесья и субальпийских лугов, типовое местообитание; *Empis hamatophallus* Kustov et Mikhaylichenko, 2013 (Diptera: Empididae), региональный эндемик, маркерный таксон для сообществ высокогорного криволесья и субальпийских лугов, типовое местообитание; *Empis longiphallus* Kustov et Shamshev, 2014 (Diptera: Empididae), региональный эндемик, редкий вид, типовое местообитание; *Rhamphomyia dombai* Barták, 1983 – рамфомия домбайская (Diptera: Empididae), кавказский эндемик, редкий вид; *Wiedemannia kustovi* Sinclair et Shamshev, 2014 (Diptera: Empididae), региональный эндемик, редкий вид, маркерный таксон для субальпийских ручьев, типовое местообитание; *Platypalpus gazaryani* Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014 (Diptera: Hybotidae) – региональный эндемик, маркерный таксон сообществ высокогорного криволесья; *Tachydromia arrogans* (Linnaeus, 1761) (Diptera: Hybotidae), узко распространенный субальпийский литофил, маркерный таксон для высокогорных сообществ.

3.2. Виды и подвиды, включенные в Красную книгу Краснодарского края (2007) в действующем издании отсутствуют. В новое издание Красной книги Краснодарского края предложены следующие таксоны: *Empis grootaerti* Gladun et Kustov, 2011 – эмпис Грутерта, редкий вид, известный из двух локалитетов в регионе; *Empis annae* Shamshev et Kustov, 2008 – эмпис Анны, редкий субальпийский вид, охраняемый таксон для Республики Адыгея, где внесен в Красную книгу (2012).

4. Лимитирующие факторы.

Пограничное положение хребта создает предпосылки для незаконных разработок леса, которые крайне негативно сказываются на состоянии

популяций дендрофильных видов. Угнетение популяций мезофильных эмпидоидов происходит в результате выпаса скота и лошадей. Большое значение имеет вытаптывание территории неорганизованными пешими туристами. Пожалуй, наихудшим видом антропогенного воздействия является джиппинг, бесконтрольное посещение территории туристами на подготовленных автомобилях, работа в окрестностях этой территории многочисленных точек по прокату квадроциклов, платный извоз на подготовленных автомобилях, мотокроссы и прочее. При этом разъезженные дороги становятся на десятилетия непригодными для произрастания растительности, колеи размываются водными потоками, а извоз происходит уже на соседних участках ландшафта, что ведет и к их уничтожению.

5. Необходимые меры охраны.

Организация региональной ООПТ. Введение категорического запрета на передвижение на любом виде транспорта. Ограничение хозяйственной деятельности и неорганизованного туризма. Запрещение выпаса скота. Организация и маркировка туристических маршрутов, информационное обеспечение территории. Запрещение туристических стоянок. Уборка мусора. Постоянный мониторинг экологически важных таксонов.

Комплексное исследование эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) на территории Северо-Западного Кавказа и составляющего значительную его часть административного образования – Краснодарского края, позволили впервые составить актуальный список таксонов, нуждающихся в охране на его территории. В работе приведены описания 8 таксонов эмпидоидных двукрылых, предлагаемых к включению в новую редакцию Красной книги Краснодарского края (Приложение 1), планируемой к переизданию (выпуску III издания) в 2017 г. В дополнение впервые составлен Красный список эмпидоидных двукрылых для других регионов Российского Кавказа, включающий 22 таксона. Кроме предложения Красного списка, лежащего в

основе персонифицированной охраны видов, предложено выделение маркерных таксонов эмпидоидов в целях охраны типовых местообитаний и реализации ценотического принципа сохранения энтомофауны. Мониторинг указанных таксонов должен проводиться соответствующими специалистами на постоянной основе.

Результатами реализации ценотического принципа в охране насекомых при проведении работ на территории различных муниципальных образований Краснодарского края стало выделение участков важнейших местообитаний эмпидоидов в целях сохранения компонентов биологического разнообразия региона и его экосистем. Впервые предложено создание энтомологических микро-ООПТ на основании исследования энтомофауны. Выделено 7 важнейших местообитаний эмпидоидных двукрылых в различных типах ландшафтов: «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); «Лагонакский» – Апшеронский р-он (высокогорное криволесье и субальпийские ландшафты). Четыре из семи местообитаний расположены в горнолесной зоне, отличающейся глубокой самобытностью и высоким видовым разнообразием, пять из семи – имеют в своем составе те или иные типы лесных сообществ. Оценка значимости местообитаний, кроме фаунистической составляющей, включала и его ландшафтные свойства: разнообразие биотопов, разброс высот, риски исчезновения таксонов и др.

Для каждого из участков приведен список редких, эндемичных и реликтовых таксонов насекомых, часть из которых может быть использована в качестве маркеров состояния местообитания. Прилагается картографический материал, представлены географические координаты

поворотных точек. При выделении участков использовались по возможности четко различимые на местности естественные границы. Произведена общая оценка ландшафтного разнообразия, для каждого местообитания показаны основные растительные сообщества; особое внимание уделено степени существующей антропогенной нагрузки и ее типам, которые лимитируют разнообразие и численность эмпиоидов, предложены возможные меры охраны важнейших местообитаний. Для каждого из выделяемых участков подготовлен авторский фотоматериал: в Приложении Е приведены фотографии местообитаний – различных биотопов, экспозиций склонов, типов растительности, а также проиллюстрированы факты имеющегося антропогенного воздействия на момент проведения исследований.

Предложения по выделению данных местообитаний и придания им статуса ООПТ были направлены в Министерство природных ресурсов Краснодарского края в 2015 и 2016 гг. (Выполнение ..., 2015б, 2016 а, б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна эмпидоидов Кавказского региона долгое время специально не изучалась. Начатые нами исследования уже с первых сборов сопровождались значительной научной новизной: каждая экспедиция или выезд в новую точку приносили новые находки для фауны Кавказа, России, или новые для науки виды. В процессе изучения таксономического состава нами были описаны 54 новых для науки вида, что составило более 20% известной фауны Кавказа (38 видов из семейства Empididae и 16 – из семейства Hybotidae); фаунистический список региона был дополнен 78 видами, России – 39 видами. Впервые были найдены представители двух семейств: Atelestidae и Brachystomatidae. Установлено 14 новых для Кавказа родов: *Hormopeza*, *Anthepiscopus* и *Dryodromia* из Empididae, *Chvalaea*, *Trichinomyia*, *Hybos*, *Leptopeza*, *Euthyneura*, *Symballophthalmus* и *Elaphropeza* из Hybotidae, *Trichopeza*, *Gloma*, *Heleodromia* из Brachystomatidae и *Atelestus* из Atelestidae. Кроме этого, впервые были указаны представители 4 подродов рода *Empis* (*Coptophlebia*, *Kritempis*, *Anacrostichus*, *Lissemphis*). В настоящее время таксономический состав на большей части территории Кавказа (Большой Кавказ и Западное Закавказье) в нашем понимании «стабилизировался»: предпринимаемые исследования демонстрируют, в основной массе, находки уже известных из этого региона видов. В итоге нами было выявлено 263 вида из 37 родов и 4 семейств, среди которых 168 видов из 15 родов принадлежат к семейству Empididae, 91 вид из 18 родов – к Hybotidae, 1 вид – к Atelestidae и 3 вида из 3 родов – к Brachystomatidae.

Обобщение всех имеющихся сведений по распространению эмпидоидов на Кавказе, происхождению и природным условиям региона, позволило нам констатировать, что эта горная страна является центром видообразия и видообразования эмпидоидов в Палеарктике. Так, в

географическом отношении Кавказ – обособленная территория, с трех сторон отграниченная водными пространствами и низменностями, которые являются естественными преградами для распространения таксонов. Это стало причиной частичной изоляции региона от соседних территорий и ограничению фаунистического обмена с ними.

В ландшафтном отношении Кавказ, находясь на стыке умеренного и субтропического климатических поясов Северного полушария и обладая значительной складчатостью, сочетает самые разнообразные природные ландшафты – от приморских песчаных и ракушечных пляжей, равнинных и горных степей и полупустынь, шибляковой растительности средиземноморского типа, до лесных сообществ разного генезиса, субальпийских, альпийских лугов и пустынь нивального пояса. Это многообразие создало предпосылки для формирования здесь богатейшего населения эмпидоидов, приуроченных к самым различным высотным поясам и типам ландшафтов.

В фаунистическом отношении Кавказ, территориально являющейся лишь очень незначительной частью Палеарктики, насчитывает 33 рода эмпидид и гиботид, что составляет более двух третей таксонов этих семейств во всем царстве. Структура фауны эмпидоидов Кавказа своеобразна: она сложена почти равными долями эндемичных видов и видов с европейским типом распространения. Общее количество эндемичных таксонов равно 120, что составляет 45.6% от всей фауны региона. Столь высокий эндемизм, вероятно, частично объясняется проходящими здесь процессами как аллопатрического, так и симпатрического видообразования. При этом анализ распространения некоторых таксонов эмпидоидов на территории Палеарктики показал, что генезис обитающих в разных регионах эндемичных видов связан с горными системами, что справедливо, по крайней мере, для западной её части (Атласские горы, Пиренеи, Апеннины, Альпы и Кавказ), а Кавказский регион характеризуется особой самобытностью и значительным числом эндемичных мух.

Формирование современного облика фауны эмпидоидов Кавказа также было обусловлено проникновением европейских элементов: почти все таксоны, не являющиеся региональными эндемиками, обитают также на территории Европы. В целом, фауна семейств Empididae, Nybotidae, Atelestidae и Brachystomatidae Кавказа нами была охарактеризована как автохтонно-европейская.

Картина распространения эмпидоидов на территории Кавказа весьма неоднородна, о чем свидетельствует проведенный нами анализ локального распространения представителей семи подродов рода *Empis*. Максимальное сходство продемонстрировали локальные фауны различных участков Большого Кавказа и Колхидской низменности, в то время как Восточное Закавказье показало более существенные различия фаунистических группировок.

Кавказская горная страна является сравнительно молодым регионом. Становление фауны эмпидоидов здесь началось с момента поднятия суши на данной территории, на границе олигоцена и миоцена: именно с этого времени стало возможным проникновение сюда представителей различных таксонов эмпидоидов. Однако, в связи с относительной своей молодостью, Кавказ может рассматриваться лишь как центр видообразования: все таксоны более высокого ранга сформировались задолго до его поднятия. При этом процессы фауногенеза в регионе связаны с относительно недавними геологическими и климатическими изменениями, происходившими от среднего миоцена до настоящего времени. Формирование современного фаунистического облика Кавказа, вероятно, шло по следующим направлениям: 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; миграция гесперийских видов со стороны Средиземноморья по северному и южному побережьям Черного моря; вселение сетийских

переднеазиатских видов из Передней Азии через южную часть Кавказского перешейка. В то же время, некоторые неэндемичные для Кавказа виды могли заселить соседние территории, например прилегающие районы Передней Азии. Безусловно, из-за отсутствия палеонтологического материала формулировка точных утверждений о путях заселения Кавказа эмпидами невозможна, вследствие чего наша гипотеза фауногенеза была построена на косвенных сведениях, в том числе на зоогеографических особенностях выявленных таксонов и историческом развитии Кавказского региона.

Эмпидоиды – многочисленная и разнообразная группа двукрылых насекомых в горнолесных сообществах Большого Кавказа. Статистический анализ данных по численности представителей различных семейств короткоусых двукрылых показал, что в горнолесных сообществах представители ключевых семейств группы – Empididae и Nybotidae, в совокупности составляют 16.5 % от общей численности Diptera. Эмпидоиды в целом – стенотопная группа, большинство представителей которой обитают в одном или двух близких типов ландшафтов (85.6 %). Это обстоятельство (наряду с высокой степенью кавказского эндемизма группы в целом) сделало вероятным их использование в качестве маркерных таксонов различных сообществ, а также открыло возможности их применения в биомониторинговых целях.

Среди выделенных семи основных экологических групп, наиболее значительной по таксономическому разнообразию является лесные виды, включающие 162 таксона (62% от всей выявленной фауны). Фенологические особенности эмпидоидов во многом определяются типами занимаемых ими экосистем, их расположением на различных высотах над уровнем моря, однако кавказские виды в своем большинстве – моновольтинные таксоны с относительно коротким (1-2 месяца) периодом лета.

Эмпидоиды – изначально хищные насекомые, у которых хищничество как способ питания характерно для всех преимагинальных стадий. В то же

время у имаго некоторых Hybotidae (*Euthyneura*) и большинства Empididae хищничество дополняется палино- и нектарофагией. Среди кавказских эмпидоидов двойственное питание – посещение цветков растений и хищничество, проявляющееся в брачный период, характерно для 51.7 % видов; облигатное хищничество (иногда с эпизодами некрофагии) используют 44.8 % эмпидоидов, а в целом, исходный тип питания – хищничество, в том или ином виде фигурирует не менее чем у 96.5 % имаго видов кавказской фауны.

Комплексное исследование эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Hybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) на территории Большого Кавказа позволило впервые составить Красный список таксонов для регионов российского Кавказа, включающий 22 вида. Результатами развития ценотического принципа в деле охраны насекомых и образования «созологического скелета» территории, стало выделение семи участков важнейших местообитаний эмпидоидов (на примере различных муниципальных образований Краснодарского края). Они были предложены нами в качестве энтомологических микро-ООПТ, служащих для сохранения компонентов биологического разнообразия региона и его экосистем.

Результаты проведенного нами исследования будут положены в основу дальнейшего изучения эмпидоидов, как на территории самого Кавказа, так и соседних с ним регионах: на западе – на Восточных Карпатах и Крымском полуострове, на юге и востоке – на Армянском нагорье.

Полученные сведения станут важной отправной точкой в познании группы на территории Юго-Восточной Европы и Передней Азии, где исследование фауны эмпидоидов, закономерностей ее формирования, а также особенностей экологии видов представляются весьма актуальным.

ВЫВОДЫ

1. В результате исследования фауны эмпидоидов (Diptera: Empididae, Nybotidae, 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 Nybotidae – 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. Выявленный значительный эндемизм региональной фауны (45.6%) частично обусловлен многообразием ландшафтов региона и ограничением фаунистического обмена с соседними территориями. На примере представителей семи 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 неэндемичные 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 характеризуются стенотопностью, встречаясь в одном (45.8 %) или в 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.

ЛИТЕРАТУРА

Астахов, Д. М. Хищные мухи ктыри (Diptera: Asilidae) Нижнего Поволжья / Д. М. Астахов // Труды Русского энтомологического общества. – 2015. – Т. 86, №1. – 410 с.

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.

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. – 2013а. – Т. 84, вып. 1. – С. 34-37.

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, 2013б. – С. 21-23.

Белоусов, И.А. Оценка биоразнообразия жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточного Кавказа на основе индексов видового богатства с использованием баз данных / И. А. Белоусов, И. И. Кабак, Г. М. Нахибашева, Г. М. Мухтарова // Научный журнал КубГАУ. – 2012. - N 83, вып. 9. – С. 1-25.

Бережнова, О. Н. Особенности фенологии и развития двукрылых надсемейства Empidoidea (Atelestidae, Microphoridae, Nybotidae, Empididae) в Центральном Черноземье / О. Н. Бережнова // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. – Воронеж: ВГУ, 1996. – 8 с. (Труды биологического учебно-научного центра Воронежского государственного университета. – Вып. 9).

Бережнова, О. Н. Состояние изученности двукрылых насекомых в Усманском бору / О. Н. Бережнова, О. П. Негробов, Н. Ю. Пантелеева, О. В. Селиванова // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. Труды биологического учебно-научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета. – 2011. – Вып. 25. – С. 84–96.

Большаков, Л. В. Булавоусые чешуекрылые Тульской области (Lepidoptera, Rhopalocera). Опыт дифференцированного хоролого-экологического и созобиологического анализа / Л. В. Большаков. – Тула: ИПП «Гриф и Ко», 1998. – 64 с.

Большаков, Л. В. Научно-практические аспекты формирования экологического каркаса (на примере Тульской области) / Л. В. Большаков // Вестник МГУ леса. Лесной вестник. – 2002. – Т. 5, вып. 25. – С. 16-22.

Большаков, Л. В. Рецензия на книгу В. И. Щуров, А. С. Замотайлов. Опыт разработки регионального списка охраняемых видов насекомых на примере Краснодарского края и Республики Адыгея / Чтения памяти Н.А.Холодковского. Вып. 59. – СПб., 2006. – 216с. / Л.В. Большаков // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2008. – Вып. 13-14. 1. VI. – С. 87-102.

Верещагин, Н. К. Зоогеографическое районирование Кавказского перешейка / Н. К. Верещагин // Животный мир СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1958. – Т. 5. – С. 506-514.

Верещагин, Н. К. Млекопитающие Кавказа // Труды Зоологического института АН СССР. – М.-Л., 1959. – 703 с.

Вольфов, Б. И. Зоогеографическая характеристика фауны мух-зеленушек (Diptera, Dolichopodidae) Кавказа / Б. И. Вольфов, С. Ю. Кустов // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. – Краснодар, 2007. – С. 62-63.

Вольфов, Б. И. Эколого-фаунистический обзор мух-зеленушек (Diptera, Dolichopodidae) Северо-Западного Кавказа: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Вольфов Борис Игоревич. – СПб, 2010. 243 с.

Вольфов, Б. И. Современные подходы к вопросу охраны двукрылых насекомых (Diptera) в Краснодарском крае / Б. И. Вольфов // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума (с международным участием). – Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 88-94.

Выполнение исследовательских работ по определению компонентов биологического разнообразия Краснодарского края (объектов животного мира), имеющих важное значение для его сохранения и устойчивого использования, их мониторингу (Insecta: Diptera: Empididae): отчет о НИР (заключ.) / Кустов С.Ю. – Краснодар: ООО «ЮЦЭИ», 2014. – 159 с.

Выполнение исследовательских работ по определению компонентов биологического разнообразия Краснодарского края (объектов животного мира), имеющих важное значение для его сохранения и устойчивого использования, их мониторингу (Insecta: Diptera: Nybotidae): отчет о НИР (заключ.) / Кустов С. Ю., Гладун В. В. – Краснодар: ООО «ЮЦЭИ», 2015а. – 147 с.

Выполнение исследовательских работ по выявлению участков важнейших местообитаний беспозвоночных животных, в том числе критических местообитаний, в целях сохранения естественных местообитаний компонентов биологического разнообразия Краснодарского края и экосистем: отчет о НИР (заключ.) / Кустов С. Ю., Замотайлов А. С. – Краснодар: ООО «ЮЦЭИ», 2015б. – 113 с.

Выполнение исследовательских работ по выявлению участков важнейших местообитаний беспозвоночных животных, в том числе критических местообитаний, в целях сохранения естественных местообитаний компонентов биологического разнообразия Краснодарского края и экосистем: отчет о НИР (заключ.) / Кустов С. Ю., Замотайлов А. С. – Краснодар: ООО «ЮЦЭИ», 2016а. – 123 с.

Выполнение исследовательских работ по выявлению участков важнейших местообитаний беспозвоночных животных, в том числе критических местообитаний, в целях сохранения естественных

местообитаний компонентов биологического разнообразия Краснодарского края и экосистем: отчет о НИР (заключ.) / Кустов С.Ю., Мирошников А.С. – Краснодар: ООО «КНИЦ «Дикая природа Кавказа», 2016б. – 139 с.

Гвоздецкий, Н. А. Кавказ / Н. А. Гвоздецкий. – М.: Географгиз, 1963. – 264 с.

Гладун, В. В. К познанию фауны семейств Empididae и Nybotidae (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: Кубанский государственный университет, 2010. – С. 110-112.

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, N. 2. – С. 255-257.

Гладун, В. В. Фауна и экология эмпидид рода *Rhamphomyia* Meigen (Diptera, Empididae) на Северо-Западном Кавказе / В. В. Гладун // 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, 2011а. – С. 37-39.

Гладун, В. В. Эколого-фаунистический обзор мух-толкунчиков трибы Empidini (Diptera, Empididae) Северо-Западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Гладун Владимир Владимирович. – СПб, 2011б. 20 с.

Гладун, В. В. Эколого-фаунистический обзор мух-толкунчиков трибы Empidini (Diptera, Empididae) Северо-Западного Кавказа: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Гладун Владимир Владимирович. – СПб, 2011в. 170 с.

Гладун, В. В. Фауна и экология мух-толкунчиков трибы Empidini (Diptera, Empididae) Северо-Западного Кавказа / В. В. Гладун // Труды Русского энтомологического общества. – 2013. – Т. 84, вып. 1. – С. 38-41.

Гладун, В. В. К познанию мух-толкунчиков, обитающих на территории города Краснодара / В. В. Гладун // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума с международным участием. – Краснодар: КубГУ, 2016. – С. 79-84.

Гладун, В. В. Мухи-толкунчики подрода *Xanthempis* Bezzi, 1909 рода *Empis* Linnaeus, 1758 Крымского полуострова (Diptera, Empididae) / В. В. Гладун, С. Ю. Кустов // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг – Майком, 2015. – С. 28-30.

Гладун, В. В. Двукрылые насекомые (Diptera) государственного природного заповедника «Утриш». Часть 1. Надсемейство Syrphoidea / В. В. Гладун, А. А. Гетман // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015а. – Вып. 2 (53). – С. 86-97.

Гладун, В. В. Двукрылые насекомые (Diptera) государственного природного заповедника «Утриш». Часть 2. Надсемейство Conoroidea / В. В. Гладун, А. А. Гетман // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий // Материалы XXVIII межреспубликанской научно-практической конференции. – Краснодар: Кубанский государственный университет, 2015б. – С. 100-103.

Гриценко, О. П. О видовом составе мух рода *Platypalpus* Maquart (Diptera, Nybotidae) Кавказа / О. П. Гриценко, С. Ю. Кустов // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. – Майкоп, 2013. – С. 38-39.

Городков, К. Б. Семейство Empididae. Определитель насекомых Европейской части СССР / К. Б. Городков, В. С. Ковалев; под общ. ред. Г. Я. Бей-Биенко. – Л.: Наука, 1969. – Т. 5, ч. 1. С. 673-670.

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.

Гроссгейм, А. А. Анализ флоры Кавказа / А. А. Гроссгейм // Труды Ботанического института Азербайджанского филиала АН СССР. – 1936. – Т. 1. – С. 1-260.

Гроссгейм, А. А. О новом геоботаническом районировании Кавказа / А. А. Гроссгейм // Ботанический журнал. – 1948. – Т. 33. вып. 6. – С. 619-621.

Добрынин, Б. Ф. Кавказ. Большая Советская Энциклопедия. Издание первое / Б. Ф. Добрынин; под общ. ред. О. Ю. Шмидта. – М.: Советская энциклопедия, 1937. – Т. 30. – С.196.

Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53. вып. 3. – С. 497–522.

Емельянов, А. Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства *Orgeriinae* (Homoptera, Dictyopharidae) / А. Ф. Емельянов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – 1979. – Вып. 32. – 96 с.

Ефремов, Ю. К. Обсуждение вопроса о границе Европы и Азии в Московском филиале Географического общества СССР / Ю. К. Ефремов // Изв. АН СССР, Сер. геогр. – 1958. Т. 4. – С. 144-146.

Жеребило, Д. А. Фенология водных эмпирид подсемейства *Nemerodromyinae* (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.

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.

Зайцев, В. Ф. Паразитические мухи семейства *Bombyliidae* (Diptera) в фауне Закавказья / В. Ф. Зайцев // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – М.-Л., 1966. – Т. 92. – 375 с.

Замотайлов, А. С. Анализ основных путей формирования энтомофаунистических комплексов Северо-Западного Кавказа на материале по жесткокрылым насекомым (Coleoptera) / А. С. Замотайлов, В. Н. Орлов, М. В. Набоженко, Н. В. Охрименко, Э. А. Хачиков, М. И. Шаповалов, И. В. Шохин // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 178-218.

Замотайлов, А.С. Энтомофауна Северо-Западного Кавказа на современном этапе планетарного развития климата: угрозы и перспективы / А.С. Замотайлов, В.И. Щуров // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2010. – Вып. 1, № 22. – С. 32-39.

Замотайлов, А. С. Энтомофауна ландшафтного заказника «Камышанова Поляна». 1. Жесткокрылые (Coleoptera) / А. С. Замотайлов, Б. А. Коротяев, С. Ю. Кустов, В. В. Гладун, И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2011. – № 4 (31). – С. 85-95.

Замотайлов, А. С. Характеристика комплекса жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроландшафта центральной зоны Краснодарского края в начале XXI века. 2. Многолетняя трансформация структуры и биоэкологических параметров / А. С. Замотайлов, Е. Е. Хомицкий, А. И. Белый // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. Вып. 1, № 52. – С.103-118.

Зернов, А. С. Флора Северо-Западного Кавказа / А. С. Зернов. – 2006. – 664 с.

Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2005. – 825 с.

Карлович, И. А. Геоэкология: Учебник для вузов / И.А.Карлович. – М.: Альма Матер: Академический проект. – 2005. – 512 с.

Клименко, А. В. Таксономический список мух семейства Nybotidae 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.

Ковалев, В. Г. Новый вид хищного двукрылого *Platypalpus caucasicus* sp. n. (Diptera, Empididae) с Северного Кавказа / В. Г. Ковалев // Энтомологическое обозрение. – 1967. – Т. 46, вып. 4. – 887-889.

Ковалев, В. Г. Двукрылые родов *Drapetis* Mg. и *Crossopalpus* Bigot (Diptera, Empididae) Европейской части СССР / В. Г. Ковалев // Энтомологическое обозрение. – 1972. – Т. 51, вып. 1. – С. 173-196.

Ковалев, В. Г. Новые сведения о видах группы *Platypalpus albiseta* (Diptera, Empididae) фауны СССР / В. Г. Ковалев // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1978. – Т. 2. – С. 47-54.

Ковалев, В. Г. Новый вид двукрылых семейства Empididae (Diptera) с северо-западного Кавказа / В. Г. Ковалев // Труды Всесоюзного энтомологического общества. – 1979. – Т. 61. – С. 197-199.

Конспект флоры Кавказа / отв. ред. А. Л. Тахтаджян. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2003. – Т. 1. – 203 с.

Конвенция о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 5 июня 1992 г.): [подписана РФ 13 июня 1992 г., принята Гос. Думой 20 янв. 1995 г.: по состоянию на 17 фев. 1995 г. №16 – ФЗ].

Конспект флоры Кавказа: в 3 т. / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 1 / ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. – СПб., 2003. – 204 с.

Конспект флоры Кавказа: в 3 т. / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 2 / ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. – СПб., 2006. – 467 с.

Конспект флоры Кавказа: в 3 т. / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 3 (1) / Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова, Г. Л. Кудряшова, И. В. Татанов. – СПб., 2009. – 469 с.

Косенко, И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья / И. С. Косенко. – М., 1970. – 613 с.

Красная книга Краснодарского края (Животные). Издание второе / отв. ред. А. С. Замотайлов. – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – 478 с.

Красная книга Республики Адыгея (животные). Издание второе / отв. ред. А. С. Замотайлов. – Майкоп, 2012. – 376 с.

Красная книга Республики Крым (животные) / отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга. – Симферополь, 2015. – 440 с.

Кривохатский, В. А. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Myrmeliontidae) / В. А. Кривохатский // Чтения памяти Н. А. Холодковского. – 1998. – Т. 51. – 92 с.

Кривохатский, В. А. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований на примере Палеарктической фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeliontidae) / В. А. Кривохатский, А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, вып. 3. – С. 557-578.

Кривошеина, М. Г. Роль водной среды в становлении отряда Двукрылых (Insecta: Diptera) / М. Г. Кривошеина // Russian Entomological Journal. – 2005. – V. 14, N. 1. – P. 29-40.

Кривошеина, Н. П. Определитель двукрылых насекомых подотряда Brachycera-Orthorrhapha по личинкам / Н. П. Кривошеина, М. Г. Кривошеина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 384 с.

Криштопа, А. Н. К познанию фауны мух-гиботид (Diptera, Nybotidae) Кавказского заповедника / А. Н. Криштопа // Материалы XIV Съезда Русского Энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 224.

Криштопа, А. Н. К познанию фауны Nybotidae (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.

Крыжановский, О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара / О. Л. Крыжановский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 237 с.

Кустов, С. Ю. Эколого-фаунистический обзор мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) Северо-Западного Кавказа: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09, 03.00.16 / Кустов Семен Юрьевич. – СПб, 2003. – 303 с.

Кустов, С. Ю. К фауне и экологии мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) урбанизированных территорий Северо-Западного Кавказа / С. Ю. Кустов // Энтомологическое обозрение. – 2003. – Т. 82, вып. 3. – С. 64-74.

Кустов, С. Ю. Зоогеографический анализ фауны мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) Северо-Западного Кавказа / С. Ю. Кустов // Энтомологическое обозрение. – 2006. – Т. 85, вып. 1. – С. 64-74.

Кустов, С. Ю. К вопросу охраны мух-журчалок (Syrphidae, Diptera), Северо-Западного Кавказа / С. Ю. Кустов // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, вып. 2. – С. 159-163.

Кустов, С. Ю. Зоогеографическая характеристика фауны мух из семейств Nybotidae и Empididae (Diptera) Кавказа / С. Ю. Кустов // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. – Краснодар, 2007. – С. 184-185.

Кустов, С. Ю. Новый вид толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi, 1909 рода *Empis* Linnaeus, 1758 (Diptera, Empididae) с Кавказа / С. Ю. Кустов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011а. – Т. 7, вып. 1. – С. 109-111.

Кустов, С. Ю. Об изменчивости вида *Empis (Leptempis) kubaniensis* Shamshev et 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: Кубанский государственный университет, 2011б. – С. 72-74.

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 а. – № 1. – С. 69-74.

Кустов, С. Ю. Фаунистический обзор мух-толкунчиков (Diptera, Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / С. Ю. Кустов // XIV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. – Санкт-Петербург, 2012б – С. 236.

Кустов, С. Ю. Анализ распространения мух семейства Empididae (Insecta, Diptera) мировой фауны / С. Ю. Кустов // Труды Русского энтомологического общества. – 2013а. – Т. 84, вып. 1. – С. 61-68.

Кустов, С.Ю. Зоогеография мух-толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi, 1909 (Diptera, Empididae) Палеарктики / С. Ю. Кустов // Труды Русского энтомологического общества. – 2013б. – Т. 84, вып. 1. – С. 69-75.

Кустов, С. Ю. Особенности ландшафтного распределения эмпидоидей (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) на Кавказе / С. Ю. Кустов // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. – Майкоп, 2013в. – С. 47-50.

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. – 2013г. – Т. 44, вып. 5. – С. 85-87.

Кустов, С. Ю. Кавказ: Европа или Азия? Биогеографический взгляд / С. Ю. Кустов // Наука Кубани. – 2015а. – Вып. 1. – С. 10-13.

Кустов, С. Ю. Предварительные данные об эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) заповедника

«Утриш» / С. Ю. Кустов // Охрана биоты в государственном природном заповеднике «Утриш». Научные труды. – 2015б. – Т. 3. – С. 202-210.

Кустов, С. Ю. К вопросу о времени возникновения фауны эмпидоидов (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / С. Ю. Кустов // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг. Сборник научных статей Международной научно-практической конференции. Майкоп, 2015в. – С. 51-54.

Кустов, С. Ю. Кавказ как центр видового разнообразия эмпидоидных двукрылых (Diptera: Empididae, Nybotidae, Atelestidae, Brachystomatidae) в Палеарктике / С. Ю. Кустов // Чтения памяти Н. А. Холодковского. – 2016а. – Т. 1, ч. 68. – 158 с.

Кустов, С. Ю. Трофические связи эмпидоидов (Diptera, Empidoidea: Nybotidae, Empididae, Atelestidae, Brachystomatidae) Кавказа / С. Ю. Кустов // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума с международным участием. – Краснодар: КубГУ, 2016б. – С. 141-146.

Кустов, С. Ю. Вопросы охраны эмпидоидных мух (Diptera: Empididae, Nybotidae, 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.

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: Кубанский государственный университет, 2009. – С. 44-45.

Кустов, С. Ю. Особенности распространения и экологии эмпидид 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, вып. 28. – С. 82-87.

Кустов, С. Ю. Новый вид толкунчиков рода *Rhamphomyia* Meigen, 1822 (Diptera: Empididae) с Кавказа / С. Ю. Кустов, В. В. Гладун // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012а. – Т. 2, вып. 8. – С. 353-355.

Кустов, С. Ю. Эмпис Анны – *Empis annae* Shamshev et Kustov, 2008: Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / С. Ю. Кустов, В. В. Гладун; ответств. ред. А. С. Замотайлов. – Майкоп, 2012б. – С. 206.

Кустов, С. Ю. К познанию фауны эмпидоидных двукрылых (Diptera: Nybotidae, Empididae) Крымского полуострова / С. Ю. Кустов, В. В. Гладун // X Всероссийский Диптерологический симпозиум: сборник материалов. – Краснодар, 2016. – С. 146-150.

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

Кустов, С. Ю. Два новых вида водных эмпидид 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.

Кустов, С. Ю. Платипальпус паллесценс – *Platypalpus pallescens* Kovalev, 1979: Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / С. Ю. Кустов, А. Н. Криштопа; ответств. ред. А.С. Замотайлов. – Майкоп, 2012. – С. 210.

Кустов, С.Ю. Филогеография мух-толкунчиков подрода *Xanthempis* Bezzi (Diptera, Empididae) / С. Ю. Кустов, И. В. Шамшев // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. Материалы международной научной конференции. – Санкт-Петербург, 2011а. – С. 84.

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. – 2011б. – Т. 7, вып. 2. – С. 241-251.

Кустов С. Ю. Эмпис кубанский – *Empis kubaniensis* Shamshev et Kustov, 2007: Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / С. Ю. Кустов, И. В. Шамшев; ответств. ред. А. С. Замотайлов. – Майкоп, 2012а. – С. 207.

Кустов С.Ю., Шамшев И.В. 2012 б. Ателестус пуликариус – *Atelestus pulicarius* (Fallen, 1816): Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / С. Ю. Кустов, И. В. Шамшев; ответств. ред. А. С. Замотайлов. – Майкоп, 2012б. – С. 209.

Кустов, С. Ю. Новые сведения по видам группы *Empis* (s. str.) *chiotera* Meigen (Diptera, Empididae) Кавказа / С. Ю. Кустов, И. В. Шамшев // Евразийский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 12, вып. 1. – С. 79-86.

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.

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.

Лавренко, Е. М. 1962. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки: Комаровские чтения / Е. М. Лавренко. – М.-Л.: АН СССР. – Вып. 15. – 169 с.

Литвинская, С. А. Атлас растений северо-западной части Большого Кавказа: Учебное пособие / С. А. Литвинская. – Краснодар, 2001. – 334 с.

Любвина, И.В. История изучения короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera) Среднего Поволжья и Самарской Луки / И. В. Любвина //

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т. 18, вып. 1. – С. 176–187.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук: пер. с англ. и фр. И. М. Кержнера. Второе, исправленное издание русского перевода. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 223 с.

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 межреспубликанской научно-практической конференции – Краснодар, 2011. – С. 89-90.

Михайличенко, Т. В. Хорологический анализ диптерофауны ландшафтного заказника «Камышанова Поляна» / Т. В. Михайличенко // Научный журнал КубГАУ. – 2014. – Т. 104, вып. 10. – С. 1-11.

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, вып. 5. – С. 94-111.

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.

Мурзаев, Э. М. Где же проводить географическую границу Европы и Азии? / Э. М. Мурзаев // Изв. АН СССР, Серия географическая – 1963. – № 4. – С. 111-119.

Нарчук, Э. П. Определитель семейств фауны двукрылых насекомых России и сопредельных стран / Э. П. Нарчук // Труды Зоологического института РАН. – 2003. – Т. 294. – С. 1-250.

Нестеренко, С. В. Эколого-фаунистический обзор мух-львинок (Diptera, Stratiomyidae) Северо-Западного Кавказа: и Крыма: дис. ... канд.

биол. наук: 03.02.05 / Нестеренко Станислав Владимирович. – СПб, 2014. 202 с.

Нестеренко, С. В. Эколого-фаунистический обзор мух-львинок (Diptera, Stratiomyidae) Северо-Западного Кавказа: и Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Нестеренко Станислав Владимирович. – СПб, 2014. 24 с.

О ведении Красной книги Краснодарского края и внесении изменений в Постановление главы администрации Краснодарского края от 26 июля 2001 г. № 670 «О Красной книге Краснодарского края»: [постановление главы администрации Краснодарского края от 09 сент. 2005 г. № 843].

О животном мире: [федер. закон: принят Гос. Думой 22 мар. 1995 г.: по состоянию на 24 апр. 1995 г. №52 – ФЗ].

О животном мире на территории Краснодарского края: [закон Краснодарского края от 2 дек. 2004 г. № 802-КЗ].

О Красной книге Краснодарского края: [постановление главы администрации Краснодарского края от 26.07.2001 г. № 670. Приложение [1–2]].

Об особо охраняемых природных территориях: [федер. закон: принят Гос. Думой 15 фев. 1995 г.: по состоянию на 14 мар. 1995 г. №33 – ФЗ].

Об особо охраняемых территориях Краснодарского края: [закон Краснодарского края от 29 мар. 2005 г. № 846 – КЗ].

Об охране окружающей среды: [федер. закон: принят Гос. Думой 20 дек. 2001 г.: по состоянию на 10 янв. 2002 г. №7 – ФЗ].

Об охране окружающей среды на территории Краснодарского края: [закон Краснодарского края от 31 дек. 2003 г. № 657-КЗ].

Об утверждении Перечня таксонов животных, растений и грибов, занесенных в Красную книгу Краснодарского края (животные), Перечня таксонов животных, растений и грибов, исключенных из Красной книги Краснодарского края (животные) и Перечня таксонов животных, растений и грибов, требующих особого внимания к их состоянию в природной среде

Краснодарского края (животные)»: [постановление главы администрации Краснодарского края от 08 сент. 2006 г. № 783. 2 с. Приложение 1. 40 с. Приложение 2. 5 с. Приложение 3. 17 с.].

Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Погонин, С. В. К фауне и фенологии семейства Empididae (Diptera) Окского заповедника / С. В. Погонин, И. В. Шамшев // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Рязань: Голос Губернии. – 2008. – С. 247-249.

Полтавский, А. Н. Фаунистические рефугиумы региональной энтомофауны в степной зоне Юга Европейской части России // Заповедное дело России. – 2003. – № 2. – С. 340-342.

Полтавский, А. Н. Энтомологические рефугиумы в ландшафтных системах земледелия / А. Н. Полтавский, К. С. Артохин, А. Н. Шмараева. – Ростов-на-Дону, 2005. – 212 с.

Полтавский, А. Н. Энтомологические рефугиумы и их значение при ведении Красной книги Ростовской области / А. Н. Полтавский, К. С. Артохин. – Ростов-на-Дону, 2012. – 183 с.

Попов, С. В. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Часть 1. Поздний эоцен-ранний миоцен. / С. В. Попов, М. А. Ахметьева, А. В. Лопатин, Э. М. Бугрова, Е. К. Сычевская, И. Г. Щерба, А. С. Андреева-Григорович, Н. И. Запорожец, И. А. Николаева, М. Л. Копп. – Москва, 2009. – 194 с.

Плотников, И. С. Зоогеографический анализ дрозофилид (Diptera, Drosophilidae) Палеарктики с описанием программы кластеризации провинциальных фаун / И. С. Плотников, В. С. Сидоренко, В. А. Кривохатский // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, вып. 1. – С. 102-119.

Портениер, Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа / Н. Н. Портениер // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, вып. 6. – С. 76-84.

Прокаев, В. И. Еще раз о границе между Европой и Азией в связи с вопросом о крупных единицах физико-географической характеристики / В. И. Прокаев // Известия Всесоюзного географического общества. – 1960. – Т. 92, вып. 4. – С. 361-365.

Рихтер, В. А. Хищные мухи-ктыри (Diptera, Asilidae) Кавказа / В. А. Рихтер. – Л.: Наука, 1968.– 285 с.

Семенов-Тянь-Шанский, А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. / А. П. Семенов-Тянь-Шанский. – М.-Л., 1936.– 16 с.

Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов: [утверждена приказом МПР России № 323 от 6 апр. 2004 г.].

Танфильев, Г. И. География России. Рельеф Европейской России и Кавказа / Г. И. Танфильев. – Одесса: государственное издательство Украины, 1922. – 343 с.

Усачев, Д. А. Новые юрские Asilomorpha (Diptera) с Каратау / Д. А. Усачев // Энтомологическое обозрение. – 1968. – Т. 47. – С. 617-628.

Фасулати, К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. – М., 1971.– 386 с.

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.

Шамшев, И. В. Семейство Empididae: определитель насекомых Дальнего Востока России / И. В. Шамшев; под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 2001а. – Т. 6. Двукрылые и блохи. – Ч. 2. – С. 296-346.

Шамшев, И. В. Семейство Nybotidae: определитель насекомых Дальнего Востока России / И. В. Шамшев; под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 2001б. – Т. 6. Двукрылые и блохи. – Ч. 2. – С. 258-286.

Шамшев, И. В. Семейство Atelestidae: определитель насекомых Дальнего Востока России / И. В. Шамшев; под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 2001в. – Т. 6. Двукрылые и блохи. – Ч. 2. – С. 150-151.

Шамшев, И. В. Двукрылые надсемейства Empidoidea (кроме Dolichopodidae) фауны России / И. В. Шамшев // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума (с международным участием). – Краснодар: КубГУ, 2016а. – С. 326-330.

Шамшев, И. В. Морфология прегенитальных сегментов Empidoidea (Diptera) фауны России / И. В. Шамшев // Материалы X Всероссийского Диптерологического симпозиума (с международным участием). – Краснодар: КубГУ, 2016б. – С. 330-338.

Шамшев, И. В. Список видов семейств Nybotidae и Empididae (Diptera) Кавказа / И. В. Шамшев, С. Ю. Кустов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 221–230.

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.

Шамшев, И. В. Новый вид рода *Euthyneura* Macquart, 1836 (Diptera: Nybotidae) с Кавказа / И. В. Шамшев, С. Ю. Кустов // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012а. – Т. 8, вып. 2. – С. 353-355.

Шамшев, И. В. Итеафила кавказская – *Iteaphila caucasica* Shamshev et Sinclair, 2009: Красная книга республики Адыгея (часть 2 животные) / И. В. Шамшев, С. Ю. Кустов; ответств. ред. А. С. Замотайлов. – Майкоп, 2012б. – С. 208.

Шамшев, И. В. Два новых вида мух-толкунчиков *Empis* (s. str.) (Diptera, Empididae) из Краснодарского края России / И. В. Шамшев, С. Ю. Кустов // Энтомологическое обозрение. – 2014. – Т. 92, вып. 2. – С. 469-473.

Шамшев, И. В. Эмпис апикалис *Empis apicalis* Loew, 1865: Красная книга Краснодарского края (часть 2 животные) / И. В. Шамшев, Г. В. Попов (авторский псевдоним С. Ю. Кустова); науч. ред. А. С. Замотайлов (издание второе). Краснодар, 2007. – С. 230-231.

Шифферс, Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья / Е. В. Шифферс. – М., 1953. – 399 с.

Штакельберг, А. А. Отряд Diptera – Двукрылые: Определитель насекомых Европейской части СССР / А. А. Штакельберг; под ред. Г. Я. Бей-Биенко. – Л., 1969. – Двукрылые, блохи. Первая часть. – С. 7-55.

Щуров, В. И. О некоторых редких видах насекомых (Insecta) Таманской степи и проблемы их охраны / В. И. Щуров, А. С. Замотайлов, С. Ю. Кустов // Экологические проблемы Таманского полуострова. Краснодар: Кубанский государственный университет, 2004. – С. 193-208.

Щуров, В. И. Опыт разработки регионального списка охраняемых видов насекомых на примере Краснодарского края и Республики Адыгея / В. И. Щуров, А. С. Замотайлов // Чтения памяти Н. А. Холодковского. – 2006. – Вып. 59. – 215 с.

Ярошенко, В. А. Жуки-листоеды естественных и антропогенных экосистем Северного Кавказа: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.09 / Ярошенко Вячеслав Андреевич. – М., 1994. 375 с.

Barták, M. The Czechoslovak species of *Rhamphomyia* (Diptera, Empididae), with description of a new species from Central Europe / M. Barták // Acta Universitatis Carolinae Biologica. – 1982. – V. 1982. – P. 381-461.

Barták, M. Revision of the *Rhamphomyia* (*Megacyttarus*) *poissoni*-group (Diptera, Empididae), including the description of two new species / M. Barták // *Studia Dipterologica*. – 2004. – V. 11, N. 1. – P. 245-254.

Barták, M. Two new European species of *Rhamphomyia* subgenus *Amydroneura* (Diptera: Empididae) / M. Barták // *Entomologica Fennica*. – 2006. – V. 8. – P. 359-365.

Barták, M. Three new West Palaearctic species of *Rhamphomyia* subgenus *Lundstroemiella* (Diptera, Empididae) / M. Barták // *Biologia, Bratislava*. – 2006a. – V. 61, N. 5. – P. 503-508.

Barták, M. Catalogue of the Palaearctic species of the *Rhamphomyia* subgenus *Lundstroemiella* (Diptera: Empididae), with new distribution records / M. Barták // *Acta Zoologica Universitatis Comenianae*. – 2007. V. 47, N. 2. – P. 101-104.

Barták, M. Five new European species of the *Rhamphomyia* (s. str.) *albosegmentata* group (Diptera: Empididae) / M. Barták // *Revue Suisse De Zoologie*. – 2007a. – V. 114. – P. 417-435.

Barták, M. Empididae (Diptera) from the Caucasus, with descriptions of seven new species / M. Barták, O. Syrovátka / *Acta Entomologica Bohemoslovaca*. – 1983. – V. 80. – P. 215-226.

Barták, M. Faunistics of the *Rhamphomyia* species of Switzerland (Diptera, Empididae) / M. Barták, P. L. Th. Beuk, B. Merz // *Mitteilungen Der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft Bulletin De La Societe Entomologique Suisse*. – 1997. – V. 70. – P. 335-344.

Barták, M. A new species of *Rhamphomyia* (sensu stricto) Meigen (Diptera, Empididae) from southern Anatolia, Turkey / M. Barták, M. C. Çiftçi, A. Hasbenli // *Entomological News*. – 2007. – V. 118, N. 2. – P. 143-147.

Barták, M. Revision of *Rhamphomyia* species (Diptera, Empididae) described by J. W. Zetterstedt / M. Barták, R. Danielson // *Acta Zoologica Universitatis Comenianae*. – 2007a. – V. 47, N. 2. – P. 105-114.

Barták, M. Four new West Palearctic species of *Rhamphomyia* (s. str.) Meigen (Diptera, Empididae) / M. Barták, S. Kubík // *Revue Suisse de Zoologie*. – 2008. – V. 115, N. 1. – P. 25-36.

Barták, M. New peculiar eastern Palaearctic *Rhamphomyia* (Diptera: Empididae) / M. Barták, S. Kubík // *Entomological News*. – 2008a. – V. 119, N. 4. – P. 338-344.

Barták, M. Two new east palaeartic *Rhamphomyia* (*Pararhamphomyia*) (Diptera: Empididae) / M. Barták, S. Kubík // *Entomological News*. – 2009. – V. 120, N. 1. – P. 76-86.

Barták, M. *Rhamphomyia* (Diptera: Empididae) from Israel / M. Barták, S. Kubík // *Annals Of The Entomological Society Of America*. – 2009a. – V. 102, N. 3. – P. 396-405.

Barták, M. A new species of the genus *Trichina* (Diptera: Hybotidae) with a key to European species / M. Barták, S. Kubík // *Biologia*. – 2009b. – V. 64, N. 5. – P. 947-950.

Barták, M. Three new European species of the *Rhamphomyia* (s. str.) *melania* group (Diptera: Empididae) / M. Barták, S. Kubík // *Revue Suisse De Zoologie*. – 2010. – V. 117, N. 1. – P. 89-100.

Barták, M. A review of the Palaearctic species of *Rhamphomyia* subgenus *Holoclera* (Diptera: Empididae) with description of 5 new species / M. Barták, S. Kubík // *Revue suisse de Zoologie*. – 2012. – Vol. 119, N. 3. – P. 385-407.

Barták, M. Species of *Bicellaria* Macquart (Diptera: Hybotidae) of Europe, with descriptions of four new species / M. Barták, S. Kubík // *Zootaxa*. – 2013 – V. 3647, N. 2. – P. 251-278.

Barták, M. Species of *Bicellaria* (Diptera: Hybotidae) from Asia / M. Barták, A. Plant, S. Kubík // *Zootaxa*. – 2012a. – V. 3710, N. 3. – P. 233-256.

Barták, M. Three new species of European *Platypalpus* (Diptera, Hybotidae) / M. Barták, S. Kubík // *ZooKeys*. – 2015. – V. 470. – P. 145-155.

Barták, M. Palaearctic species of *Rhamphomyia* (*Pararhamphomyia*) *anfractuosa* group (Diptera, Empididae) / M. Barták, S. Kubík // *ZooKeys*. – 2015a. – V. 514. – P. 111-127.

Barták, M. New species of *Rhamphomyia* (Diptera: Empididae) from Turkey with a key to species of the Middle East and adjacent territories / M. Barták, S. Kubík, H. S. Civelek, O. Dursun // *Zootaxa*. – 2014. – V. 3815, N. 1. – P. 68-78.

Başak, Öz. New records of aquatic Empididae (Insecta, Diptera) from Turkey / Öz. Başak // *Review of Hydrobiology*. – 2010. – V. 3, N. 1. – P. 65-71.

Becker, Th. Altes und Neues aus der Schweiz / Th. Becker // *Wiener entomologische Zeitung*. – 1889. – V. 8. – P. 73-84.

Becker, Th. Altes und Neues aus Tirol und Salzburg / Th. Becker // *Wiener entomologische Zeitung*. – 1890. – V. 9. – P. 65-70.

Bezzi, M. I Ditteri del Trentino, saggio di un elenco delle specie di Ditteri osservati nel Trentino / M. Bezzi // *Atti della Società Veneto-Tridentina di Scienze Naturali*. – 1892. – V. 2, N. 1 (1). – P. 209-272.

Bezzi, M. Contribuzioni alla Fauna Ditterologica Italiana. II. Ditteri delle Marche e degli Abruzzi. A. Osservazioni ed aggiunte alla prima parte / M. Bezzi // *Bullettino della Società entomologica italiana*. – 1899. – V. 30. – P. 121-164.

Bezzi, M. Einige neue palaarktische *Empis*-Arten / M. Bezzi // *Deutsche entomologische Zeitschrift (Beiheft)*. – 1909. – P. 85-103.

Brullé, A. Expédition scientifique de Morée / A. Brullé // *Insectes*. – 1832. – V. 3, N. 1. – P. 64-395.

Brindle, A. Taxonomic notes on the larvae of British Diptera. N. 28. The larva and pupa of *Hydromia stagnalis* (Haliday) (Empididae) / A. Brindle // *Entomologist*. – 1973. – V. 106, N. 1326. – P. 249.

Chandler, P. J. Diptera / P. J. Chandler // *Middle-Thames Naturalist*. – 1972. – 3 p. (reprint).

Chandler, P. *Anthalia beatricella* sp. n. and two other additions to the British list of Oedaleini (Diptera, Empididae) / P. Chandler // *Dipterists Digest*. – 1992. – V. 12. – P. 16-22.

Chvála, M. A new species of the genus *Tachydromia* Meigen from Europe (Diptera: Empididae) / M. Chvála // Beiträge zur Entomologie. – 1996. – V. 15, N. 1965. – P. 787-790.

Chvála, M. Revision of Palaearctic species of the genus *Tachydromia* Meig. (= *Tachista* Loew) (Diptera, Empididae) / M. Chvála // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. –1970a. – V. 38, N. 1969. – P. 415-524.

Chvála, M. Descriptions of nine new species of Palaearctic *Chersodromia* Walk. (Diptera, Empididae), with notes on the genus / M. Chvála // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1970b. – V. 67. – P. 384-407.

Chvála, M. Redescriptions of *Hilara* species described by G. Strobl from Spain (Diptera, Empididae) / M. Chvála // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1971. – V. 68, N. 5 – P. 322-340.

Chvála, M. The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. II. General Part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae / M. Chvála // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1975. – V. 3. – P. 1-336.

Chvála, M. Swarming, mating and feeding habits in Empididae (Diptera), and their significance in evolution of the family / M. Chvála // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1976. – V. 73. – P. 353-366.

Chvála, M. Revision of the *Empis rustica* Fall, species-group of the subgenus *Leptempis* Coll. in Europe, with the description of a new species (Diptera, Empididae) / M. Chvála // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1977. – V. 74, N. 1. – P. 41-55.

Chvála, M. Revision of Palaearctic species of the genus *Chersodromia* Walk. (Diptera, Empididae) / M. Chvála // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. –1978. – V. 39, N. 1977. – P. 55-138.

Chvála, M. Swarming rituals in two *Empis* and one *Bicellaria* species (Diptera, Empididae) / M. Chvála // Acta entomologica bohemoslovaca. – 1980. – V. 77. – P. 1-15.

Chvála, M. Revision of Central European species of the genus *Oedalea* (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Acta entomologica bohemoslovaca*. – 1981. – V. 78. – P. 122-139.

Chvála, M. The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. II. General Part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae / M. Chvála // *Fauna entomologica scandinavica*. – 1983. – V. 12. – P. 1-279.

Chvála, M. Nomenclatorial and taxonomic notes on Palaearctic Empididae and Hybotidae (Diptera) / M. Chvála // *Acta entomologica bohemoslovaca*. – 1985. – V. 82. – P. 386-392.

Chvála, M. Monograph of northern and central European species of *Platypalpus* (Diptera, Hybotidae), with data on the occurrence in Czechoslovakia / M. Chvála // *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*. – 1989a. – V. 32, N. 1988. – P. 209-376.

Chvála M. Atelestidae / M.Chvála // *Catalogue of Palaearctic Diptera*. 6. Therevidae – Empididae / Eds. A.Soos & L. Papp. – Amsterdam: Elsevier Science Publishing and Budapest: Akademiai Kiado, 1989b. – P. 169–170.

Chvala, M. The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. III. Genus *Empis* / M. Chvala // *Fauna entomologica scandinavica*. – 1994. – V. 29. – P. 1–187.

Chvála, M. Classification and phylogeny of European *Empis* subgenus *Xanthempis* Bezzi (Diptera, Empididae) / M. Chvála // *Studia dipterologica*. – 1996a. – V. 3. N. 1. – P. 3-18.

Chvála, M. A taxonomic revision of the *Hilara maura*-group (Diptera: Empididae) in Europe / M. Chvála // *Systematic Entomology*. – 1997a. – V. 21, N. 1996. – P. 265-294.

Chvála, M. A revision of the European species of the *Hilara chorica* complex (Diptera, Empididae), with new synonymy and description of a new species / M. Chvála // *Studia dipterologica*. – 1997b. – V. 4, N. 1. – P. 99-113.

Chvála, M. Eleven New Synonymies in European Species of *Hilara* (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Biologica*. – 1997c. – V. 41. – P. 293-322.

Chvála, M. A revision of the European species of the *Hilara flavipes*-group (Diptera, Empididae), with new synonymies and description of a new species / M. Chvála // *Studia dipterologica*. – 1998. – V. 4, N. 2. – P. 463-472.

Chvála, M. Revision of Palearctic species of the *Empis* subgenus *Polyblepharis* (Diptera: Empididae), with descriptions of fourteen new species / M. Chvála // *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*. – 1999a. – V. 42, N. 1998. – P. 113-225.

Chvála, M. Redescription, biology and distribution of *Hilara splendida* Straka (Diptera: Empididae), and notes on holoptism in the genus / M. Chvála // *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*. – 1999b. – V. 43. – P. 211-220.

Chvála, M. Epigamic behaviour of *Hilara clavipes* and *H. cilipes* (Diptera: Empididae), an example of premating ethological isolation in mixed swarms / M. Chvála // *Dipterologica bohemoslovaca*. – 1999c. – V. 9 – P. 31-35.

Chvála, M. Five new synonymies in western Palearctic *Hilara* species (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Biologica*. – 2000. – V. 44. – P. 237-242.

Chvála, M. Revision of the Palearctic species of the *Hilara abdominalis*-group (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. – 2001. – V. 45. – P. 199-230.

Chvála, M. Circumpolar distribution of Holarctic *Hilara* species (Diptera: Empididae) with respect to the Fennoscandian fauna / M. Chvála // *Biologica*. – 2001a. – V. 45. – P. 25-30.

Chvála, M. Revision of European species of the *Hilara "quadrivittata"* group (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. – 2002. – V. 46. – P. 229-276.

Chvála, M. The *Hilara* species described by L. Oldenberg, with description of a new species from Lapland (Diptera: Empididae) / M. Chvála // *Entomologica Fennica*. – 2002a. – V. 13. – P. 65-78.

Chvála, M. The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. IV Genus *Hilara* / M. Chvála // *Fauna entomologica scandinavica*. – 2005. – V. 40. – P. 1-233.

Chvála, M. Monograph of the genus *Hilara* Meigen (Diptera: Empididae) of the Mediterranean region / M. Chvála // *Studia dipterologica*. – 2008. – V. 15, N. 2008. – P. 1-138.

Chvála, M. Revision of European species of the *Empis* (s. str.) *pennipes* group of species (Diptera: Empididae), with descriptions of five new species from the Mediterranean and the Caucasus / M. Chvála // *Studia dipterologica*. – 2012. – V. 18, N. 2011. – P. 173–193.

Chvála M. Fauna Europaea: Diptera, Empididae, Hybotidae. Fauna Europaea. – Version 2.6.2. – 2013. Available from: [http:// www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org) (accessed 25 December 2014).

Chvála M. Hybotidae. / M. Chvála, V. G. Kovalev // *Catalogue of Palaearctic Diptera. 6. Therevidae – Empididae* / Eds. A. Soos & L. Papp. – Amsterdam: Elsevier Science Publishing and Budapest: Akademiai Kiado, 1989. – P. 174–227.

Chvála M., Syrovatka O. A new species of *Empis* s. str. (Diptera, Empididae) from Czechoslovakia / M. Chvála, O. Syrovatka // *Biologica*. – 1989. – V. 31, N. 1. – P. 349-354.

Chvála M. Empididae / M. Chvála, R. Wagner // *Catalogue of Palaearctic Diptera. 6. Therevidae – Empididae* / Eds. A. Soos & L. Papp. – Amsterdam: Elsevier Science Publishing and Budapest: Akademiai Kiado, 1989. – P. 228–336.

Chvála, M. The *Hilara* species (Diptera, Empididae) of Switzerland, with respect to the fauna of the Alps and other central European mountains / M. Chvála, B. Merz // *Revue Suisse De Zoologie*. – 2009. – V. 116, N. 3-4. – P. 509-633.

Çiftçi, M. C. Two new species of *Empis* (Diptera: Empididae) from Turkey / M. C. Çiftçi, A. Hasbenli, D. Canpolat // *Zootaxa*. – 2012. – V. 3408. – P. 47–53.

Collin, J. E. Notes on the Empididae (Diptera) with additions and corrections to the British List / J. E. Collin // *The Entomologist's monthly Magazine*. – 1926. – V. 62. – P. 146-159, 185-190, 213-219, 231-237.

Collin, J. E. Notes on the Empididae (Diptera) with additions and corrections to the British List / J. E. Collin // The Entomologist's monthly Magazine. – 1927. – V. 63. – P. 20-29, 61-67, 93-98.

Collin, J. E. A new Palaearctic species of *Chersodromia* with very short wings (Diptera, Empididae) / J. E. Collin // Proceedings of the Royal entomological Society of London (B). – 1950. – V. 19. – P. 78-79.

Collin, J. E. Some Empididae from Palestine / J. E. Collin // Annals & Magazine of Natural History, Ser. – 1960. – V. 13, N. 2. – P. 385–420.

Collin J. E. 1961. Empididae / J. E. Collin // British Flies. Cambridge. – 1961. – V. 6. – 782 p.

Collins, K. P. Phylogenetic relationships and placement of the Empidoidea (Diptera: Brachycera) based on 28S rDNA and EF-1alpha sequences / K. P. Collins, B. M. Wiegmann // Insect Systematics and Evolution. – 2002. – V. 33. – P. 421-444.

Costa, A. Frammenti di Entomologia Napolitana. Articolo 1. Nuovo specie di Ditteri / A. Costa // Annali scientifici. Giornale di scienze fisiche, matematiche, agricoltura. – 1854. – V. 1. – P. 69-91.

Cumming, J. M. *Electrophorella*, a new genus of parathalassiine flies from Baltic amber, with a cladistic analysis of the Microphorinae + Dolichopodidae lineage (Diptera: Empidoidea) / J. M. Cumming, S. E. Brooks // Studia dipterologica. – 2002. – V. 9. – P. 41-54.

Cumming, J. M. A new phylogenetic classification of the Empidoidea (Diptera: Eremoneura) / J. M. Cumming, B. J. Sinclair // Abstracts of XXI International Congress of Entomology. Brazil, Iguassu Falls. – 2002. – V. 2. – P. 924.

Delettre, Y. R. Space heterogeneity, space use and short-range dispersal in Diptera: A case study / Y. R. Delettre, P. Tréhen, P. Grootaert // Landscape Ecology. – 1992. – V. 6, N. 3. – P. 175-181.

Delettre, Y. R. Local biodiversity and multi-habitat use in empidoid flies (Insecta: Diptera, Empidoidea) / Y. R. Delettre, N. Morvan, P. Tréhen, P. Grootaert // Biodiversity and Conservation. – 1998. – V. 7. – P. 9-25.

Daugeron, C. Monophyly of the subgenus *Leptempis*, and description of seven new species of the *Empis (Leptempis) rustica*-group (Diptera: Empididae) / C. Daugeron // European Journal of Entomology. – 1999. – V. 96. – P. 439-449.

Daugeron, C. The subgenus *Xanthempis*: new species and taxonomical data (Diptera: Empididae) / C. Daugeron // Annales de la Societe Entomologique de France (N.S.). – 2000. – V. 36, N. 4. – P. 371-388.

Downes, J. A. New or little known feeding habits in Empididae (Diptera) / J. A. Downes, S. M. Smith // Canadian Entomologist. – 1969. – V. 101. – P. 404-408.

Dzhambazov, B. Beobachtungen zum Blütenbesuch von Fliegen der Überfamilie Empidoidea (Hybotidae, Empididae) / B. Dzhambazov, I. Teneva // Studia dipterologica. – 2000. – V. 7, N. 2. – S. 553-557.

Dzhambazov, B. Die Bedeutung von *Empis (Leptempis) meridionalis* Meigen (Diptera, Empididae) als Bestäuber / B. Dzhambazov, I. Teneva // Studia dipterologica. – 2002. – V. 9, N. 1. – S. 165-170.

Egger, J. Dipterologische Beiträge / J. Egger // Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. – 1860. – V. 10. – S. 339-358.

Engel, E. O. Empididae. In Lindner, E. / E. O. Engel // Die Fliegen der palaearktischen Region. – 1939-1946. – V. 4, N. 4. – S. 1-399.

Fabricius, J. C. Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. / J. C. Fabricius. – Hafniae (= Copenhagen), 1794. – V. 4. – 1-472 p.

Fabricius, J. C. Supplementum entomologiae systematicae / J. C. Fabricius. – Hafniae (= Copenhagen), 1798. – 572 p.

Fallen, C.F. Empidiae Sveciae / C. F. Fallen. – Lundae (= Lund), 1815. – P. 1-16.

Fallen, C.F. Empidiae Sveciae / C. F. Fallen. – Lundae (= Lund), 1816. – P. 17-34.

Fallen, C.F. Empidiae Sveciae / C. F. Fallen. – Lundae (= Lund), 1826. – P. 1-16.

Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O.Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // Molecular Marine Biology and Biotechnology. – 1994. – N. 3. P. 294–297.

Frey, R. Mitteilungen über finnländische Dipteren / R. Frey // Acta Societatis pro Fauna et Flora fennica. – 1909. – V. 31, N. 9. – S. 1-23.

Frey, R. Übersicht der paläarktischen Arten der Gattung *Platypalpus* Macq. (= *Coryneta* Meig.). (Dipt. Empididae) / R. Frey // Notulae entomologicae. – 1943. – V. 23 – S. 1-19.

Frey, R. Neue paläarktische *Rhamphomyia*-Arten nebst Bestimmungstabelle der *Rhamphomyia*-Subgenera / R. Frey // Notulae entomologicae. – 1950. – V. 29, N. 1949. – S. 91-119.

Frey, R. Neue paläarktische *Rhamphomyia*-Arten. V. Übersicht über die mit der Gattung *Rhamphomyia* Meig. verwandten paläarktischen Empididen-Gattungen / R. Frey // Notulae entomologicae. – 1953. – V. 33. – S. 72-81.

Frey, R. Empididae / R. Frey // Die Fliegen der palaearktischen Region. Lindner E. (ed.). – 1954-1956. – V. 4, N. 4. – S. 400-639.

Grimaldi, D. Evolution of the Insects / D. Grimaldi, M. S. Engel. – Cambridge: University Press, 2005. – 763 p.

Griffiths, G.C.D. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen / G. C. D. Griffiths. – The Hague. – 1972. – 340 p. (Series Entomologica. – V. 8).

Grichanov, I.Ya. An illustrated synopsis and keys to afrotropical genera of the epifamily Dolichopodoidae (Diptera: Empidoidea). // Priamus Supplement, Ankara. – 2011. – Vol. 24. – 98 p.

Grichanov I.Ya. New data on the distribution of predatory Dolichopodidae (Diptera) in the North-West Caucasus / I.Ya. Grichanov, B.I. Volfov, S.Yu. Kustov – Вестник защиты растений. – 2006. – №4 – С. 3-16.

Goot, van der V. The Dutch species of the dance fly genus *Hilara* (Diptera: Empididae) / van der V. Goot, van B. Aartsen, M. Chvála // Nederlandse Faunistische Mededelingen. – 2000. – V. 12. – P. 121-149.

Grootaert, P. Description of a new *Platypalpus* species related to *P. pictitarsis* (Becker, 1902) (Diptera Empidoidea Hybotidae) from western Europa / P. Grootaert // Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie. – 1987. – V. 123. – P. 187-193.

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. – V. 8, N. 1. – P. 161-163.

Grootaert, P. A new *Chersodromia* Walker (Diptera: Hybotidae) from shore of the Sea of Azov (Russia) / P. Grootaert, I. V. Shamshev // Zootaxa. – 2010. – V. 2645. – P. 64-68.

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 // Miscellaeneous papers. – 2012. – N. 156. Web Page of the Cesa: <http://www.cesa-tr.org/> Printed in Yüzüncü Yil University: 1-9.

Grootaert, P. Flowers as hunting ground for *Platypalpus vegrandis* Frey, 1943 (Diptera, Hybotidae, Tachydromiinae) / P. Grootaert, I. V. Shamshev, I. Van de Velde // Bulletin de la Société royale belge d'entomologie. – 2012. – V. 147, N. 2011. – P. 239-240.

Hamm, A. H. The epigamic behaviour and courtship of three species of Empididae / A. H. Hamm // The Entomologist's monthly Magazine. – 1933. – V. 69. – P. 113-117.

Haliday, A. H. Catalogue of Diptera occurring about Holywood in Downshire / A. H. Haliday // Entomological Magazine. – 1833. – V. 1. – P. 147-180.

Horvat, B. Aquatic dance flies of the subfamily Hemerodromiinae (Diptera: Empididae) in Yugoslavia / B. Horvat // Scopolia. – 1990. – V. 20. – P. 1-27.

Horvat, B. Taxonomical notes and descriptions of the new *Chelifera* Macquart species (Diptera: Empididae) / B. Horvat // Scopolia. – 2002. – V. 48. – P. 1-28.

Ivković, M. A new species of *Wiedemannia* (Diptera: Empididae: Clinocerinae) from Balkan Peninsula / M. Ivković, A. Plant, B. Horvat // Zootaxa. – 2012. – V. 3478. – P. 581-585.

Ivković, M. Croatian aquatic dance flies (Diptera: Empididae: Clinocerinae and Hemerodromiinae): species diversity, distribution and relationship to surrounding countries / M. Ivković, R. Gračan, B. Horvat // Zootaxa. – 2013a. – V. 3686, N. 2. – P. 255-276.

Ivković, M. Aquatic dance flies fauna (Diptera, Empididae: Clinocerinae and Hemerodromiinae) of Montenegro / M. Ivković, Z. Mihaljević, M. Miliša, A. Previšić // Natura Croatica. – 2013b. – V. 22. – P. 243-52.

Ivković, M. Aquatic Empididae (Diptera: Hemerodromiinae and Clinocerinae) of the Sierra Nevada, Spain, with the description of five new species / M. Ivković, C. Zamora-Muñoz, M. Sainz-Bariáin, B. J. Sinclair // Zootaxa. – 2014. – V. 3786, N. 5. – P. 541-556.

Joost, W. *Hemerodromia illiesi* sp. n. aus Georgien (UdSSR) (Diptera, Empididae) / W. Joost // Reichenbachia. – 1980. – V. 18. – S. 81-84.

Joost, W. Beitrag zur Kenntnis der Hemerodromiinae des Kaukasus (I) (Diptera, Empididae) / W. Joost // Reichenbachia. – 1981a. – V. 19. – S. 183-191.

Joost, W. *Dolichocephala monae* sp. n. aus Armenien (UdSSR) (Diptera, Empididae) / W. Joost // Reichenbachia. – 1981b. – V. 19. – S. 193-195.

Kazerani, F. New data on *Empis* Linnaeus (Diptera: Empididae) from Iran, with description of a new species of the subgenus *Lissemis* Bezzi / F. Kazerani, S. Khaghaninia, A. A. Talebi, I. Shamshev // Zootaxa. – 2014. – V. 3884, N. 2. – P. 185-193.

Knutson, L. V. Pupae of Empididae in pupal cocoons of Rhyacophilidae and Glossosomatidae (Diptera – Trichoptera) / L. V. Knutson, O. S. Flint // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 1971. – V. 73. – P. 314-320.

Knutson, L. V. Do dance flies feed on caddisflies? – further evidence (Diptera: Empididae; Trichoptera) / L. V. Knutson, O. S. Flint // Proceedings of the Entomological Society of Washington. – 1979. – V. 81. – P. 32-33.

Konstantinov, A. S. Insect biodiversity in the Palearctic Region Chapter 7 / A. S. Konstantinov, B. A. Korotyaev, M. G. Volkovitsh // Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition / Footitt R., Adler P. Eds – Chichester: Blackwell Publishing, 2009. – P. 107-162.

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.

Kustov, S. Yu. The Empidoidea (Diptera) of the Utrish Nature Reserve, Russia / S. Yu. Kustov, I. Ya. Grichanov, A. A. Getman // Halteres. – 2016. – V. 7. – P. 46-63.

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. – V. 22, N. 1. – P. 71-73.

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. – V. 317, N. 1. – P. 45-53.

Kustov, S. Yu. Two new species of the genus *Empis nigripes*-group (Diptera, Empididae, *Empis* s. str.) from the North-West Caucasus / S. Yu. Kustov, I. V. Shamshev // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2014. – V. 318, N. 2. – P. 177-183.

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. – V. 317, N. 2. – P. 185-194.

Kustov, S. Yu. Six new species of the *Platypalpus pallidiventris-cursitans* group (Diptera: Hybotidae) from the Caucasus / S. Yu. Kustov, I. V. Shamshev, P. Grootaert // Zootaxa. – 2014. – V. 3779, N. 5. – P. 529–539.

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. – V. 3973, N. 3. – P. 451-473.

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.

Kustov, S. Yu. New data on the genus *Wiedemannia* Zetterstedt (Diptera: Empididae) from the Caucasus with description of four new species / S. Yu. Kustov, D. A. Zhrebilo // Zootaxa. – 2015. – V. 4032, N. 4. – P. 351-369.

Lefebvre, V. Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France / V. Lefebvre, C. Fontaine, C. Villemant, C. Daugeron // Biology Letters. – 2014. – V. 10. – P. 1-4.

Li, Z. New species of *Hybos* Meigen from Northwest China (Diptera: Empidoidea, Hybotinae) / Z. Li, N. Wang, D. Yang // Zootaxa. – 2014. – V. 3786, N. 2. – P. 166–180.

Linnaeus, C. Systema Naturae per régna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Edn. 10 / C. Linnaeus. – 1758. –Holmiae. – V. 1. – 824 p.

Linnaeus, C. 1761. *Fauna Svecica sistens animalia sveciae regni*. Edn. 2 (revised) / C. Linnaeus. – Stockholmiae, 1761. – 578 p.

Loew, H. Ueber einige bei Varna gefangene Dipteren / H. Loew // Wiener entomologische Monatschrift –1862. – V. 6. – S. 161-175.

Loew, H. Über die schlesischen Arten der Gattungen *Tachypeza* Meig. (*Tachypeza*, *Tachista*, *Dysaletria*) und *Microphorus* Macq. (*Trichina* und *Microphorus* / H. Loew // Zeitschrift für Entomologie. – 1864. – V. 14 (1860). – S. 1-50.

Loew, H. Über einige bei Kutais in Imeretien gefangene Dipteren / H. Loew // Berliner Entomologische Zeitschrift. – 1865. – V. 9. – S. 234-242.

Loew, H. Ueber diejenigen mit *Empis chioptera* Meig. verwandten Arten, welche dunkle Schwinger haben / H. Loew // Berliner Entomologische Zeitschrift. – 1867. – V. 11. – S. 25-62.

Loew, H. Nachträgliches über den Verwandtschaftskreis von *Empis albicans* / H. Loew // Berliner Entomologische Zeitschrift. – 1868. – V. 12. – S. 338.

Loew, H. Beschreibungen europäischen Dipteren/ H. Loew // von Johann Wilhelm Meigen. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insecten. – 1873. – Theil 10, suppl. 4. – 320 ss.

Loew, H. *Diptera nova a Hug. Theod. Christopho collecta* / H. Loew // Zeitschrift für die Gesammten Naturwissenschaften Halle. – 1874. – V. 43, № 9. – S. 413-420.

Lundbeck, W. A new species of *Hilara* / W. Lundbeck // Videnskabelige Meddelelserfra Dansk naturhistorisk Forening. – 1913. – V. 64. – P. 325-327.

Macquart, J. Insectes Dipteres du nord de la France. Platypezines, Dolichopodes, Empides, Hybotides / J. Macquart // Mémoires de la Société des Sciences, de l'Agriculture et des Arts de Lille. – 1827. – P. 1-159.

Macquart, J. Description d'un nouveau genre d'Insectes Diptères / J. Macquart // Annales de la Societe entomologique de France. – 1936. – V. 5. – P. 517-520.

McAlpine J. F. Morphology and terminology – adults / J. F. McAlpine // Manual of Nearctic Diptera / Coords J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth, D. M. Wood. Ottawa: Ontario, 1981. – V. 1. – Monograph 27. – P. 9-63.

Meigen, J. W. Klassifikation und Beschreibung der europäischen zweiflügeligen Insecten (Diptera Linn.) / J. W. Meigen – Braunschweig, 1804. – V. 1, N.1. – P. 1-152, N. 2. – S. 153-314.

Meigen, J. W. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten / J. W. Meigen. – Hamm. – 1820-1838. – V. 2 [1820]. – x+365 p., V. 3 [1822]. – x+416 p., V. 4 [1824]. – xii+428 p., V. 6 [1830]. – iv+401 p., V. 7 [1838]: xii+434 p.

Meijere, de J. C. H. Ueber zwei neue holländische Empididen (Dipt.) / J. C. H. Meijere de // Tijdschrift voor Entomologie. – 1935. – V. 28. – S. 126–128.

Mik, J. Beschreibung neuer Dipteren. I. Eilf neue europäische *Clinocera*-Arten / J. Mik // Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. – 1880. – V. 30. – S. 347-358.

Mik, J. Dipterologische Mittheilungen, II. V. Die Gattung *Clinocera* Meig. / J. Mik // Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. – 1881. – V. 31. – S. 320-327, 330.

Mik, J. Eine neue, aus den Beskiden stammende Art der alten Gattung *Clinocera* Meig / J. Mik // Wiener Entomologische Zeitung. – 1889. – V. 8. – S. 71-72, 150-152.

Miller, D. Material for a Monograph of the Diptera fauna of New Zealand: Pt. III – Family Empididae / D. Miller // Transactions of the New Zealand Institute. – 1923. – V. 54. – P. 437-464.

Moulton, J. K. Evolution and phylogenetic utility of cad (rudimentary) among Mesozoic-aged eremoneuran Diptera (Insecta) / J. K. Moulton, B. M. Wiegmann // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2003. – V. 31. – P. 363-378.

Müller, O. F. Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum character es, nomina, et synonyma imprimis popularium / O. F. Müller. – Hafniae (= Copenhagen), 1776. – XXXII. – 282 p.

Nagy, Z. T. Using DNA barcodes for assessing diversity in the family Hybotidae (Diptera, Empidoidea) / Z. T. Nagy, G. Sonet, J. Mortelmans, C. Vandewynkel, P. Grootaert // ZooKeys. – 2013. – V. 365. P. 263–278 (<http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.365.6070>).

Niesiołowski, S. Empididae aquatica wodne wujkowate (Insecta: Diptera) / S. Niesiołowski // Fauna Poloniae. – 1992. – V. 14. – P. 1-128.

Nowicki, M. Beschreibung neuer Dipteren / M. Nowicki. – Brünn, 1868. – 100 s.

Oldenberg, L. Einige europäische Empididen / L. Oldenberg // Annales historiconaturales musei nationalis hungarici. – 1910. – V. 8. – S. 344-352.

Oldenberg, L. Beiträge zur Kenntnis der paldarktischen Rhamphomyien (Dipt.) / L. Oldenberg // Konowia. – 1927. – V. 6, N. 1. – S. 1-29.

Panzer, G. W. F. Faunae insectorum germanicae initia oder Deutschlands Insekten / G. W. F. Panzer – Nürnberg, 1806. – V. 103. – 24 s.

Pape, T. Order DIPTERA Linneaus, 1758 / T. Pape, V. Blagoderov, M.V. Mostovski // Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness / Ed. Z.-Q. Zhang . – Zootaxa. – 2011. V. 3148. – P. 222–229.

Papp, L. A new genus and three new species of Hybotidae with new records of the Hungarian Empidoidea (Diptera) / L. Papp, M. Földvári // Acta zoologica academiae scientiarum hungaricae. – 2001. – V. 47, N. 4. – P. 349-361.

Plant, A. R. Higher taxon diversity, abundance and community structure of Empididae, Hybotidae and Brachystomatidae (Diptera: Empidoidea) in tropical forests – results of mass-sampling in Thailand / A. R. Plant, C. Surin, R. Saokhod, W. Srisuka // Studia dipterologica. – 2011. – V. 18, N. 1/2. – P. 121-149.

Plant, A. R. Phenology of Empididae and Hybotidae (Diptera) in Great Britan / A. R. Plant // Dipterists Digest. – 2003. – V. 10. – P. 13-30.

Plant, A. R. The genus *Hybos* Meigen (Diptera: Empidoidea: Hybotidae) in Thailand / A. R. Plant // *Zootaxa*. – 2013. – V. 3690, N. 1. – P. 1-98.

Preston-Mafham, K. G. Courtship and mating in *Empis* (*Xanthempis*) *trigramma* Meig., *E. tessellata* F. and *E. (Polyblepharis) opaca* F. (Diptera: Empididae) and the possible implication of «cheating» behaviours / K. G. Preston-Mafham // *Journal of Zoology* – 1999. – V. 247. – P. 239-246.

Rondani, C. Dipterologiae Italicae prodromus. Vol. 1. Genera Italica ordinis dipterorum ordinatum disposita et distincta et in familias et stirpes aggregate / C. Rondani. – Parma, 1856. – 228 p.

Roser, C. von. Erster Nachtrag zu dem in Jahre 1834 bekannt gemachten Verzeichnisse in Württemberg vorkommender zweiflügliger Insekten / C. von Roser // *Correspondenzblatt des württembergischen landwirtschaftliche Versicherung in Stuttgart, (N. S.)*. – 1840. V. 1, N. 1. – S. 49-64.

Sadowski, J. A. The evolution of empty gifts in a dance fly, *Empis snoddyi* (Diptera: Empididae): bigger isn't always better / J. A. Sadowski, A. J. Moore, E. D. Brodie // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1999. – V. 45. – P. 161-166.

Shoumatoff, N. The Alps: Europe's Mountain Heart / N. Shoumatoff. – Michigan: University of Michigan Press, 2001. – 320 p.

Schweiger, H. Die Bedeutung Kleinasies als Evolutionszentrum / H. Schweiger // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. – 1966. – V. 13. – S. 473-495.

Shamshev, I. V. New species of the genus *Tachydromia* Mg. (Diptera: Hybotidae) from Palaearctic Region: 1. *terricola*- and *interrupta*-groups / I. V. Shamshev // *The International Journal of Dipterological Research*. – 1993. – V. 4, N. 3. – P. 105-122.

Shamshev, I. V. New species of the genus *Tachydromia* Meigen (Diptera: Hybotidae) from Palaearctic Region: 2. *connexa*-group / I. V. Shamshev // *The International Journal of Dipterological Research*. – 1994. – V. 5, N. 1. – P. 3-9.

Shamshev, I. V. Revision of the genus *Empis* Linnaeus (Diptera: Empididae) from Russia and neighboring lands. I. Subgenus *Xanthempis* Bezzi / I. V.

Shamshev // The International Journal of Dipterological Research. 1998. – V. 9, N. 2. – P. 127-170.

Shamshev, I. V. New records of empidoids (Diptera, Empidoidea) from eastern Europe / I. V. Shamshev // The International Journal of Dipterological Research. – 1999. – V. 10, N. 1. – P. 51-52.

Shamshev, I. V. Two new species of the *Empis* subgenus *Euempis* Frey (Diptera: Empididae) from the Caucasus / I. V. Shamshev // The International Journal of Dipterological Research. – 2001. – V. 17, N. 4. – P. 231-264.

Shamshev, I. V. Descriptions of three new species of the *Empis* subgenus *Polyblepharis* (Diptera: Empididae) from the Ukraine and Middle Asia / I. V. Shamshev // The International Journal of Dipterological Research. – 2003. – V. 14, N. 1. – P. 19-27.

Shamshev, I. V. Revision of the genus *Empis* Linnaeus (Diptera, Empididae) from Russia and neighboring lands. III. Descriptions of threeteen new species of the subgenus *Polyblepharis* Bezzi / I. V. Shamshev // The International Journal of Dipterological Research. – 2006. – V. 9, N. 2. – P. 127-170.

Shamshev, I. V. New and little known Middle Asiatic species of the genus *Tachydromia* Meigen (Diptera: Hybotidae) / I. V. Shamshev, M. Chvála // Acta Universitatis Carolinae. Biologica. – 2001. – V. 45. – P. 243-256.

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. – V. 3936, N. 4. – P. 451-484.

Shamshev, I. V. New data on the genus *Hybos* (Diptera: Hybotidae) from the Russian Far East, with description of a new species / I. V. Shamshev, P. Grootaert, D. Yang // Russian Entomological Journal. – 2013. – V. 22. – P. 141-144.

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. – V. 14, N. 2. – P. 377-384.

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. – V. 88, N. 9. – P. 1115-1126.

Shamshev, I. V. Two new species of the *Empis* subgenus *Lissemphis* (Diptera: Empididae) from the Caucasus / I. V. Shamshev, S. Yu. Kustov // Zootaxa. – 2013. – V. 3637, N. 1. – P. 74-78.

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. Potstam, 2014. – P. 320.

Shamshev, I. V. Revision of the *Iteaphila setosa* group (Diptera: Empididae) / I. V. Shamshev, B. J. Sinclair // European Journal of Entomology. – 2009. – V. 106. – P. 441-450.

Sinclair, B. J. Morphology and terminology of Diptera male terminalia / B. J. Sinclair // Contributions to a Manual of Palae-arctic Diptera. General and Applied Dipterology. Budapest: Science Herald, 2000. – V. 1. – P. 53-74.

Sinclair, B. J. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera) / B. J. Sinclair, J. M. Cumming // Zootaxa. – 2006. – V. 1180. – P. 1-172.

Sinclair, B. J. Review of Clinocerinae (Diptera: Empididae) from the Caucasus with description of three new species / B. J. Sinclair, I. V. Shamshev // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2014. – V. 318, N. 1. – P. 40–47.

Smith, K. G. V. The Empididae of Southern Africa (Diptera) / K. G. V. Smith // Annals of the Natal Museum. – 1969. – V. 19. – P. 1-347.

Schmitt, T. Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems / T. Schmitt // Frontiers in Zoology. – 2009. – V. 6. – P. 1-10.

Straka, V. Description of new European species of the genus *Hilara* Meigen (Diptera, Empididae) / V. Straka // Annotationes zoologicae et botanicae Bratislava. – 1976. – V. 116. – P. 1-36.

Straka, V. Die Tagesdynamik von vier Fliegenarten der Familie Tanzenfliegen (Diptera, Empididae) / V. Straka // Entomologické Problémy. – 1979. – V. 15. – S. 139-149.

Straka, V. Description of a new *Hilara* species (Diptera, Empididae) from the Caucasus / V. Straka, J. Obuch // Annotationes zoologicae et botanicae. – 1985. – P. 165: 1-3.

Strobl, G. Die österreichischen Arten der Gattung *Hilara* Meig. (Mit Berücksichtigung der Arten Deutschlands und der Schweiz) / G. Strobl // Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. – 1892a. – V. 42. – S. 85-182.

Strobl, G. Beiträge zur Dipterenfauna des österreichischen Littorale / G. Strobl // Wiener entomologische Zeitung. – 1892b. – V. 12. – S. 29-42.

Strobl, G. Die Dipteren von Steiermark. I. / G. Strobl // Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark. – 1893. – V. 29, N. 1892. – S. 1-199.

Strobl, G. Spanische Dipteren, III. Theil / G. Strobl // Wiener Entomologische Zeitung. – 1899. – V. 18. – S. 12-83.

Strobl, G. Die Dipteren von Steiermark. II / G. Strobl // Nachtrag. Mitt. Naturw. Ver. Steierm. – 1910. – V. 46, N. 1909. – S. 45-292.

Stuckenberg, B. R. Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum / B. R. Stuckenberg // Studia dipterologica. – 1999. – V. 6. – P. 33-48.

Svensson, B. G. Sex-role reversed courtship behaviour, sexual dimorphism and nuptial gift in the dance fly, *Empis borealis* (L.) / B. G. Svensson, E. Petersen // Annales Zoologici Fennici. – 1987. – V. 24. – P. 323-334.

Syrovátka, O. Revision of H. Loew's and T. Becker's Types of *Empis* s. str. species (Diptera, Empididae) in the Berlin and St Petersburg Museums / O. Syrovátka // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. – 1991. – V. 67. – P. 225-278.

Syrovátka, O. Revision of G. Strobl's types of *Empis* s.str, species (Diptera, Empididae). Part II / O. Syrovátka // Acta universitatis carolinae, Biologica. – 2000. – V. 44. – P. 195-236.

Townes, H. A light-weight malaise trap / H. Townes // Entomological News. – 1972. – Vol. 83. – P. 239-247.

Trehan, P. Contribution à une étude d'intérêt phylogénétique chez les Diptères Empididae: recherches morphologiques, écologiques et éthologiques chez les espèces à larves édaphiques / P. Trehan // These l' Université de Rennes (C). – 1971. – N. 44. – 280 p.

Tuomikoski, R. Zur Kenntnis der palaarktischen Arten der Gattung *Bicellaria* Macq. (Dipt., Empididae) / R. Tuomikoski // Annales entomologici fennici. – 1955. – V. 21. – S. 65-77.

Urlich, H. How recent are the Empidoidea of Baltic amber? / H. Urlich // Studia dipterologica. – 2003. – V. 10, N. 1. – P. 321-327.

Vaillant, F. Un Empidide destructeur de Simulies / F. Vaillant // Bulletin de la Société zoologique de France. – 1952. – V. 76, N. 1951. – P. 371-379.

Vaillant, F. *Hemerodromia seguyi*, nouvel Empidide d'Algérie destructeur de Simulies / F. Vaillant // Hydrobiologia. – 1953. – V. 5. – P. 180-188.

Vaillant, F. La répartition des *Wiedemannia* dans les cours d'eau et leur utilisation comme indicateurs de zones écologiques (Diptera, Empididae) / F. Vaillant // Annales de Limnologie. – 1967. – V. 3. – P. 267-293.

Verrall, G. H. On the species of *Empis* allied to *E. stercorea* Linn, including one new species to science / G. H. Verrall // The Entomologist's monthly Magazine. – 1872. – V. 8. – P. 281-284.

Wagner, R. Long-term studies on aquatic Dance Flies (Diptera, Empididae) 1983-1993: Distribution and size-pattern along the stream, abundance changes between years and the influence of environmental factors on the community / R. Wagner, O. Gathmann // Archiv Fur Hydrobiologie. – 1996. – V. 137, N. 3. – P. 385-410.

Walker, F. *Insecta Britannica. Diptera* / F.Walker. – London: Reeve and Benham, 1851. – V. 1. – 313 pp.

Walker, F. List of Diptera collected in Egypt and Arabia by J.K. Lord, Esq.: with descriptions of the species new to science / F. Walker // *The Entomologist*. – 1871. – V. 5. – P. 256-263, 271-275 and 339-346.

Wang, N. Species of the genus *Hybos* Meigen from Tibet, China (Diptera: Empidoidea, Hybotinae) / N. Wang, D. Yang // *Transactions of the American Entomological Society*. – 2014. – V. 140. – P. 101-118.

Yang, D. *Diptera Empididae: Hemerodromiinae, Hybotinae* / D. Yang, C. Yang // *Fauna Sinica, Insecta*. – 2004. – V. 34. – P. 1-335.

Yang, D. *World Catalog of Empididae (Insecta: Diptera)* / D. Yang, K. Zhang, G. Yao, J. Zhang. – China, Beijing: Agricultural University Press, 2007. – 599 p.

Zetterstedt, J. W. *Dipterologis Scandinaviae. Sect. 3: Diptera* / J. W. Zetterstedt. / *Insecta Lapponica. Lipsiae (= Leipzig)*, 1838. – P. 477-868.

Zetterstedt, J. W. *Diptera Scandinaviae. Disposita et descripta. Lundae*, 1842-1859. – V. 1 (1842). – P. 1-440; V. 8 (1849) – P. 2935-3366; V. 13 (1859) – P. 4943-6190.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А. Аннотированный список эмпидоидов (Diptera: Empididae, Hybotidae Atelestidae и Brachystomatidae) Кавказа

Представленный список основан на анализе упоминаний в литературе, многолетних авторских сборах, материалах фондовых коллекций.

Объем семейств, подсемейств и родов в основном принят по Б. Синклеру и Дж. Каммингу (Sinclair, Cumming, 2006). После видовых названий указаны источник описания (переописания) и те публикации, в которых отмечено обнаружение этих видов на Кавказе. Сведения по глобальному распространению видов приведены по Каталогу Atelestidae, Hybotidae и Empididae Палеарктики (Chvála, Kovalev, 1989; Chvála, Wagner, 1989; Chvála, 1989b), ресурсу Fauna Europaea (Chvála, 2013) и мировому каталогу эмпидид (Yang, Zhang, 2007).

Биогеографические провинции указаны в соответствии со схемой биогеографического районирования Палеарктики А.Ф. Емельянова (1974). Распространение кавказских эмпидоидов по биогеографическим провинциям Палеарктики использовалось для построения матрицы распространения видов и последующим хорологическим анализом группы.

Семейство **EMPIDIDAE** Latreille, 1809

Подсемейство **Empidinae** Schiner, 1862

Триба **Hilarini** Collin, 1961

Род **Hilara** Meigen, 1822

Hilara allogastra Chvála, 2001

Strobl, 1892a: 172 (as *H. heterogastra*); Chvála, 2001: 208; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Бабичев, Кустов, 2013а: 35; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Центральная и Южная Европа (Австрия, Болгария, Чехия, Польша, Франция, Германия, Италия, Словакия, Словения, Швейцария) и Кавказ (Россия: Краснодарский край; Грузия: Казбек).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5.

Hilara anglodanica Lundbeck, 1913

Lundbeck, 1913: 68; Chvála, 2005a: 164; Бабичев, Кустов, 2013а: 35; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Европа: Бельгия, Великобритания, Чехия, Дания, Франция, Германия, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды; Кавказ (Россия: Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Hilara angustifrons Strobl, 1892

Strobl, 1892a: 132; Chvála, 2005a: 166; Бабичев, Кустов, 2013а: 36; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Европа: Германия, Бельгия, Дания, Великобритания, Австрия, Франция, Чехия. Россия: Краснодарский край, Республика Адыгея.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4.

Hilara arkhyziensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013

Kustov et al., 2013: 185; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara azauensis Straka, 1979

Straka, 1979: 4; Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 233; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara bartáki Straka, 1979

Straka, 1979: 6; Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 233; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara brevistyla Collin, 1927

Collin, 1927: 635; Chvála, 2005а: 179; Бабичев, Кустов, 2013а: 36; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Польша, Словакия, Сардиния, Швеция, Швейцария, Нидерланды. Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, V-4.

Hilara brevivittata Macquart, 1827

Collin, 1961: 600; Chvála, 2005а: 134; Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 234; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 112.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Чехия, Франция, Германия, Норвегия, Польша, Словакия, Швейцария, Нидерланды. Кавказ: Россия (Краснодарский край, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Hilara canescens Zetterstedt, 1849

Zetterstedt, 1849: 3014, Chvála, 2005а: 64; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 113.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Норвегия, Польша, Швеция,

Швейцария, Нидерланды, север и северо-запад России. Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, VII-1.

Hilara caucasica Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013

Kustov et al., 2013: 188; Бабичев, Кустов, 2013б: 22; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 113.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara cilipes Meigen, 1822

Strobl, 1892a: 171; Chvála, 2005a: 60; Бабичев, Кустов, 2013а: 36; Кустов, 2016а: 113.

Распространение. Европа: Австрия, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Словакия, Румыния, Швейцария, Нидерланды. Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1

Hilara clavipes (Harris, 1776)

Strobl, 1892a: 169 (as *H. spinimana* var. *spinigera*); Collin, 1961: 655 (as *H. matrona*); Chvála, 2005a: 58; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, Wagner, 1989: 235; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 113.

Распространение. Европа: Австрия, Бельгия, Англия, Дания, Чехия, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, север и северо-западная части европейской России; Кавказ: Азербайджан (Каладжик).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, VII-1, VIII-13.

Hilara clypeata Meigen, 1822

Meigen, 1822: 4; Chvála, 2005a: 213; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, Wagner, 1989: 235; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 113.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Дания, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Литва, Польша, Словакия, Словения, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, северо-западная, центральная и южная части европейской России; Кавказ: Россия (Карачаево-Черкессия: Теберда).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, VII-1, VII-2.

Hilara discalis Chvála, 1997

Chvála, 1997a: 289; Chvála, 2005a: 213; Бабичев, Кустов, 2013а: 36; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 114.

Распространение. Европа: Чехия, Дания, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Hilara dzhantuganensis Straka et Obuch, 1985

Straka, Obuch, 1985: 1; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016: 114а.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara galactoptera Strobl, 1910

Strobl, 1910: 69 (*Hilara pseudosatrix* var. *galactoptera*); Chvála, 2005a: 99; Бабичев, Кустов, 2013а: 36; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 114.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Венгрия, Чехия, Франция, Германия, Ирландия, Словакия, Словения, Швейцария; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1.

Hilara gallica (Meigen, 1804)

Meigen, 1804: 222; Chvála, 2005a: 53; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, Wagner, 1989: 238; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016a: 114.

Распространение. Австрия, Англия, Дания, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, север, северо-запад и юг европейской России; Кавказ: Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2

Hilara hybrida Collin, 1961

Collin, 1961: 575; Chvála, 2005a: 200; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016a: 114.

Распространение. Австрия, Англия, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, северо-запад европейской России; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4.

Hilara hystricoides Straka, 1979

Straka, 1979: 1; Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 239; Chvála, 2002: 247; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016a: 114.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария); Азербайджан (Карачай).

Биогеографические провинции: III-4, VIII-13.

Hilara lurida (Fallén, 1816)

Fallén 1816: 22; Collin, 1961: 625, Chvála, 2005a: 154; Бабичев, Кустов, 2013б: 21; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Албания, Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, север, северо-запад и юг европейской России; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Hilara mauroides Chvála, 1996

Chvála, 1996b: 292; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara pseguashae Kustov, Shamshev et Grootaert, 2013

Kustov et al., 2013: 191; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Hilara splendida Straka, 1976

Straka, 1976: 24; Chvála, 1999b: 212; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, Wagner, 1989: 246; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Распространение. Австрия, Чехия, Германия, Венгрия, Румыния, Словакия, Швейцария; Кавказ: Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1.

Hilara thoracica Macquart, 1827

Macquart, 1827: 115; Chvála, 2005a: 85; Бабичев, Кустов, 2013а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Европа: Албания, Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, север, северо-запад и юг европейской России; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, V-4, VII-1.

Hilara woodiella Chvála, 1999

Chvála, 1999b: 136; Бабичев, Кустов, 2013б: 22; Кустов, 2016а: 115.

Распространение. Европа: Бельгия, Нидерланды; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-4.

Триба **Empidini** Collin, 1961

Род **Empis** Linnaeus, 1758

Подрод **Euempis** Frey, 1953

Empis basalis Loew, 1873

Loew, 1873: 223; Frey, 1954: 411; Chvála, Wagner, 1989: 250; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Россия (Дагестан).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis calcarata Bezzi, 1899

Bezzi, 1899: 131; Гладун, 2013: 39; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Европа: Италия; Кавказ: Россия (Краснодарский край: Северский, Анапский, Апшеронский р-оны, г. Краснодар).

Биогеографические провинции: III-4, V-4, VII-2.

Empis pleurica (Collin, 1960)

Collin, 1960: 401; Гладун, 2013: 39; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Передняя Азия: Иордания, Турция; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: V-5, VII-2.

Empis sericans Brullé, 1832

Brullé, 1832: 298; Гладун, 2013: 39; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Европа: Болгария, Германия, Греция, Венгрия, Румыния, Сицилия, Словакия, Испания, Нидерланды; Кавказ: Россия (Республика Адыгея, Краснодарский край); Азия: Турция.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1.

Empis sevanensis Shamshev, 2001

Shamshev, 2001:157; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Армения (Севан).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis shushaensis Shamshev, 2001

Shamshev, 2001:161; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Азербайджан (Шуша).

Биогеографические провинции: VIII-13.

Empis tessellata Fabricius, 1794

Fabricius, 1794: 405; Loew, 1865: 239; Chvála, Wagner, 1989: 253; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 116.

Распространение. Европа: Австрия, Бельгия, Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Литва, Норвегия, Польша, Португалия, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина, Россия: центр, север, северо-запад Европейской части; Кавказ: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея), Грузия (Кутаиси); Азия: Турция, Россия (северный и юго-Восточный Алтай), Япония; Северная Африка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-8, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VII-2, VII-4.

Подрод ***Pachymeria*** Stephens, 1829

Empis contigua (Loew, 1864)

Engel, 1946: 324; Chvála, Wagner, 1989: 253; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 117.

Распространение. Европа: Греция; Кавказ: Россия (Дагестан); Азия: Турция.

Биогеографические провинции: III-4, V-5.

Empis femorata Fabricius, 1798

Fabricius, 1798: 568; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 117.

Распространение: в Европе: Австрия, Бельгия, Великобритания, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Словакия, Нидерланды; Кавказ: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1.

Empis mediterranea (Loew, 1864)

Engel, 1946: 327; Chvála, Wagner, 1989: 253; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 117.

Распространение. Европа: Греция, Испания; Кавказ: Россия (Дагестан); Азия: Турция, Ливан.

Биогеографические провинции: III-4, V-4, V-5.

Empis obscuripes (Loew, 1873)

Loew, 1873: 218; Engel, 1946: 328; Chvála, Wagner, 1989: 253; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 117.

Распространение. Россия (Дагестан); Турция.

Биогеографические провинции: III-4, V-5.

Empis ptilocnemis (Loew, 1873)

Loew, 1873: 222; Engel, 1946: 329; Chvála, Wagner, 1989: 254; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 117.

Распространение. Россия (Дагестан, Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis subclavata (Loew, 1873)

Engel, 1946: 329; Chvála, Wagner, 1989: 254; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Европа: Греция; Россия (Дагестан).

Биогеографические провинции: III-4, V-5.

Подрод ***Polyblepharis*** Bezzi, 1909

Empis albicans Meigen, 1822

Meigen, 1822: 20; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Европа: Германия, Венгрия, Словакия, Россия (Краснодарский край, Ростовская область).

Биогеографические провинции: III-2, VII-1, VII-2.

Empis azerbaijanica Shamshev, 2006

Shamshev, 2006: 231; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Азербайджан

Биогеографические провинции: VIII-13.

Empis candidata Loew, 1873

Loew, 1873: 226; Engel, 1943: 307; Chvála, Wagner, 1989: 255; Chvála, 1999: 145;

Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Россия (Дагестан).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis crassa Nowicki, 1868

Nowicki, 1868: 82; Barták, Syrovátka, 1983: 219; Chvála, Wagner, 1989: 255;

Chvála, 1999: 148; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов,

Гладун, 2009: 44; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Европа: Австрия, Болгария, Польша, Словакия, Швейцария;

Кавказ: Россия (Республика Адыгея, Краснодарский край, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария); Грузия (Лагодехи).

Биогеографические провинции: III-2, III-4.

Empis eumera Loew, 1868

Loew, 1868: 388; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Европа: Россия (Волгоградская и Ростовская области, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Empis haemi Loew, 1862

Loew, 1862: 168; Гладун, 2013: 39; Кустов, 2016а: 118.

Распространение. Болгария, Греция; Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: V-5, VII-2.

Empis skufini Shamshev, 2003

Shamshev, 2003: 22; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Россия (Крым, Ростовская область, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Empis talyshensis Shamshev, 2006

Shamshev, 2006: 249; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Азербайджан

Биогеографические провинции: VIII-13.

Empis zachardai Chvála, 1999

Chvála, 1999: 219; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод ***Kritempis*** Collin, 1926

Empis livida Linnaeus, 1758

Linnaeus, 1758: 604; Chvála, 1994: 45; Гладун, 2013: 39; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Европа: Австрия, Бельгия, Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина, Россия: центр, север, северо-запад Европейской части; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Подрод *Leptempis* Collin, 1926

Empis afipsiensis Shamshev et Kustov, 2007

Shamshev, Kustov, 2008: 378; Кустов, Шамшев, 2011б: 243; Кустов, 2012а: 69; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Грузия, Армения.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis apicalis Loew, 1865

Loew, 1865: 237; Городков, Ковалев, 1969: 640; Chvála, Wagner, 1989: 259; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Шамшев, Кустов, 2007: 230; Кустов, Шамшев, 2011б: 243; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 119.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия (Кутаиси).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis confusa Loew, 1865

Loew, 1865: 238; Кустов, Шамшев, 2011б: 244; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение: Европа: Австрия, Болгария, Чехия, европейская часть Турции, Франция, Греция, Венгрия, Италия, Словакия, Испания, Швейцария; Кавказ: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1.

Empis grisea Fallén, 1816

Fallén, 1816: 22; Chvála, 1994: 67; Гладун, Кустов, 2011: 257; Кустов, Шамшев, 2011б: 246; Кустов, 2012а: 69; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Европа: Австрия, Великобритания, Болгария, Чехия, Дания, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5.

Empis grootaerti Gladun et Kustov, 2011

Гладун, Кустов, 2011: 255; Кустов, Шамшев, 2011б: 246; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis euxinus Kustov et Shamshev, 2011

Кустов, Шамшев, 2011б: 244; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Абхазия, Турция.

Биогеографические провинции: III-4, V-5.

Empis kubaniensis Shamshev et Kustov, 2007

Shamshev, Kustov, 2008: 378; Кустов, 2011б: 72; 2012а: 69; Кустов, Шамшев, 2011б: 246; 2012а: 207; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Абхазия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis nagalevskii Kustov et Shamshev, 2011

Кустов, Шамшев, 2011б: 247; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Абхазия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis tatyanae Kustov et Shamshev, 2011

Кустов, Шамшев, 2011б: 248; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Азербайджан.

Биогеографические провинции: III-4, VIII-13.

***Empis yaroshenkoi* Shamshev et Kustov, 2007**

Shamshev, Kustov, 2007: 381; Кустов, Шамшев, 2011б: 248; Кустов, 2012а: 69; Кустов, 2016а: 120.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Абхазия.

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод ***Anacrostichus* Bezzi, 1909**

***Anacrostichus* sp. 1.**

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод ***Empis* Linnaeus, 1758**

***Empis abagoensis* Kustov et Shamshev, 2013**

Кустов, Шамшев, 2013: 80; Кустов, 2016а: 121.

Распространение. Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis aceronti* Chvála, 2012**

Chvála, 2012: 186; Кустов, Шамшев, 2014: 173; Кустов, 2016а: 121.

Распространение. Грузия (Казбеги).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis acinerea* Chvála, 1985**

Chvála, 1985: 389 (новое название для *E. cinerea* Zetterstedt, 1855, nec Fabricius, 1775 и Müller, 1776); Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 73; Кустов, Шамшев, 2014: 173; Кустов, 2016а: 121.

Распространение. Европа: Швеция, Норвегия, Дания, Голландия, Швейцария, Германия, Словакия, северо-запад России; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4.

***Empis aestiva* Loew, 1867**

Loew, 1867: 54; Barták, Syrovátka, 1983: 219; Chvála, Wagner, 1989: 262; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 73; Кустов, Шамшев, 2013: 80; Кустов, 2016а: 121.

Распространение. Европа: Австрия, Азорские острова, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, север, центр и юг Европейской части России; Кавказ: Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-1, V-4, VII-1.

***Empis albopilosa* de Meijere, 1935**

De Meijere, 1935: 126; Chvála, 1994: 84; Kustov, Shamshev, 2013: 46; Кустов, 2016а: 121.

Распространение. Европа: Чехия, Германия, Швейцария, Нидерланды; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4.

***Empis arkhyziensis* Kustov et Shamshev, 2013**

Kustov, Shamshev, 2013: 46; Кустов, Шамшев, 2014: 174; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis batumiensis* Kustov et Shamshev, 2014**

Кустов, Шамшев, 2014: 174; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Грузия (Батуми).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis brendae Chvála, 2012

Chvála, 2012: 183; Кустов, Шамшев, 2014: 176; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis caucasidecora Chvála, 2012

Chvála, 2012: 178; Кустов, Шамшев, 2014: 176; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Республика Адыгея); Южная Осетия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis caucasimontanus Kustov et Shamshev, 2014

Кустов, Шамшев, 2014: 176; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis caucasipennipes Kustov et Shamshev, 2014

Кустов, Шамшев, 2014: 177; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis cherkessica Kustov et Shamshev, 2013

Kustov, Shamshev, 2013: 47; Кустов, Шамшев, 2014: 183; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкесская).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis consobrina Syrovátka, 1983

Barták, Syrovátka, 1983: 216; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 72, Кустов, Шамшев, 2014б: 182; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария); Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis daronicola Çiftçi, 2012

Çiftçi et al., 2012: 50; Chvála, 2012: 188; Кустов, Шамшев, 2014: 178; Кустов, 2016а: 122.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкесския); Грузия, Турция.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis genualis Strobl, 1893

Strobl, 1893:39;

Barták, Syrovátka, 1983: 219; Chvála, Wagner, 1989: 265; Chvála, 1994: 93; Syrovátka, 2000: 196; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 73, Кустов, Шамшев, 2014 б: 183; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Европа: Хорватия, Чехия, Франция, Венгрия, Италия, Словакия, Словения, Швейцария, Голландия; Кавказ: Азербайджан (Каладжик).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, VII-4, VIII-13.

Empis gladuni Shamshev et Kustov, 2014

Шамшев, Кустов, 2014: 469; Кустов, Шамшев, 2014: 178; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis hamatophalus Kustov et Mikhaylichenko, 2013

Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 71; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, Шамшев, 2014: 179; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия); Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis hilariformis Kustov et Shamshev, 2014

Kustov, Shamshev, 2014: 178; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis hirta Loew, 1865

Loew, 1865: 240; Chvála, Wagner, 1989: 266; Syrovátka, 1991: 254; Шамшев, Кустов, 2006: 226; Кустов и др., 2009: 124; Kustov, Mikhaylichenko, 2013: 73; Кустов, Шамшев, 2014: 179; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis kamyschanovensis Kustov et Shamshev, 2013

Кустов, Шамшев, 2013: 82; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis ladae Kustov et Shamshev, 2014

Кустов, Шамшев, 2014: 179; Кустов, 2016а: 123.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis longiphallus Kustov et Shamshev, 2014

Кустов, Шамшев, 2014: 182; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis mezikhi Shamshev et Kustov, 2014

Шамшев, Кустов, 2014: 471; Кустов, Шамшев, 2014: 182; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis ovchinnikovae Kustov et Shamshev, 2014

Kustov, Shamshev, 2014: 181; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis pseudochioptera Kustov et Shamshev, 2013

Кустов, Шамшев, 2013: 84; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis planti Chvála, 2012

Chvála, 2012: 191; Кустов, Шамшев, 2014: 183; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Кавказ: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Южная Осетия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis prodromus* Loew, 1867**

Loew, 1867: 54, 42; Barták, Syrovátka, 1983: 219; Chvála, Wagner, 1989: 269; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Шамшев, 2013: 83; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Европа: Австрия, Англия, Венгрия, Германия, Дания, Италия, Молдова, Польша, Словакия, Словения, Украина, Финляндия, Чехия, Швеция, Россия: северо-запад и центр Европейской части (Карелия, Ленинградская область, Воронежская область); Кавказ: Россия (Краснодарский край, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

***Empis pusio* Egger, 1860**

Egger, 1860: 342; Syrovátka, 1991: 263; Кустов, Шамшев, 2013: 83; Кустов, 2016а: 124.

Распространение. Европа: Австрия, Венгрия, Германия, Италия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Чехия, Швейцария, центральная часть Европейской России (Воронежская область); Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1, VII-2.

***Empis socrus* Syrovátka, 1983**

Barták, Syrovátka, 1983: 217; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 125.

Распространение. Известен только с Кавказа: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis temryukiensis* Kustov et Shamshev, 2013**

Kustov, Shamshev, 2013: 49; Кустов, 2016а: 125.

Распространение. Россия (Ростовская область, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Empis tenera Syrovátka, 1983

Barták, Syrovátka, 1983: 216; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 125.

Распространение. Известен только с Кавказа: Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis xanthopoda Kustov et Shamshev, 2013

Kustov, Shamshev, 2013: 50; Кустов, Шамшев, 2014: 183; Кустов, 2016а: 125.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод *Coptophlebia* Bezzi, 1909

Empis hyalipennis Fallén 1816

Fallén 1816: 21; Гладун, Кустов, 2010: 111; Гладун, 2013: 39; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 125.

Распространение: Европа: Австрия, Бельгия, Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Норвегия, Румыния; Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Россия: северо-запад Европейской части; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Подрод *Xanthempis* Bezzi, 1909

Empis adriani Chvála, 1996

Chvála, 1996а: 14; Shamshev, 1998: 131; Daugeron, 2000: 387; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Шамшев, Кустов, 2008: 779; Shamshev, Kustov, 2008: 1117; Кустов и

др., 2009: 124; Кустов, Гладун, 2011: 82; Кустов, 2013б: 69; Кустов, 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 125.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Северная Осетия); Грузия, Азербайджан.

Биогеографические провинции: III-4, VIII-13.

***Empis adzharica* Shamshev, 1998**

Shamshev, 1998: 132; Daugeron, 2000: 387; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 780; Shamshev, Kustov, 2008: 1117; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Грузия (Аджария), Абхазия.

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis alanica* Shamshev, 1998**

Shamshev, 1998: 134; Daugeron, 2000: 387; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 780; Shamshev, Kustov, 2008: 1118; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Гладун, 2011: 83; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Ставропольский край).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis annae* Shamshev et Kustov, 2008**

Шамшев, Кустов, 2008: 780; Shamshev, Kustov, 2008: 1118; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Гладун, 2011: 83; 2012б: 206; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis assalemensis Daugeron, 2000

Daugeron, 2000: 372; Шамшев, Кустов, 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1116; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Северо-западный Иран.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis caucasica Bezzi, 1909

Bezzi, 1909: 92; Engel, 1943: 285; Barták, Syrovátka, 1983: 219; Chvála, Wagner, 1989: 275; Chvála, 1996а: 10; Shamshev, 1998: 136; Daugeron, 2000: 387; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1116; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Россия (Ставропольский край, Северная Осетия, Дагестан, Ингушетия); Грузия, Армения, Азербайджан.

Биогеографические провинции: III-4, VIII-13.

Empis grichanovi Shamshev et Kustov, 2008

Шамшев, Кустов, 2008: 782; Shamshev, Kustov, 2008: 1119; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Кустов, Гладун, 2011: 84; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 126.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия (Боржоми, Лагодехи).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis kovalevi Shamshev, 1998

Shamshev, 1998: 138; Daugeron, 2000: 388; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 784; Shamshev, Kustov, 2008: 1121; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия (Боржоми).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis pavli Shamshev, 1998

Shamshev, 1998: 142; Daugeron, 2000: 388; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 784; Shamshev, Kustov, 2008: 1121; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010:111; Кустов, Гладун, 2011: 85; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis ponti Chvála, 1996

Chvála, 1996а: 10; Shamshev, 1998: 143; Daugeron, 2000: 388; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 784; Shamshev, Kustov, 2008: 1121; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Северная Осетия); Грузия (Казбек).

Биогеографические провинции: III-4.

Empis pseudoconcolor Shamshev et Kustov, 2008

Шамшев, Кустов, 2008: 784; Shamshev, Kustov, 2008: 1121; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Россия (Краснодарский и Ставропольский края); Абхазия.

Биогеографические провинции: III-4.

Empis shamshevi Kustov, 2011

Kustov, 2011: 109; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis stercorea* Linnaeus, 1761**

Linnaeus, 1761: 467; Chvála, 1994: 160; Городков, Ковалев, 1969: 635; Shamshev, 1998: 146; Daugeron, 2000: 388; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1117; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Гладун, 2011: 85; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 127.

Распространение. Европа: Австрия, Бельгия, Великобритания, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина, Сербия, Косово, Черногория, в России: Европейская часть, Сибирь; Кавказ: Россия (Северная Осетия, Краснодарский край); Грузия, Турция.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-3, II-4, II-6, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

***Empis teberdaensis* Shamshev et Kustov, 2008**

Шамшев, Кустов, 2008: 786; Shamshev, Kustov, 2008: 1123; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Гладун, 2011: 85; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия, Республика Адыгея); Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis trigramma* Wiedemann in Meigen, 1822**

Wiedemann in Meigen 1822: 38; Шамшев, Кустов, 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1117; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Австрия, Бельгия, Белоруссия, Англия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Ирландия, Литва, Польша, Португалия, Румыния, Словакия, Словения, Швейцария, Швеция, Нидерланды, Украина, Испания, Россия: Европейская часть (кроме севера).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1.

***Empis zamotajlovi* Shamshev et Kustov, 2008**

Шамшев, Кустов, 2008: 788; Shamshev, Kustov, 2008: 1124; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010:111; Кустов, Гладун, 2011: 86; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis zinovjevae* Shamshev, 1998**

Shamshev, 1998: 150; Daugeron, 2000: 388; Шамшев, Кустов, 2006: 227; 2008: 778; Shamshev, Kustov, 2008: 1117; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2013б: 69; 2013г: 85; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Грузия (Бакуриани).

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод ***Lissemphis* Bezzi, 1909**

***Empis azishtauensis* Shamshev et Kustov, 2013**

Shamshev, Kustov, 2013: 75; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

***Empis krasnodarensis* Shamshev et Kustov, 2013**

Shamshev, Kustov, 2013: 76; Кустов, 2016а: 128.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Род ***Rhamphomyia* Meigen, 1822**

Подрод ***Rhamphomyia* Meigen, 1822**

***Rhamphomyia azauensis* Barták, 1983**

Barták, Syrovátka, 1983: 219; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Республика Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

***Rhamphomyia basispinosa* Frey, 1950**

Frey, 1950: 113; 1955: 527; Городков, Ковалев, 1969: 632; Chvála, Wagner, 1989: 283; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

***Rhamphomyia caucasica* Frey, 1953**

Frey, 1953: 80; 1955: 549; Chvála, Wagner, 1989: 284; Шамшев, Кустов, 2006: 227; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Дагестан).

Биогеографические провинции: III-4.

***Rhamphomyia czizeki* Barták, 1982**

Barták, 1982: 399; Гладун, 2011а: 38; 2013: 39; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Европа: Чехия, Венгрия, Словакия; Кавказ: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1, VII-2.

***Rhamphomyia distincta* Frey, 1950**

Frey, 1950: 117; 1956: 580; Городков, Ковалев, 1969: 626; Chvála, Wagner, 1989: 285; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Абхазия (Клухор).

Биогеографические провинции: III-4.

Rhamphomyia dombai Barták, 1983

Barták, Syrovátka, 1983: 220; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Rhamphomyia drahomirae Barták, 1983

Barták, Syrovátka, 1983: 221; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 129.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Rhamphomyia ignobilis Zetterstedt, 1859

Zetterstedt, 1859: 5015; Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 130.

Распространение. Европа (Великобритания, Финляндия, Германия, Швеция); Россия (север европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4.

Rhamphomyia laevipes (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 27 (*Empis*); Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 130; Кустов, 2016а: 130.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Германия, Венгрия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария); Россия (север, центр, северо-запад европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, VII-1.

Rhamphomyia sulcata (Meigen, 1804)

Meigen, 1804: 229 (*Empis*); Barták, Syrovátka, 1983: 222; Chvála, Wagner, 1989: 290; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 130.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (север, центр, северо-запад, юг европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия, Сибирь).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-3, II-4, II-6, III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1.

***Rhamphomyia sulcatella* Collin, 1926**

Collin, 1926: 217; Гладун, 2011а: 37; 2013: 39; Кустов, 2016а: 130.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Словакия, Швейцария, Нидерланды); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1.

***Rhamphomyia teberdana* Barták, 1983**

Barták, Syrovátka, 1983: 222; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 130.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

***Rhamphomyia tibialis* Meigen, 1822**

Meigen, 1822: 44; Barták, Syrovátka, 1983: 222; Chvála, Wagner, 1989: 291; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 131.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Словакия, Испания, Швейцария); Россия (Карачаево-Черкессия, Восточная Сибирь).

Биогеографические провинции: II-6, III-1, III-2, III-4, V-4, VII-1.

Подрод *Megacyttarus* Bigot, 1880

***Rhamphomyia crassirostris* (Fallén, 1816)**

Fallén, 1816: 31 (*Empis*); Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 131.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (центр, север, северо-запад европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

***Rhamphomyia kovalevi* Barták, 2004**

Barták, 2004: 247; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 131.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

***Rhamphomyia maculipennis* Zetterstedt, 1842**

Zetterstedt, 1842: 399 (*Rhamphomyia*); Collin, 1961: figs 114, 115; Kustov, Grichanov, Getman, 2016: 50; Кустов, 2016а: 131.

Распространение: в Европе: Великобритания, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Хорватия; Россия (Краснодарский край: Анапский р-он); Азия: Турция.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

***Rhamphomyia pseudopoissoni* Kustov at Gladun, 2012**

Кустов, Гладун, 2012: 353; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 131.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Rhamphomyia tuberifemur Barták, 2004

Barták, 2004: 251; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; 2013: 39; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 131.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия (Аджария).

Биогеографические провинции: III-4.

Подрод ***Pararhamphomyia*** Frey, 1922

Rhamphomyia dentata Oldenberg, 1910

Oldenberg, 1910: 344; Городков, Ковалев, 1969: 605; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 132.

Распространение. Европа (Финляндия, Германия, Венгрия, Италия, Швеция, Швейцария); Россия (север и центр европейской части, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-3, III-4, VII-1.

Подрод ***Holoclera*** Schiner, 1860

Rhamphomyia flava (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 30 (*Empis*); Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 132.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Болгария, Чехия, Дания, Франция, Германия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5.

Rhamphomyia nigripennis (Fabricius, 1794)

Fabricius, 1794: 407 (*Empis*); Chvála, Wagner, 1989: 307; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Гладун, 2011а: 37; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 132.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Болгария, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Сербия, Косово, Черногория); Россия (север, северо-запад, центр, юг европейской части, Краснодарский край, Западная Сибирь, Северный Алтай); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, VII-1.

Rhamphomyia trigemina Oldenberg, 1927

Oldenberg, 1927: 19; Chvála, Wagner, 1989: 308; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 132.

Распространение. Европа (Австрия, Великобритания, Болгария, Чехия, Германия, Литва, Румыния, Словакия, Швейцария); Россия (север, центр, юг европейской части); Грузия.

Биогеографические провинции: II-2, III-2, III-3, III-4.

Rhamphomyia umbripennis Meigen, 1822

Meigen 1822: 54; Гладун, 2011а: 37; 2013: 39; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 132.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Словакия, Швеция, Швейцария); Россия (север и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Rhamphomyia variabilis (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 29 (*Empis*); Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 308; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, 2011а: 37; Кустов, 2016а: 133.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Швеция); Россия (север, центр, северо-запад, юг европейской части, Кабардино-Балкария, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Подрод ***Lundstroemiella*** Frey, 1922

Rhamphomyia kerteszi Oldenberg, 1927

Oldenberg, 1927: 18; Barták, Syrovátka, 1983: 223; Chvála, Wagner, 1989: 310; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 133.

Распространение. Европа (Албания, Босния и Герцеговина, Болгария, Чехия, Греция, Венгрия, Румыния); Россия (Краснодарский край, Кабардино-Балкария); Грузия.

Биогеографические провинции: III-2, III-4, V-5.

Подсемейство **Hemerodromiinae** Wheeler et Melander, 1901

Триба **Hemerodromiini** MacDonald, 1988

Род ***Hemerodromia*** Meigen, 1822

Hemerodromia illiesi Joost, 1980

Joost, 1980: 81; Chvála, Wagner, 1989: 313; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Жеребило, Кустов, 2013: 42; Кустов, 2016а: 133.

Распространение. Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Род *Chelifera* Macquart, 1823*Chelifera flavella* (Zetterstedt, 1838)

Zetterstedt, 1838: 543; Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 315; Horvat, 1990: 9; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Жеребило, Кустов, 2013: 43; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016a: 133.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (Республика Адыгея); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Chelifera precabunda Collin, 1961

Collin, 1961: 701; Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 316; Horvat, 1990: 11; 2002: 18; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Жеребило, Кустов, 2013: 43; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016a: 134.

Распространение. Европа (Бельгия, Босния, Герцеговина, Англия, Хорватия, Болгария, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Греция, Македония, Польша, Румыния, Словения, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, V-5, VII-1.

Триба *Chelipodini* Hendel, 1936Род *Chelipoda* Macquart, 1823*Chelipoda vocatoria* (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 29 (*Tachydromia*); Joost, 1981a: 183; Chvála, Wagner, 1989: 317; Horvat, 1990: 21; Шамшев, Кустов, 2006: 228; Кустов и др., 2009: 124; Жеребило, Кустов, 2013: 43; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016a: 134.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Босния, Герцеговина, Англия, Хорватия, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (центр европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

Подсемейство **Clinocerinae** Collin, 1928

Род ***Dolichocephala*** Macquart, 1823

Dolichocephala irrorata (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 13 (*Tachydromia*); Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 320; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 99; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Кустов, 2016a: 134.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Литва, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Испания, Швеция, Швейцария); Россия (Краснодарский край, Дальний Восток); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-8, III-1, III-2, III-4, VII-1.

Dolichocephala monae Joost, 1981

Joost, 1981b: 193; Chvála, Wagner, 1989: 320; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Кустов, 2016a: 134.

Распространение. Армения.

Биогеографические провинции: III-4.

Dolichocephala ocellata (Costa, 1854)

Costa, 1854: 76 (*Ardoptera*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016a: 134.

Распространение. Европа (Австрия, Босния, Герцеговина, Англия, Крит, Хорватия, Франция, Германия, Греция, Италия, Сицилия, Словения, Испания, Швейцария); Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Северная Африка (Марокко, Алжир).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5.

Род *Clinocera* Meigen, 1803

Clinocera appendiculata (Zetterstedt, 1838)

Zetterstedt, 1838: 559 (*Wiedemannia*); Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 330; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Кустов, 2016a: 135.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Болгария, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария); Россия (север и центр европейской части, Кабардино-Балкария); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Clinocera nigra Meigen, 1804

Meigen, 1804: 292; Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 331; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Кустов, 2016a: 135.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Босния, Герцеговина, Англия, Болгария, Хорватия, Чехия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Словения, Сардиния, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (Республика Адыгея, Краснодарский край); Грузия, Таджикистан, Северная Африка (Марокко).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1, VIII-12.

Clinocera stagnalis (Haliday, 1833)

Haliday, 1833: 159 (*Heleodromia*); Chvála, Wagner, 1989: 331; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Кустов, 2016а: 135.

Распространение. Европа (Австрия, Азорские о-ва, Бельгия, Босния, Герцеговина, Англия, Болгария, Корсика, Хорватия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Словакия, Сардиния, Сицилия, Испания, Швеция, Швейцария); Россия (север и центр европейской части, Ставропольский край); Грузия, Северная Африка; Северная Америка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-1, V-4, V-5, VII-1, VII-2.

Род ***Kowarzia*** Mik, 1881***Kowarzia barbatula*** (Mik, 1880)

Mik, 1881: 325 (*Clinocera*); Жеребило, Кустов, 2014: 281; Кустов, 2016а: 135.

Распространение. Европа (Албания, Австрия, Босния, Герцеговина, Болгария, Хорватия, Чехия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Италия, Словения, Словакия, Испания, Швейцария); Россия (Краснодарский край); Абхазия.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1.

Kowarzia caucasica Sinclair et Shamshev, 2014

Sinclair, Shamshev 2014: 41; Жеребило, Кустов, 2014: 282; Кустов, 2016а: 136.

Распространение. Россия (Республика Адыгея); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Kowarzia plectrum (Mik, 1880)

Mik, 1881: 347 (*Clinocera*); Joost, 1981a: 184; Chvála, Wagner, 1989: 334; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 41; Жеребило, Кустов, 2014: 282; Кустов, 2016а: 136.

Распространение. Европа (Австрия, Босния, Герцеговина, Болгария, Хорватия, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Словакия); Россия (Краснодарский край); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1.

Kowarzia schumanni (Joost, 1981)

Joost, 1981a: 184 (*Clinocera*); Chvála, Wagner, 1989: 331; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 47; Кустов, 2016a: 136.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Род ***Trichoclinocera*** Collin, 1941

Trichoclinocera grichanovi Sinclair et Shamshev, 2014

Sinclair, Shamshev, 2014: 43; Кустов, 2016a: 136.

Распространение. Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Род ***Wiedemannia*** Zetterstedt, 1838

При перечислении видов этого рода, подродовая принадлежность указана только для тех, которые были описаны с указанием этих подродов. Сегодня их структура и правомерность выделения дискурсивно Ivković et al. [2012].

Wiedemannia (Chamaedipsia) beckeri (Mik, 1889)

Mik, 1889: 71 (*Chamaedipsia*); Chvála, Wagner, 1989: 325; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zhrebilo, 2015: 354; Кустов, 2016a: 136.

Распространение. Европа (Австрия, Босния, Герцеговина, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Словакия, Швейцария); Россия (Краснодарский край); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1.

Wiedemannia (Wiedemannia) braueri (Mik, 1880)

Mik, 1880: 352 (*Clinocera*); Chvála, Wagner, 1989: 323; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 354; Кустов, 2016а: 137.

Распространение. Европа (Австрия, Босния, Герцеговина, Чехия, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Словения, Словакия, Украина); Грузия.

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Wiedemannia (Wiedemannia) caucasica Joost, 1981

Joost, 1981a: 186; Chvála, Wagner, 1989: 323; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 356; Кустов, 2016а: 137.

Распространение. Россия: (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Philolutra) chvalai Joost, 1981

Joost, 1981a: 186; Chvála, Wagner, 1989: 327; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 356; Кустов, 2016а: 137.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Philolutra) fallaciosa (Loew, 1873)

Loew, 1873: 44 (*Clinocera*); Engel, 1940: 177; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zhrebilo, 2015: 357; Кустов, 2016а: 137.

Распространение. Европа (Австрия, Босния, Герцеговина, Болгария, Кипр, Финляндия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария); Россия (Кара-чаево-Черкессия); Грузия, Турция, Ливан, Сирия, Узбекистан, Таджикистан, Киргизстан, Туркменистан; Северная Африка (Марокко). В горной части Центральной и Южной Европы распространен номинативный подвид, в Северной Африке – subsp. *litardierei* Vaillant, 1956), в Средней Азии – subsp. *orientalis* Vaillant, 1964). Статус популяций с Кавказа и из Турции пока неясен.

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1, VIII-3, VIII-12, VIII-14.

Wiedemannia ivkovicæ Kustov et Zhrebilo, 2015

Kustov, Zhrebilo, 2015: 357; Кустов, 2016а: 137.

Распространение. Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Philolutra) klausnitzeri Joost, 1981

Joost, 1981a: 188; Chvála, Wagner, 1989: 327; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zhrebilo, 2015: 358; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia kustovi Sinclair et Shamshev, 2014

Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Kustov, Zhrebilo, 2015: 360; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Chamaedipsia) lota Walker, 1851

Walker, 1851: 107; Kustov, Zhrebilo, 2015: 360; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Болгария, Германия, Греция, Венгрия, Италия, Польша, Словения, Испания); Россия (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия); Грузия, Турция, Сирия, Ливан, Узбекистан, Таджикистан, Кыргызстан, Туркменистан.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, V-5, VII-1, VIII-3, VIII-12, VIII-14.

Wiedemannia nartshukae Kustov et Zhrebilo, 2015

Kustov, Zhrebilo, 2015: 360; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia ossetiana Kustov et Zhrebilo, 2015

Kustov, Zhrebilo, 2015: 361; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Южная Осетия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia psequashae Kustov et Zhrebilo, 2015

Kustov, Zhrebilo, 2015: 362; Кустов, 2016а: 138.

Распространение. Южная Осетия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Philolutra) pseudovaillanti Joost, 1981

Joost, 1981a: 188; Chvála, Wagner, 1989: 328; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 364; Кустов, 2016a: 138.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia shamshevi Kustov et Zherebilo, 2014

Кустов, Жеребило, 2014: 166; Kustov, Zherebilo, 2015: 365; Кустов, 2016a: 139.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия); Грузия, Южная Осетия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia sinclairi Kustov et Zherebilo, 2014

Кустов, Жеребило, 2014: 167; Kustov, Zherebilo, 2015: 365; Кустов, 2016a: 139.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия); Абхазия, Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Philolutra) vaillanti Joost, 1981

Joost, 1981a: 189; Chvála, Wagner, 1989: 328; Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 366; Кустов, 2016a: 139.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия); Абхазия, Грузия, Турция.

Биогеографические провинции: III-4.

Wiedemannia (Eucelidia) zetterstedti (Fallén, 1826)

Fallén, 1826: 7 (*Empis*); Chvála, Wagner, 1989: 329, 558 (как *W. escheri*);

Шамшев, Кустов, 2006: 229; Кустов и др., 2009: 124; Sinclair, Shamshev, 2014: 44; Кустов, Жеребило, 2014: 165; Kustov, Zherebilo, 2015: 366; Кустов, 2016а: 139.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Босния и Герцеговина, Болгария, Хорватия, Кипр, Чехия, Финляндия, Германия, Греция, Венгрия, Италия, Литва, Польша, Словения, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея); Абхазия, Грузия, Турция.
Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, V-4, V-5.

Genera incertae sedis

Род *Hormopeza* Zetterstedt, 1838

***Hormopeza obliterata* Zetterstedt, 1838**

Zetterstedt, 1838: 540; Кустов, 2012б: 225; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 139.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Финляндия, Германия); Россия (север европейской части, Краснодарский край, Западная Сибирь); Северная Америка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-3, II-4, III-1, III-2, III-4.

Род *Dryodromia* Rondani, 1856

***Dryodromia testacea* Rondani, 1856**

Rondani, 1856: 150; Shamshev, 1999: 52; Шамшев, Кустов, 2006: 230; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 139.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Германия, Венгрия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Швейцария); Россия (Краснодарский край); Азербайджан, Грузия.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1, VIII-13.

Семейство **BRACHYSTOMATIDAE** Sinclair et Cumming, 2006

Триба **Trichopezini** Vaillant, 1981

Род *Trichopeza* Rondani, 1856

Trichopeza longicornis (Meigen, 1822)

Meigen, 1822: 12 (*Brachystoma*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 101; Кустов, 2016а: 140.

Распространение. Европа (Австрия, Беларусь, Англия, Хорватия, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Румыния, Словения, Украина, Швеция, Швейцария); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Род *Heleodromia* Haliday, 1833

Heleodromia immaculata Haliday, 1833

Haliday, 1833: 159; Михайличенко, Кустов, 2012: 334; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 140.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Босния и Герцеговина, Англия, Хорватия, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Украина, Швеция, Швейцария); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Триба **Brachystomatinae** Melander, 1908

Род *Gloma* Meigen, 1822

Gloma fuscipennis Meigen, 1822

Meigen, 1822: 14; Михайличенко, Кустов, 2012: 334; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 140.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

Семейство **ATELESTIDAE** Chvála, 1983

Подсемейство **Atelestinae** Hennig, 1970

Род *Atelestus* Walker, 1837

Atelestus pulicarius (Fallen, 1816)

Fallen, 1816: 33 (*Empis*); Михайличенко, Кустов, 2012: 334; Михайличенко и др., 2013: 99; Кустов, 2016а: 141.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Ирландия, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария); Россия (центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4.

Семейство **HYBOTIDAE** Macquart, 1827

Подсемейство **Trichininae** Sinclair et Cumming, 2006

Род *Trichina* Meigen, 1830

Trichina elongata Haliday, 1833

Haliday, 1833: 158; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1983: 128; Chvála, Kovalev, 1989:175; Шамшев, Кустов, 2006: 222; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 101; Кустов, 2016а: 141.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Ирландия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды)\$ Россия (европейская часть, Краснодарский край, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Trichina opaca Loew, 1864

Loew, 1864: 40; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1983: 130; Chvála, Kovalev, 1989:176; Шамшев, Кустов, 2006: 222; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 141.

Распространение. Европа (Англия, Финляндия, Германия, Ирландия, Италия, Швейцария); Россия (центр европейской части, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4.

Род ***Trichinomyia*** Tuomikoski, 1959

Trichinomyia fuscipes (Zetterstedt, 1838)

Zetterstedt, 1838: 540 (*Trichina*); Криштопа, 2012: 224; Кустов, 2016а: 141.

Распространение. Европа (Австрия, Финляндия, Германия, Норвегия, Швеция); Россия (север и северо-запад европейской части, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-2, III-4.

Подсемейство **Hybotinae** Macquart, 1827

Триба **Bicellariini** Sinclair et Cumming, 2006

Род ***Bicellaria*** Macquart, 1823

Bicellaria austriaca Tuomikoski, 1955

Tuomikoski, 1955: 70; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 142.

Распространение. Европа (Австрия, Болгария, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-2, III-3, III-4, V-5.

Bicellaria nigra (Meigen, 1824)

Meigen, 1824: 3 (*Cyrtoma*); Городков, Ковалев, 1969: 607; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1983:159; Chvála, Kovalev, 1989: 177; Шамшев, Кустов, 2006: 222; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 142.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Ирландия, Италия, Литва, Македония, Норвегия, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Сербия, Косово); Россия (европейская часть, Краснодарский край, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5.

Bicellaria spuria (Fallen, 1816)

Fallen, 1816: 33 (*Empis*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 142.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Болгария, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Сербия, Косово); Россия (север, северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край); Израиль; Северная Америка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1.

Bicellaria subpilosa Collin, 1926

Collin, 1926: 190; Tuomikoski, 1955: 75; Chvála, 1983: 140; Chvála, Kovalev, 1989:178; Шамшев, Кустов, 2006: 222; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 142.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Болгария, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Литва, Норвегия, Румыния, Словакия, Швеция); Россия (европейская часть, Северная Осетия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-5, VII-1.

Bicellaria sulcata (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 331 (*Cyrtoma*); Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1983: 155; Chvála, Kovalev, 1989:178; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 143.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Болгария, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Италия, Литва, Македония, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария); Россия (европейская часть, Якутия); Азербайджан.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-6, III-1, III-2, III-3, III-4, V-5, VIII-13.

Bicellaria vana Collin, 1926

Collin, 1926: 190; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 143.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, VII-1.

Триба **Hybotini** Macquart, 1827

Род ***Hybos*** Meigen, 1803

Hybos femoratus (Müller, 1776)

Müller, 1776: 2135 (*Asilus*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Shamshev, Grootaert, Kustov, 2014: 463; Кустов, 2016а: 143.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Болгария, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Испания, Норвегия, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Украина, Сербия, Косово); Россия (европейская часть, Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Западная и Восточная Сибирь); Абхазия, Грузия, Казахстан, Монголия; Северная Африка (Египет).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-3, II-4, II-6, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VIII-2.

Hybos vagans Loew, 1874

Loew, 1874: 417; Гладун, Кустов, 2010: 111 (как *H. grossipes*); Shamshev et al., 2015: 475; Кустов, 2016а: 143.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Карачаево-Черкессия, Чеченская Республика); Абхазия, Армения, Грузия, Азербайджан, Иран, Турция.

Биогеографические провинции: III-4, VIII-8, VIII-13.

Подсемейство **Ocydromiinae** Melander, 1908

Род ***Chvalaea*** Papp et Földvári, 2001

Chvalaea sopiana Papp et Földvári, 2001

Papp, Foldvari, 2001: 356; Кустов, 2012в: 236; Кустов, 2016а: 144.

Распространение. Европа (Венгрия); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4, VII-1.

Род ***Leptopeza*** Macquart, 1827

Leptopeza flavipes (Meigen, 1820)

Meigen, 1820: 353 (*Ocydromia*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайли-ченко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 144.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Хорватия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (европейская часть, Краснодарский край, Восточная Сибирь, Приморский край); Северная Америка. Биogeографические провинции: II-1, II-2, II-6, II-7, II-8, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

Род ***Ocydromia*** Meigen, 1820***Ocydromia glabricula*** (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 33 (*Empis*); Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1983: 209; Chvála, Kovalev, 1989: 182; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 144.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Македония, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (европейская часть, Краснодарский край, Кабардино-Балкария, Приморский край); Киргизия, Иран; Северная Америка. Биogeографические провинции: II-1, II-2, II-8, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VII-2, VIII-10, VIII-18.

Род ***Oropezella*** Collin, 1926***Oropezella sphenoptera*** (Loew, 1873)

Loew, 1873: 215 (*Leptopeza*); Chvála, 1983: 226; Chvála, Kovalev, 1989:184; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 144.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Хорватия, Дания, Германия, Греция, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (центр и юг европейской части, Краснодарский край); Северная Африка (Алжир).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VII-2.

Подсемейство **Oedaleinae** Sinclair et Cumming, 2006

Род ***Euthyneura*** Macquart, 1836

Euthyneura myrtilli Macquart, 1836

Macquart, 1836: 519; Криштопа, Кустов, 2011: 72; Кустов, 2016а: 145.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Финляндия, Германия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (север и северо-запад европейской части, Краснодарский край, Приморский край); Киргизия, Иран; Северная Америка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, II-8, III-1, III-2, III-4, VIII-10, VIII-18.

Euthyneura zaitsevi Shamshev et Kustov, 2012

Шамшев, Кустов, 2012а: 346; Кустов, 2016а: 145.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Род ***Oedalea*** Meigen, 1820

Oedalea austroholmgreni Chvala, 1981

Chvala, 1981: 128; Кустов, 2016а: 145.

Распространение. Европа (Чехия, Германия, Словакия, Швейцария); Россия (Республика Адыгея: плато Лаго-Наки).

Биогеографические провинции: III-2, III-4.

***Oedalea flavipes* Zetterstedt, 1842**

Zetterstedt, 1842: 247; Гладун, Кустов, 2010: 110; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 145.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Польша, Швейцария, Нидерланды); Россия (центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

***Oedalea holmgreni* Zetterstedt, 1852**

Zetterstedt, 1852: 4267; Криштопа, Кустов, 2011: 71; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 145.

Распространение. Европа (Англия, Бельгия, Финляндия, Франция, Германия, Италия, Польша, Швеция); Россия (северо-запад европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4.

***Oedalea montana* Chvála, 1981**

Chvála, 1981: 130; Криштопа, Кустов, 2011: 71; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 146.

Распространение. Европа (Австрия, Чехия, Германия, Румыния, Словакия, Швейцария); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, III-4.

***Oedalea zetterstedti* Collin, 1926**

Collin, 1926: 213; Chvála, 1981: 127, 1983: 174; Chvála, Kovalev, 1989: 180; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 146.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия,

Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Сербия, Косово); Россия (север, центр и юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

Подсемейство **Tachydromiinae** Meigen, 1822

Триба **Symballophthalmini** Sinclair et Cumming, 2006

Род **Symballophthalmus** Becker, 1889

Symballophthalmus dissimilis (Fallén, 1815)

Fallén, 1815: 9 (*Tachydromia*); Криштопа, 2012: 224; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 146.

Распространение. Европа (Англия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Германия, Литва, Норвегия, Швейцария, Швейцария, Нидерланды, Сербия, Косово); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Symballophthalmus pictipes (Becker, 1889)

Becker, 1889: 80 (*Macroptera*); Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 146.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Эстония, Германия, Венгрия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Триба **Tachydromiini** Meigen, 1822

Род **Platypalpus** Macquart, 1827

Platypalpus abagoensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 530; Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus akhunensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 452; Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus albicornis (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 279 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015: 454;

Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (северо-запад европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus albiseta (Panzer, [1806])

Panzer, [1806]: 17 (*Tachydromia*); Engel, 1939: 53; Городков, Ковалев, 1969: 593;

Chvála, 1989а: 259; Chvála, Kovalev, 1989:189; Шамшев, Кустов, 2006: 223;

Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Германия, Венгрия, Ирландия, Македония, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина, Сербия, Косово); Россия (юг европейской части); Грузия, Армения.

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus arzanovi Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 531; Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Россия (Ростовская обл., Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Platypalpus baldensis (Strobl, 1899)

Strobl, 1899: 81 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015: 454;
Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Европа (Австрия, Франция, Италия, Швейцария); Россия
(Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, III-4.

Platypalpus brachystylus (Bezzi, 1892)

Bezzi, 1892: 263; Barták, Syrovátka, 1983: 225 (как *brunneitibia* Strobl, 1899);
Chvála, 1989а: 273; Grootaert, Chvála, 1992: 209; Chvála, Kovalev, 1989:192;
Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др.,
2013: 100; Кустов, 2016а: 147.

Распространение. Европа (Австрия, Болгария, Чехия, Эстония, Германия,
Венгрия, Италия, Словакия, Швеция, Швейцария, Украина, Сербия, Косово);
Россия (юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus brevicornis (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 293 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1989а:
368; Chvála, Kovalev, 1989: 192; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др.,
2009: 124; Кустов, 2016а: 148.

Распространение. Европа (Чехия, Эстония, Финляндия, Германия, Швеция,
Швейцария); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Карачаево-
Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-2, III-4.

Platypalpus caucasicus V. Kovalev, 1967

Ковалев, 1967: 887; Городков, Ковалев, 1969: 605; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1989a: 364; Chvála, Kovalev, 1989: 193; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 148.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея, Кабардино-Балкария); Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus caroli Grootaert, 1987

Grootaert, 1987: 278; Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015: 454; Кустов, 2016а: 148.

Распространение. Европа (Бельгия, Чехия, Германия, Швейцария); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4.

Platypalpus ciliaris (Fallen, 1816)

Fallen, 1816: 33 (*Tachydromia*); Михайличенко и др., 2013: 100; Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015: 454; Кустов, 2016а: 148.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Латвия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus clarandus (Collin, 1926)

Collin, 1926: 157 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 455; Кустов, 2016а: 148.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Чехия, Франция, Германия, Ирландия, Словакия, Швеция, Нидерланды); Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, III-4.

Platypalpus collini (Chvála, 1966)

Chvála, 1966: 787 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 455; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Европа (Австрия, Хорватия, Чехия, Венгрия, Румыния, Словакия, Нидерланды); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus cothurnatus Macquart, 1827

Macquart, 1827: 100; Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 455; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Беларусь, Англия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus cryptospina (Frey, 1909)

Frey, 1909: 8 (*Tachydromia*); Chvála, 1975: 167; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария); Россия (центр европейской части); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4.

Platypalpus exilis (Meigen, 1822)

Meigen, 1822: 90 (*Tachydromia*); Chvála, 1975: 137; 1989a: 279; Chvála, Kovalev, 1989: 195; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Краснодарский край); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus gazaryani Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 533; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus infectus (Collin, 1926)

Collin, 1926: 157 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 456; Кустов, 2016а: 149.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Латвия, Литва, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея, Дагестан); Азербайджан.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2, VIII-13.

Platypalpus kamyschanovensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 534; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus kintrishiensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 456; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Грузия (Аджария).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus lantsovi Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 458; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Известен только с Кавказа: Грузия.

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus longicornis (Meigen, 1822)

Meigen, 1822: 73 (*Tachydromia*); Михайличенко и др., 2013: 100; Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 458; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Испания, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (север, северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus longiseta (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 278 (*Tachydromia*); Chvála, 1989а: 351; Chvála, Kovalev, 1989: 198; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Корсика, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Македония, Мальта, Норвегия, Польша, Испания, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край); Грузия; Северная Африка.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus luteicornis (Meigen, 1838)

Meigen, 1838: 97 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 460; Кустов, 2016а: 150.

Распространение. Европа (Австрия, Белоруссия, Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария); Россия (северо-запад и центр европейской части, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

Platypalpus luteolus (Collin, 1926)

Collin, 1926: 186 (*Tachydromia*); Chvála, 1989а: 360; Chvála, Kovalev, 1989: 198; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 150; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Чехия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Словакия, Швейцария, Нидерланды); Россия (юг европейской части, Краснодарский край); Грузия.

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus mikii (Becker, 1890)

Becker, 1890: 67 (*Tachydromia*); Городков, Ковалев, 1969: 591; Chvála, 1975: 101; 1989а: 251; Chvála, Kovalev, 1989: 199; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Болгария, Чехия, Эстония, Германия, Венгрия, Италия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Украина); Россия (северо-запад и юг европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus minutus (Meigen, 1804)

Meigen, 1804: 238 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 200; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Европа (Албания, Австрия, Англия, Бельгия, Болгария, Корсика, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Латвия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus neberdzaensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 536; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus negrobovi Grootaert, Kustov et Shamshev, 2012

Grootaert et al., 2012: 161; Михайличенко и др., 2013: 100; Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 460; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus nigrinus (Meigen, 1822)

Meigen, 1822: 76 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 460; Кустов, 2016а: 151.

Распространение. Европа (Австрия, Германия, Италия, Швейцария); Россия (Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-2, III-4.

Platypalpus nigratarsis (Fallén, 1816)

Fallén, 1816: 34 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 201; Шамшев, Кустов, 2006: 223; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Кипр, Чехия, Дания, Эстония, Фароз, Финляндия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (север, северо-запад, центр и юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-5, VII-1, VII-2.

Platypalpus notatus (Meigen, 1822)

Meigen, 1822: 78 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 201; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus odintsovi Kustov, Shamshev et Grootaert, 2014

Kustov et al., 2014: 537; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus pallescens V. Kovalev, 1979

Ковалев, 1979: 197; Chvála, 1989а: 290; Chvála, Kovalev, 1989: 202; Шамшев,

Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, Криштопа, 2012: 210; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

***Platypalpus pallidiseta* V. Kovalev, 1978**

Ковалев, 1978: 52; Chvála, Kovalev, 1989: 202; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Германия, Румыния, Словакия, Швейцария); Россия (север, северо-запад, центр и юг европейской части, Краснодарский край, Восточная Сибирь); Казахстан.

Биогеографические провинции: II-4, II-6, III-1, III-2, III-3, III-4.

***Platypalpus pallidiventris* (Meigen, 1822)**

Meigen, 1822: 82 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 203; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 152.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Латвия, Литва, Македония, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Словения, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина, Сербия, Косово); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Республика Адыгея, Кабардино-Балкария); Северная Африка (Алжир).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, VII-1, VII-2.

***Platypalpus pectoralis* (Fallén, 1815)**

Fallén, 1815: 9 (*Tachydromia*); Chvála, 1989a: 250; Chvála, Kovalev, 1989: 203; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Гладун, Кустов, 2010: 111; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 153.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Болгария, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Краснодарский край); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

***Platypalpus pseudociliaris* (Strobl, 1910)**

Strobl, 1910: 80 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 460; Кустов, 2016а: 153.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Чехия, Германия, Венгрия, Италия, Литва); Россия (центр европейской части, Чеченская Республика).

Биогеографические провинции: II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1.

***Platypalpus pseudosilvahumidus* Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015**

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 460; Кустов, 2016а: 153.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

***Platypalpus rapidoides* Chvála, 1975**

Chvála, 1975: 203; Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1989а: 327; Chvála, Kovalev, 1989: 205; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 153.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Англия, Хорватия, Чехия, Франция, Германия, Италия, Словакия, Швейцария); Россия (юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4.

***Platypalpus ruficornis* (von Roser, 1840)**

von Roser, 1840: 54 (*Tachydromia*); Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 462;

Кустов, 2016а: 153.

Распространение. Европа (Бельгия, Англия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Венгрия, Словакия, Швеция, Швейцария, Нидерланды); Россия (Крым, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, III-1, III-2, VII-1, VII-2.

Platypalpus sinevi Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 462; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus smirnovi Kovalev, 1978

Kovalev, 1978: 49; Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 464; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Европа (Чехия, Венгрия, Латвия, Мальта, Испания, Швейцария, Беларусь); Россия (северо-запад и центр европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-2, III-2, III-3, III-4, V-4.

Platypalpus stigmatellus (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 306 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 224; Chvála, 1989a: 253; Chvála, Kovalev, 1989: 206; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Болгария, Чехия, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Швеция, Швейцария, Украина); Россия (север, северо-запад, центр и юг европейской части, Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2.

Platypalpus subcaucasicus Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 464; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Россия (Краснодарский край, Дагестан).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus teberdaensis Kustov, Shamshev et Grootaert, 2015

Kustov, Shamshev, Grootaert, 2015: 466; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия).

Биогеографические провинции: III-4.

Platypalpus vegrandis Frey, 1943

Frey, 1943: 12, 16; Grootaert, Shamshev and van de Velde, 2012: 239; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Европа (Австрия, Бельгия, Чехия, Дания, Франция, Германия, Италия, Румыния, Словакия, Швейцария); Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-1, III-2, III-4, V-4, VII-1.

Род *Tachypeza* Meigen, 1830

Tachypeza fuscipennis (Fallén, 1815)

Fallén, 1815: 14 (*Tachydromia*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 211; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 154.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Латвия, Норвегия, Словакия, Швеция, Швейцария, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части); Азербайджан, Монголия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, VII-1, VII-2, VII-6, VIII-13.

Tachypeza nubila (Meigen, 1804)

Meigen, 1804: 239 (*Tachydromia*); Chvála, 1975: 217; Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 211; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 155.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Корсика, Хорватия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Латвия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад, центр и юг европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея); Азербайджан).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, VII-1, VII-2, VIII-13.

Tachypeza yinyang Rapp et Földvári, 2001

Rapp, Földvári, 2001: 352; Криштопа, 2012: 224; Кустов, 2016а: 155.

Распространение. Европа (Венгрия); Россия (Республика Адыгея, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4, VII-1, VII-2.

Род ***Tachydromia*** Meigen, 1803***Tachydromia arrogans*** (Linnaeus, 1761)

Linnaeus, 1761: 457 (*Musca*); Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 213; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Михайличенко и др., 2013: 100; Кустов, 2016а: 155.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Норвегия, Польша, Словакия, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край, Республика Адыгея); Азербайджан, Грузия, Сирия; Северная Африка (Тунис).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VII-2.

Tachydromia borzhomica Shamshev, 1994

Shamshev, 1994: 3; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 155.

Распространение. Грузия (Боржоми).

Биогеографические провинции: III-4.

Tachydromia caucasica Chvála, 1970

Chvála, 1970а: 503; Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 213; Shamshev, Chvála, 2001: 254; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 155.

Распространение. Россия (Краснодарский край); Грузия, Азербайджан.

Биогеографические провинции: III-4.

Tachydromia elbrusensis Chvála, 1970

Chvála, 1970а: 503; Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 214; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Россия (Кабардино-Балкария).

Биогеографические провинции: III-4.

Tachydromia georgiana Shamshev, 1993

Shamshev, 1993: 105; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Грузия (Боржоми).

Биогеографические провинции: III-4.

Tachydromia gorodkovi Shamshev, 1993

Shamshev, 1993: 118; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124;

Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Россия (Карачаево-Черкессия); Абхазия (Клухор).

Биогеографические провинции: III-4.

Tachydromia parva Chvála, 1970

Chvála, 1970a: 443; Barták, Syrovátka, 1983: 225; Chvála, Kovalev, 1989: 215; Shamshev, Chvála, 2001: 255; Шамшев, Кустов, 2006: 224; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Европа (Словакия, Украина); Россия (юг европейской части, Краснодарский край, Тува, Забайкалье); Грузия, Азербайджан, Иран, Таджикистан, Казахстан.

Биогеографические провинции: III-2, III-4, VII-1, VII-2, VII-6, VIII-3, VIII-10, VIII-12, VIII-13.

Триба **Drapetini** Collin, 1961

Род *Crossopalpus* Bigot, 1857

Crossopalpus aeneus (Walker, 1871)

Walker, 1871: 273 (*Drapetis*); Городков, Ковалев, 1969: 582; Chvála, Kovalev, 1989: 221; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Европа (Австрия, Босния и Герцеговина, Азорские и Канарские о-ва, о-в Крит, о-в Кипр, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Италия, о-в Мадейра, Мальта, Сардиния, Швейцария, Украина); Россия (Краснодарский край); Азербайджан, Армения, Израиль, Ливан, Йемен; Северная Африка (Алжир, Тунис, Египет, Ливия).

Биогеографические провинции: III-2, III-4, V-1, V-3, V-4, V-5, VII-1, VII-2.

Crossopalpus nigritellus (Zetterstedt, 1842)

Zetterstedt, 1842: 298 (*Tachydromia*); Chvála, Kovalev, 1989: 222; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 156.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, о-в Крит, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Греция, Венгрия, Ирландия, Италия, Литва, Польша, Словакия, Словения, Испания, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части); Грузия.

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, V-5, VII-1, VII-2.

Род ***Drapetis*** Meigen, 1822***Drapetis completa*** Kovalev, 1972

Kovalev, 1972: 186; Chvála, Kovalev, 1989: 218; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Европа (Германия, Швейцария, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части); Грузия.

Биогеографические провинции: II-2, III-2, III-3, III-4, VII-2.

Род ***Chersodromia*** Walker, 1849***Chersodromia caucasica*** Chvála, 1970

Chvála, 1970б: 400; 1978: 118; Chvála, Kovalev, 1989: 224; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Grootaert, Shamshev, Kustov, 2012: 8; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Известен только с Кавказа. Биогеографические провинции: III-4, VII-2.

Chersodromia curtipennis Collin, 1950

Collin, 1950: 78; Grootaert et al., 2012: 7; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Европа (Болгария, Румыния, Украина); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, V-5, VII-2.

Chersodromia isabellae Grootaert et Shamshev, 2010

Grootaert, Shamshev, 2010: 64; Grootaert et al., 2012: 6; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Chersodromia nigrosetosa Chvála, 1970

Chvála, 1970б: 390; 1978: 98; Chvála, Kovalev, 1989: 225; Шамшев, Кустов, 2006: 225; Кустов и др., 2009: 124; Grootaert et al., 2012: 8; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Европа (Болгария, Хорватия, Италия, Украина); Россия (Крым); Кавказ; Северная Африка (Марокко).

Биогеографические провинции: III-2, V-4, V-5, VII-2.

Chersodromia nikolayi Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012

Grootaert et al., 2012: 2; Кустов, 2016а: 157.

Распространение. Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: VII-2.

Chersodromia pontica Chvála, 1970

Chvála, 1970б: 395; Grootaert et al., 2012: 7; Кустов, 2016а: 158.

Распространение. Европа (Болгария, Румыния, Италия, Украина); Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-2, V-4, V-5, VII-2.

Род *Elaphropeza* Macquart, 1827*Elaphropeza ehippiata* (Fallen, 1815)

Fallen, 1815: 11 (*Tachydromia*); Гладун, Кустов, 2010: 111; Кустов, 2016а: 158.

Распространение. Европа (Австрия, Англия, Бельгия, Чехия, Дания, Эстония, Финляндия, Франция, Германия, Венгрия, Ирландия, Италия, Латвия, Норвегия, Польша, о-в Сицилия, Словакия, Словения, Швеция, Швейцария, Нидерланды, Украина); Россия (северо-запад и центр европейской части, Краснодарский край).

Биогеографические провинции: II-1, II-2, III-1, III-2, III-3, III-4, V-4, VII-1, VII-2.

Genera incertae sedis within EmpidoideaРод *Iteaphila* Zetterstedt, 1838*Iteaphila caucasica* Shamshev et Sinclair, 2009

Shamshev, Sinclair, 2009: 444; Шамшев, Кустов, 2012б: 347; Кустов, 2016а: 158.

Распространение: Россия (Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Iteaphila kubaniensis Shamshev et Sinclair, 2009

Shamshev, Sinclair, 2009: 447; Кустов, 2016а: 158.

Распространение: Россия (Краснодарский край).

Биогеографические провинции: III-4.

Род *Anthepiscopus* Becker, 1891*Anthepiscopus* sp. 1

Распространение. Россия (Краснодарский край, Республика Адыгея).

Биогеографические провинции: III-4.

Приложение Б. Распространение эмпидоидов в различных высотных поясах Кавказа

Таблица Б.1 Встречаемость видов эмпидоидов в различных высотных поясах Кавказа

Вид	0-500	500-1200	1200-1800	1800-3000
<i>Hilara allogastra</i> Chvála, 2001	0	0	1	1
<i>Hilara anglodanica</i> Lundbeck, 1913	0	1	0	0
<i>Hilara angustifrons</i> Strobl, 1892	0	1	1	1
<i>Hilara arkhyziensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2013	0	0	0	1
<i>Hilara azauensis</i> Straka, 1979	0	0	0	1
<i>Hilara bartáki</i> Straka, 1979	0	0	0	1
<i>Hilara brevistyla</i> Collin, 1927	1	1	0	0
<i>Hilara brevivittata</i> Macquart, 1827	0	0	0	1
<i>Hilara canescens</i> Zetterstedt 1849	0	0	1	0
<i>Hilara caucasica</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2013	0	1	1	0
<i>Hilara cilipes</i> Meigen, 1822	1	1	1	0
<i>Hilara clavipes</i> (Harris, 1776)	1	1	0	0
<i>Hilara clypeata</i> Meigen, 1822	0	0	1	1
<i>Hilara discalis</i> Chvála, 1997	0	1	1	0
<i>Hilara dzhantuganensis</i> Straka et Obuch, 1985	0	0	0	1
<i>Hilara galactoptera</i> Strobl, 1910	0	0	1	1
<i>Hilara gallica</i> (Meigen, 1804)	0	0	1	1
<i>Hilara hybrida</i> Collin 1961	0	0	1	0
<i>Hilara hystricoides</i> Straka, 1979	0	1	1	0
<i>Hilara lurida</i> (Fallén 1816)	1	0	0	0
<i>Hilara mauroides</i> Chvála, 1996	0	0	0	1
<i>Hilara pseguashae</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2013	0	1	1	0

<i>Hilara splendida</i> Straka, 1976	0	0	1	1
<i>Hilara thoracica</i> Macquart, 1827	1	1	1	0
<i>Hilara woodiella</i> Chvála 1999	1	0	0	0
<i>Empis basalis</i> Loew, 1873	1	0	0	0
<i>Empis calcarata</i> Bezzi 1899	1	1	0	0
<i>Empis pleurica</i> (Collin, 1960)	1	0	0	0
<i>Empis sericans</i> Brullé, 1832	0	1	1	0
<i>Empis sevanensis</i> Shamshev, 2001	0	0	0	1
<i>Empis shushaensis</i> Shamshev, 2001	0	0	1	0
<i>Empis tessellata</i> Fabricius, 1794	1	1	1	0
<i>Empis contigua</i> (Loew, 1864)	1	0	0	0
<i>Empis femorata</i> Fabricius, 1798	1	0	0	0
<i>Empis mediterranea</i> (Loew, 1864)	1	0	0	0
<i>Empis obscuripes</i> (Loew, 1873)	1	0	0	0
<i>Empis ptilocnemis</i> (Loew, 1873)	1	1	1	1
<i>Empis subclavata</i> (Loew, 1873)	1	0	0	0
<i>Empis albicans</i> Meigen, 1822	1	0	0	0
<i>Empis azerbaijanica</i> Shamshev, 2006	1	0	0	0
<i>Empis candidata</i> Loew, 1873	1	0	0	0
<i>Empis crassa</i> Nowicki, 1868	0	0	1	1
<i>Empis eumera</i> Loew, 1868	1	0	0	0
<i>Empis haemi</i> Loew, 1862	1	0	0	0
<i>Empis skufini</i> Shamshev, 2003	1	0	0	0
<i>Empis talyshensis</i> Shamshev, 2006	1	1	0	0
<i>Empis zachardai</i> Chvála, 1999	0	0	1	1
<i>Empis livida</i> Linnaeus, 1758	1	0	0	0
<i>Empis afipsiensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	1	1	0	0

<i>Empis apicalis</i> Loew, 1865	1	1	0	0
<i>Empis confusa</i> Loew, 1865	1	1	0	0
<i>Empis grisea</i> Fallén, 1816	1	1	0	0
<i>Empis grootaerti</i> Gladun et Kustov, 2011	0	0	0	1
<i>Empis euxinus</i> Kustov et Shamshev, 2011	1	1	0	0
<i>Empis kubaniensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	1	1
<i>Empis nagalevskii</i> Kustov et Shamshev, 2011	1	0	0	0
<i>Empis tatyanae</i> Kustov et Shamshev, 2011	1	0	0	0
<i>Empis yaroshenkoi</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	1	1
<i>Anacrostichus</i> sp. 1.	0	0	1	0
<i>Empis abagoensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	1
<i>Empis aceponti</i> Chvála, 2012	0	0	0	1
<i>Empis acinerea</i> Chvála, 1985	1	0	0	0
<i>Empis aestiva</i> Loew, 1867	0	0	0	1
<i>Empis albopilosa</i> de Meijere, 1935	1	0	0	0
<i>Empis arkhyziensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	1
<i>Empis batumiensis</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	0	0	0
<i>Empis brendae</i> Chvála, 2012	0	0	0	1
<i>Empis caucasidecora</i> Chvála, 2012	0	0	0	1
<i>Empis caucasimontanus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	1
<i>Empis caucasipennipes</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	1	0
<i>Empis cherkessica</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	1
<i>Empis consobrina</i> Syrovátka, 1983	0	0	1	1
<i>Empis daronicola</i> Çiftçi, 2012	0	0	1	1
<i>Empis genualis</i> Strobl, 1893	1	1	0	0
<i>Empis gladuni</i> Shamshev et Kustov, 2014	1	1	1	0
<i>Empis hamatophalus</i> Kustov et Mikhaylichenko, 2013	0	0	1	1

<i>Empis hilariformis</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	1	0
<i>Empis hirta</i> Loew, 1865	1	1	0	0
<i>Empis kamyschanovensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	1	0
<i>Empis ladae</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	0	0
<i>Empis longiphallus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	1
<i>Empis mezikhi</i> Shamshev et Kustov, 2014	0	0	1	0
<i>Empis ovchinnikovae</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	1	1
<i>Empis pseudochoiptera</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	1
<i>Empis planti</i> Chvála, 2012	0	0	0	1
<i>Empis prodromus</i> Loew, 1867	0	0	0	1
<i>Empis pusio</i> Egger, 1860	1	0	0	0
<i>Empis socrus</i> Syrovátka, 1983	1	1	1	1
<i>Empis temryukiensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	1	0	0	0
<i>Empis tenera</i> Syrovátka, 1983	0	0	1	1
<i>Empis xanthopoda</i> Kustov et Shamshev, 2013	1	1	0	0
<i>Empis hyalipennis</i> Fallén 1816	0	0	1	0
<i>Empis adriani</i> Chvála, 1996	1	1	1	0
<i>Empis adzharica</i> Shamshev, 1998	0	1	1	0
<i>Empis alanica</i> Shamshev, 1998	1	1	1	0
<i>Empis annae</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	1
<i>Empis assalemensis</i> Daugeron, 2000	0	1	0	0
<i>Empis caucasica</i> Bezzi, 1909	1	1	0	0
<i>Empis grichanovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	1	1	1	0
<i>Empis kovalevi</i> Shamshev, 1998	0	1	1	0
<i>Empis pavli</i> Shamshev, 1998	1	1	1	0
<i>Empis ponti</i> Chvála, 1996	0	0	0	1
<i>Empis pseudoconcolor</i> Shamshev et Kustov, 2008	1	1	0	0

<i>Empis shamshevi</i> Kustov, 2011	0	0	1	1
<i>Empis stercorea</i> Linnaeus, 1761	1	1	1	0
<i>Empis teberdaensis</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	1
<i>Empis trigramma</i> Wiedemann in Meigen 1822	0	1	0	0
<i>Empis zamotajlovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	1	1	1	0
<i>Empis zinovjevae</i> Shamshev, 1998	0	0	0	1
<i>Empis azishtauensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	1	1	0
<i>Empis krasnodarensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia azauensis</i> Barták, 1983	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia basispinosa</i> Frey, 1950	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia caucasica</i> Frey, 1953	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia czizeki</i> Barták, 1982	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia distincta</i> Frey, 1950	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia dombai</i> Barták, 1983	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia drahomirae</i> Barták, 1983	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia ignobilis</i> Zetterstedt, 1859	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia laevipes</i> (Fallén, 1816)	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia sulcata</i> (Meigen, 1804)	1	1	1	1
<i>Rhamphomyia sulcatella</i> Collin, 1926	1	1	0	0
<i>Rhamphomyia teberdana</i> Barták, 1983	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia tibialis</i> Meigen, 1822	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia crassirostris</i> (Fallén, 1816)	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia kovalevi</i> Barták, 2004	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia pseudopoissoni</i> Kustov at Gladun, 2012	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia tuberifemur</i> Barták, 2004	1	1	1	0
<i>Rhamphomyia dentata</i> Oldenberg, 1910	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia flava</i> (Fallén 1816)	0	0	1	1

<i>Rhamphomyia nigripennis</i> (Fabricius, 1794)	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia trigemina</i> Oldenberg, 1927	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia umbripennis</i> Meigen 1822	0	0	1	0
<i>Rhamphomyia variabilis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia kerteszi</i> Oldenberg, 1927	0	0	1	1
<i>Hemerodromia illiesi</i> Joost, 1980	0	0	1	0
<i>Chelifera flavella</i> (Zetterstedt, 1838)	0	1	1	1
<i>Chelifera precabunda</i> Collin, 1961	0	1	1	1
<i>Chelipoda vocatoria</i> (Fallén, 1816)	0	1	1	1
<i>Dolichocephala irrorata</i> (Fallén, 1816)	0	0	1	1
<i>Dolichocephala monae</i> Joost, 1981	0	1	1	0
<i>Dolichocephala ocellata</i> (Costa 1854)	0	1	1	1
<i>Clinocera appendiculata</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	1	1
<i>Clinocera nigra</i> Meigen, 1804	0	1	1	1
<i>Clinocera stagnalis</i> (Haliday, 1833)	0	0	1	1
<i>Kowarzia barbatula</i> (Mik 1880)	1	1	1	0
<i>Kowarzia caucasica</i> Sinclair, Shamshev, 2014	0	0	1	1
<i>Kowarzia plectrum</i> (Mik, 1880)	0	1	1	1
<i>Kowarzia schumanni</i> (Joost, 1981)	0	0	1	1
<i>Trichoclinocera grichanovi</i> Sinclair, Shamshev 2014	0	0	0	1
<i>Wiedemannia beckeri</i> (Mik, 1889)	1	1	1	1
<i>Wiedemannia lota</i> Walker 1851	0	1	0	0
<i>Wiedemannia zetterstedti</i> (Fallén, 1826)	1	1	1	1
<i>Wiedemannia chvalai</i> Joost, 1981	0	0	1	1
<i>Wiedemannia fallaciosa</i> (Loew, 1873)	1	1	1	0
<i>Wiedemannia klausnitzeri</i> Joost, 1981	1	0	0	0
<i>Wiedemannia kustovi</i> Sinclair et Shamshev, 2014	0	1	1	1

<i>Wiedemannia pseudovaillanti</i> Joost, 1981	1	1	1	0
<i>Wiedemannia shamshevi</i> Kustov et Zherebilo, 2014	0	1	1	1
<i>Wiedemannia sinclairi</i> Kustov et Zherebilo, 2014	0	1	1	0
<i>Wiedemannia vaillanti</i> Joost, 1981	0	1	1	1
<i>Wiedemannia braueri</i> (Mik, 1880)	1	1	0	0
<i>Wiedemannia caucasica</i> Joost, 1981	1	1	1	0
<i>Hormopeza obliterata</i> Zetterstedt 1838	0	0	1	0
<i>Dryodromia testacea</i> Rondani, 1856	0	1	1	0
<i>Iteaphila caucasica</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	1	0	0
<i>Iteaphila kubaniensis</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	1	0	0
<i>Anthepiscopus</i> sp. 1	0	0	1	1
<i>Trichopeza longicornis</i> (Meigen, 1822)	0	0	1	0
<i>Heleodromia immaculata</i> Haliday, 1833	0	0	1	0
<i>Gloma fuscipennis</i> Meigen, 1822	0	0	1	0
<i>Atelestus pulicarius</i> (Fallen 1816)	0	1	1	0
<i>Trichina elongata</i> Haliday, 1833	1	1	1	1
<i>Trichina opaca</i> Loew, 1864	0	1	1	0
<i>Trichinomyia fuscipes</i> (Zetterstedt [1838])	0	0	0	1
<i>Bicellaria austriaca</i> Tuomikoski 1955	0	0	1	1
<i>Bicellaria nigra</i> (Meigen, 1824)	0	1	1	0
<i>Bicellaria spuria</i> (Fallen 1816)	0	0	0	1
<i>Bicellaria subpilosa</i> Collin, 1926	0	0	1	1
<i>Bicellaria sulcata</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	1	1
<i>Bicellaria vana</i> Collin 1926	0	0	1	0
<i>Hybos femoratus</i> (Müller, 1776)	0	1	1	1
<i>Hybos vagans</i> Loew, 1874	1	1	1	0
<i>Chvalaea sopianae</i> Papp et Földvári, 2001	0	0	1	0

<i>Leptozeza flavipes</i> (Meigen 1820)	1	1	0	0
<i>Ocydromia glabricula</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1
<i>Oropezella sphenoptera</i> (Loew, 1873)	1	1	1	1
<i>Euthyneura myrtilli</i> Macquart 1836	0	0	1	1
<i>Euthyneura zaitsevi</i> Shamshev et Kustov, 2012	0	0	1	0
<i>Oedalea austroholmgreni</i> Chvala 1981	0	0	0	1
<i>Oedalea flavipes</i> Zetterstedt 1842	1	1	1	0
<i>Oedalea holmgreni</i> Zetterstedt 1852	0	0	1	1
<i>Oedalea montana</i> Chvála, 1981	0	0	1	0
<i>Oedalea zetterstedti</i> Collin, 1926	0	1	0	0
<i>Symballopthalmus dissimilis</i> (Fallén 1815)	0	0	1	0
<i>Symballopthalmus pictipes</i> (Becker 1889)	0	0	1	0
<i>Platypalpus abagoensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	1	1
<i>Platypalpus akhunensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	1	0	0
<i>Platypalpus albicornis</i> (Zetterstedt 1842)	1	0	0	0
<i>Platypalpus albiseta</i> (Panzer, [1806])	0	0	1	0
<i>Platypalpus arzanovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	1	0	0	0
<i>Platypalpus baldensis</i> (Strobl 1899)	1	1	0	0
<i>Platypalpus brachystylus</i> (Bezzi 1892)	1	1	1	1
<i>Platypalpus brevicornis</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	1	0
<i>Platypalpus caucasicus</i> V. Kovalev, 1967	0	1	1	0
<i>Platypalpus caroli</i> Grootaert 1987	1	0	0	0
<i>Platypalpus ciliaris</i> (Fallen 1816)	0	1	1	0
<i>Platypalpus clarandus</i> (Collin 1926)	0	0	1	1
<i>Platypalpus collini</i> (Chvála 1966)	1	0	0	0
<i>Platypalpus cothurnatus</i> Macquart 1827	1	1	1	0
<i>Platypalpus cryptospina</i> (Frey, 1909)	0	0	1	0

<i>Platypalpus exilis</i> (Meigen, 1822)	0	1	1	0
<i>Platypalpus gazaryani</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	1
<i>Platypalpus infectus</i> (Collin 1926)	1	1	0	0
<i>Platypalpus kamyshanovensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	1	1	0
<i>Platypalpus kintrishiensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	1	0	0	0
<i>Platypalpus lantsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	1	0
<i>Platypalpus longicornis</i> (Meigen 1822)	0	0	1	1
<i>Platypalpus longiseta</i> (Zetterstedt, 1842)	1	0	0	0
<i>Platypalpus luteolus</i> (Collin, 1926)	1	0	0	0
<i>Platypalpus luteicornis</i> (Meigen 1838)	0	0	0	1
<i>Platypalpus mikii</i> (Becker, 1890)	0	1	1	0
<i>Platypalpus minutus</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	1
<i>Platypalpus neberdzaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	1	1	1	0
<i>Platypalpus negrobovi</i> Grootaert, Kustov and Shamshev, 2012	0	1	1	0
<i>Platypalpus nigrinus</i> (Meigen 1822)	0	0	0	1
<i>Platypalpus nigratarsis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1
<i>Platypalpus notatus</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	1
<i>Platypalpus odintsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	1	1	0	0
<i>Platypalpus pallescens</i> V. Kovalev, 1979	0	1	1	0
<i>Platypalpus pallidiseta</i> V. Kovalev, 1978	1	1	0	0
<i>Platypalpus pallidiventris</i> (Meigen, 1822)	1	1	1	0
<i>Platypalpus pectoralis</i> (Fallén, 1815)	1	1	1	1
<i>Platypalpus pseudociliaris</i> (Strobl 1910)	1	1	0	0
<i>Platypalpus pseudosilvahumidus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	1	1	0	0
<i>Platypalpus rapidoides</i> Chvála, 1975	1	0	0	0
<i>Platypalpus ruficornis</i> (von Roser 1840)	1	0	0	0
<i>Platypalpus sinevi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	1	1

<i>Platypalpus smirnovi</i> V. Kovalev, 1978	0	0	1	0
<i>Platypalpus stigmatellus</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	1
<i>Platypalpus subcaucasicus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	1	1	0	0
<i>Platypalpus teberdaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	1	1
<i>Platypalpus vegrandis</i> Frey 1943	0	0	1	1
<i>Tachypeza fuscipennis</i> (Fallén, 1815)	0	1	0	0
<i>Tachypeza nubila</i> (Meigen, 1804)	0	1	1	1
<i>Tachypeza yinyang</i> Papp et Földvári 2001	0	0	1	1
<i>Tachydromia arrogans</i> (Linnaeus, 1761)	1	1	1	1
<i>Tachydromia borzhomica</i> Shamshev, 1994	0	0	1	0
<i>Tachydromia caucasica</i> Chvála, 1970	0	1	0	0
<i>Tachydromia elbrusensis</i> Chvála, 1970	0	0	1	1
<i>Tachydromia georgiana</i> Shamshev, 1993	0	0	1	1
<i>Tachydromia gorodkovi</i> Shamshev, 1993	0	0	0	1
<i>Tachydromia parva</i> Chvála, 1970	0	1	0	0
<i>Crossopalpus aeneus</i> (Walker, 1871)	1	1	0	0
<i>Crossopalpus nigritellus</i> (Zetterstedt, 1842)	1	1	0	0
<i>Drapetis completa</i> V. Kovalev, 1972	0	1	1	0
<i>Chersodromia caucasica</i> Chvála, 1970	1	0	0	0
<i>Chersodromia curtipennis</i> Collin, 1950	1	0	0	0
<i>Chersodromia isabellae</i> Grootaert et Shamshev, 2010	1	0	0	0
<i>Chersodromia nigrosetosa</i> Chvála, 1970	1	0	0	0
<i>Chersodromia nikolayi</i> Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012	1	0	0	0
<i>Chersodromia pontica</i> Chvála, 1970	1	0	0	0
<i>Elaphropeza ephippiata</i> (Fallen 1815)	0	0	1	0
Всего по поясам	103	112	137	105

Примечание: 1 – вид присутствует, 0 – вид отсутствует.

Приложение В. Ландшафтное распределение эмпидоидов Кавказа

Таблица В.1 - Ландшафтное распределение эмпидоидов Кавказа

Вид	Степные и полупустынные ландшафты	Аридные редколесья и нагорно-ксерофитная растительность	Равнинные и низкогорные широколиственные леса	Среднегорные смешанные леса	Высокогорное криволесье, субальпийские и альпийские луга
<i>Hilara allogastra</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara anglodanica</i>	0	0	1	0	0
<i>Hilara angustifrons</i>	0	0	0	1	1
<i>Hilara arkhyziensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara azauensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara bartaki</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara brevistyla</i>	0	1	1	0	0
<i>Hilara brevivittata</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara canescens</i>	0	0	0	1	0
<i>Hilara caucasica</i>	0	0	1	1	0
<i>Hilara cilipes</i>	0	1	1	1	0
<i>Hilara clavipes</i>	0	1	1	0	0
<i>Hilara clypeata</i>	0	0	0	1	1
<i>Hilara discalis</i>	0	0	1	1	0
<i>Hilara dzhantuganensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara galactoptera</i>	0	0	0	1	1
<i>Hilara gallica</i>	0	0	0	1	1
<i>Hilara hybrida</i>	0	0	0	1	0
<i>Hilara hystricoides</i>	0	1	1	1	0

<i>Hilara lurida</i>	0	1	1	0	0
<i>Hilara mauroides</i>	0	0	0	0	1
<i>Hilara pseguashae</i>	0	0	1	1	0
<i>Hilara splendida</i>	0	0	0	1	1
<i>Hilara thoracica</i>	0	1	1	1	0
<i>Hilara woodiella</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis basalis</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis calcarata</i>	1	1	1	0	0
<i>Empis pleurica</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis sericans</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis sevanensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis shushaensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Empis tessellata</i>	1	1	1	1	0
<i>Empis contigua</i>	0	1	0	0	0
<i>Empis femorata</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis mediterranea</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis obscuripes</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis ptilocnemis</i>	0	0	1	1	1
<i>Empis subclavata</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis albicans</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis azerbaijanica</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis candidata</i>	1	1	0	0	0
<i>Empis crassa</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis eumera</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis haemi</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis skufini</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis talyshensis</i>	0	1	0	0	0

<i>Empis zachardai</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis livida</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis afipsiensis</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis apicalis</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis confusa</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis grisea</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis grootaerti</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis euxinus</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis kubaniensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis nagalevskii</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis tatyanae</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis yaroshenkoi</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis (Anacrostichus) sp. 1.</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis abagoensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis aceponti</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis acinerea</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis aestiva</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis albopilosa</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis arkhyziensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis batumiensis</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis brendae</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis caucasidecora</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis caucasimontanus</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis caucasipennipes</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis cherkessica</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis consobrina</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis daronicola</i>	0	0	0	1	1

<i>Empis genualis</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis gladuni</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis hamatophalus</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis hilariformis</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis hirta</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis kamyshanovensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Empis ladae</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis longiphallus</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis mezikhi</i>	0	0	0	1	0
<i>Empis ovchinnikovae</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis pseudochioptera</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis planti</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis prodromus</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis pusio</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis socrus</i>	0	1	1	1	1
<i>Empis temryukiensis</i>	1	0	0	0	0
<i>Empis tenera</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis xanthopoda</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis hyalipennis</i>	0	0	0	1	0
<i>Empis adriani</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis adzharica</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis alanica</i>	0	1	1	1	0
<i>Empis annae</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis assalemensis</i>	0	1	0	0	0
<i>Empis caucasica</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis grichanovi</i>	0	1	1	1	0
<i>Empis kovalevi</i>	0	0	1	1	0

<i>Empis pavli</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis ponti</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis pseudoconcolor</i>	0	1	1	0	0
<i>Empis shamshevi</i>	0	0	0	1	1
<i>Empis stercorea</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis teberdaensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis trigramma</i>	0	0	1	0	0
<i>Empis zamotajlovi</i>	0	1	1	1	0
<i>Empis zinovjevae</i>	0	0	0	0	1
<i>Empis azishtauensis</i>	0	0	1	1	0
<i>Empis krasnodarensis</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia azauensis</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia basispinosa</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia caucasica</i>	0	0	1	0	0
<i>Rhamphomyia czizeki</i>	1	0	1	0	0
<i>Rhamphomyia distincta</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia dombai</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia drahomirae</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia ignobilis</i>	0	0	1	0	0
<i>Rhamphomyia laevipes</i>	0	0	1	0	0
<i>Rhamphomyia sulcata</i>	0	0	1	1	1
<i>Rhamphomyia sulcatella</i>	1	1	1	0	0
<i>Rhamphomyia teberdana</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia tibialis</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia crassirostris</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia kovalevi</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia pseudopoissoni</i>	0	0	1	1	0

<i>Rhamphomyia tuberifemur</i>	1	1	1	1	0
<i>Rhamphomyia dentata</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia flava</i>	0	0	0	1	1
<i>Rhamphomyia nigripennis</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia trigemina</i>	0	0	1	1	0
<i>Rhamphomyia umbripennis</i>	0	0	0	1	0
<i>Rhamphomyia variabilis</i>	0	0	0	0	1
<i>Rhamphomyia kerteszi</i>	0	0	0	1	1
<i>Hemerodromia illiesi</i>	0	0	0	1	0
<i>Chelifera flavella</i>	0	0	1	1	1
<i>Chelifera precabunda</i>	0	0	1	1	1
<i>Chelipoda vocatoria</i>	0	0	1	1	1
<i>Dolichocephala irrorata</i>	0	0	0	1	1
<i>Dolichocephala monae</i>	0	0	1	1	0
<i>Dolichocephala ocellata</i>	0	0	1	1	1
<i>Clinocera appendiculata</i>	0	0	0	1	1
<i>Clinocera nigra</i>	0	0	1	1	1
<i>Clinocera stagnalis</i>	0	0	1	1	1
<i>Kowarzia barbatula</i>	0	0	1	1	1
<i>Kowarzia caucasica</i>	0	0	0	1	1
<i>Kowarzia plectrum</i>	0	0	1	1	1
<i>Kowarzia schumanni</i>	0	0	0	1	1
<i>Trichoclinocera grichanovi</i>	0	0	0	0	1
<i>Wiedemannia beckeri</i>	0	0	1	1	1
<i>Wiedemannia lota</i>	0	0	1	0	0
<i>Wiedemannia zetterstedti</i>	0	0	1	1	1
<i>Wiedemannia chvalai</i>	0	0	0	1	1

<i>Wiedemannia fallaciosa</i>	0	0	1	1	0
<i>Wiedemannia klausnitzeri</i>	0	0	1	0	0
<i>Wiedemannia kustovi</i>	0	0	0	1	1
<i>Wiedemannia pseudovaillanti</i>	0	0	1	1	0
<i>Wiedemannia shamshevi</i>	0	0	1	1	1
<i>Wiedemannia sinclairi</i>	0	0	1	1	0
<i>Wiedemannia vaillanti</i>	0	0	1	1	1
<i>Wiedemannia braueri</i>	0	0	1	0	0
<i>Wiedemannia caucasica</i>	0	0	1	1	0
<i>Hormopeza obliterata</i>	0	0	0	1	0
<i>Dryodromia testacea</i>	0	0	1	1	0
<i>Iteaphila caucasica</i>	0	0	1	0	0
<i>Iteaphila kubaniensis</i>	0	0	1	0	0
<i>Anthepiscopus sp. 1</i>	0	0	0	1	1
<i>Trichopeza longicornis</i>	0	0	0	1	0
<i>Heleodromia immaculata</i>	0	0	0	1	0
<i>Gloma fuscipennis</i>	0	0	0	1	0
<i>Atelestus pulicarius</i>	0	0	1	1	0
<i>Trichina elongata</i>	0	1	1	1	1
<i>Trichina opaca</i>	0	0	1	1	0
<i>Trichinomyia fuscipes</i>	0	0	0	0	1
<i>Bicellaria austriaca</i>	0	0	0	1	1
<i>Bicellaria nigra</i>	0	0	1	1	1
<i>Bicellaria spuria</i>	0	0	0	0	1
<i>Bicellaria subpilosa</i>	0	0	0	1	1
<i>Bicellaria sulcata</i>	0	0	0	1	1
<i>Bicellaria vana</i>	0	0	0	1	0

<i>Hybos femoratus</i>	0	0	1	1	1
<i>Hybos vagans</i>	0	1	1	1	0
<i>Chvalaea sopiana</i>	0	0	0	1	0
<i>Leptopeza flavipes</i>	0	1	1	0	0
<i>Ocydromia glabricula</i>	0	0	0	1	1
<i>Oropezella sphenoptera</i>	0	1	1	1	1
<i>Euthyneura myrtilli</i>	0	0	0	1	1
<i>Euthyneura zaitsevi</i>	0	0	0	1	0
<i>Oedalea austroholmgreni</i>	0	0	0	0	1
<i>Oedalea flavipes</i>	0	1	1	1	0
<i>Oedalea holmgreni</i>	0	0	0	1	0
<i>Oedalea montana</i>	0	0	0	1	0
<i>Oedalea zetterstedti</i>	0	0	1	0	0
<i>Symballophthalmus dissimilis</i>	0	0	0	1	0
<i>Symballophthalmus pictipes</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus abagoensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Platypalpus akhunensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus albicornis</i>	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus albiseta</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus arzanovi</i>	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus baldensis</i>	1	1	1	0	0
<i>Platypalpus brachystylus</i>	0	1	1	1	1
<i>Platypalpus brevicornis</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus caucasicus</i>	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus caroli</i>	0	0	1	0	0
<i>Platypalpus ciliaris</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus clarandus</i>	0	0	0	1	1

<i>Platypalpus collini</i>	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus cothurnatus</i>	1	1	1	1	0
<i>Platypalpus cryptospina</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus exilis</i>	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus gazaryani</i>	0	0	0	0	1
<i>Platypalpus infectus</i>	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus kamyshanovensis</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus kintrishiensis</i>	0	0	1	0	0
<i>Platypalpus lantsovi</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus longicornis</i>	0	0	0	1	1
<i>Platypalpus longiseta</i>	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus luteolus</i>	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus luteicornis</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus mikii</i>	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus minutus</i>	0	0	0	1	1
<i>Platypalpus neberdzaensis</i>	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus negrobovi</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus nigrinus</i>	0	0	0	0	1
<i>Platypalpus nigratarsis</i>	0	0	0	0	1
<i>Platypalpus notatus</i>	0	0	0	0	1
<i>Platypalpus odintsovi</i>	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus pallescens</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus pallidiseta</i>	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus pallidiventris</i>	1	1	1	1	0
<i>Platypalpus pectoralis</i>	0	1	1	1	1
<i>Platypalpus pseudociliaris</i>	0	0	1	1	0

<i>Platypalpus pseudosilvahumidus</i>	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus rapidoides</i>	0	0	1	0	0
<i>Platypalpus ruficornis</i>	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus sinevi</i>	0	0	0	1	1
<i>Platypalpus smirnovi</i>	0	0	0	1	0
<i>Platypalpus stigmatellus</i>	0	0	0	0	1
<i>Platypalpus subcaucasicus</i>	1	0	1	0	0
<i>Platypalpus teberdaensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Platypalpus vegrandis</i>	0	0	0	1	1
<i>Tachypeza fuscipennis</i>	0	0	1	0	0
<i>Tachypeza nubila</i>	0	0	1	1	1
<i>Tachypeza yinyang</i>	0	0	0	1	1
<i>Tachydromia arrogans</i>	0	1	1	1	1
<i>Tachydromia borzhomica</i>	0	0	0	1	0
<i>Tachydromia caucasica</i>	0	0	1	0	0
<i>Tachydromia elbrusensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Tachydromia georgiana</i>	0	0	0	1	1
<i>Tachydromia gorodkovi</i>	0	0	0	0	1
<i>Tachydromia parva</i>	0	0	0	1	0
<i>Crossopalpus aeneus</i>	1	1	1	0	0
<i>Crossopalpus nigrtellus</i>	0	1	1	0	0
<i>Drapetis completa</i>	0	0	0	1	0
<i>Chersodromia caucasica</i>	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia curtipennis</i>	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia isabellae</i>	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia nigrosetosa</i>	1	0	0	0	0

<i>Chersodromia nikolayi</i>	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia pontica</i>	1	0	0	0	0
<i>Elaphropeza ehippiata</i>	0	0	0	1	0
Всего по типам ландшафтов	35	49	120	146	104

Примечание: 1 – вид присутствует, 0 – вид отсутствует.

Приложение Г. Авторские фотографии эмпидоидов фауны Кавказа, иллюстрирующие их различные трофические предпочтения



Рисунок Г.1 – Самка *Empis (Xanthempis) pavli* при питании нектаром на соцветии *Inula grandiflora*, пастбище Абаго, 1700 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.2 – Самка *Empis (Xanthempis) kovalevi* с добычей (предп. Мусетопхилidae), г. Тыбга, 1800 м н.у.м., август 2011 г.



Рисунок Г.3 – Самец *Empis (Leptempis) grisea* при питании нектаром на соцветии *Anthemis maritima*, хребет Азиш-Тау, 1200 м н.у.м., июнь 2012 г.



Рисунок Г.4 – Самка *Empis (Leptempis) kubaniensis* обильно покрытая пыльцевыми зёрнами на цветке *Geranium sanguineum* – иллюстрация опылительной деятельности, г. Абаго, 1800 м н.у.м., 2008 г.



Рисунок Г.5 – Самец *Empis (Leptempis) afirsiensis* выжидающий добычу, заповедник Утриш, 200 м н.у.м., май 2014 г.



Рисунок Г.6 – Самец *Empis (Leptempis) kubaniensis* с добычей (предпол. Muscidae) в ожидании самки, плато Лаго-Наки, 1800 м н.у.м., 2009 г.



Рисунок Г.7 – Самец *Empis (Leptempis) kubaniensis* с добычей (предпол. Rhagionidae), оз. Кардывач, 1800 м н.у.м., 2010 г.



Рисунок Г.8 – Самец *Empis (Leptempis) kubaniensis* с добычей (предпол. Anthomyidae), г. Большой Тхач, 1700 м н.у.м., 2006 г.



Рисунок Г.9 – Самец *Empis (Polyblepharis) crassa* при питании нектаром на соцветии *Cephalaria gigantea*, г. Тыбга, 1900 м н.у.м., август 2011 г.



Рисунок Г.10 – Самка *Empis (Polyblepharis) crassa* при питании нектаром на соцветии *Centaurea salicifolia*, г. Фишт, 1600 м н.у.м., август 2013 г.



Рисунок Г.11 – Самец *Empis (Polyblepharis) crassa* с добычей (Vibionidae), пастбище Абаго, 1700 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.12 – Дарение «свадебного подарка» и копуляция *Empis (Polyblepharis) crassa*, пастбище Абаго, 1700 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.13 – Самка *Empis (Polyblepharis) eutera* при питании нектаром. Окр. Маныча, апрель 2013 г.



Рисунок Г.14 – Самец *Empis (Polyblepharis) albicans* с «брачным подарком» - особью своего вида. Окр. Маныча, май 2013 г.



Рисунок Г.15 – Самец *Empis (Euempis) tessellata* с «брачным подарком» – особью своего вида. Окр. Краснодара, май 2006 г.



Рисунок Г.16 – Самец *Empis (Euempis) calcarata* с «брачным подарком» - особью своего вида. Запов. Утриш, июнь 2014 г.



Рисунок Г.17 – Самка *Empis (Pachymeria) ptilocnemis* при питании нектаром на *Lapsana intermedia*, заказник «Камышанова Поляна», 1200 м н.у.м., 2015 г.



Рисунок Г.18 – Самка *Empis (Pachymeria) ptilocnemis* при питании нектаром на соцветии *Terphrosiris karjagini*, г. Большой Тхач, 1700 м н.у.м., 2006 г.



Рисунок Г.19 – Самец *Empis (Pachymeria) ptilocnemis* с «брачным подарком» (предп. Anthomyidae), оз. Кардывач, 1800 м н.у.м., август 2010 г. Мухи обильно покрыты пыльцевыми зёрнами.



Рисунок Г.20 – Самец *Empis (Pachymeria) femorata* с «брачным подарком» (предп. Muscidae), окр. ст. Отрадная, 400 м н.у.м., май 2006 г.



Рисунок Г.21 – *Empis* (s. str.) *dornicola* на цветке *Chamaenerion angustifolium*, г. Оштен, 1850 м н.у.м., июль 2012 г.



Рисунок Г.22 – Самец *Empis* (s. str.) *longiphallus* на соцветии *Senecio rhombifolius*, г. Пшехо-Су, 2000 м н.у.м., август 2011 г.



Рисунок Г.23 – Самец *Empis* (s. str.) *caucasipennipes* на соцветии *Lamiaceae* sp., Горячий Ключ, 400 м н.у.м., май 2013 г.



Рисунок Г.24 – Самец *Empis* (s. str.) *planti* в цветке *Cordamine uliginosa*, г. Абаго, 2200 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.25 – Цветки дремы ночной *Silena postiflora* с находящимися в них *Empis*, хребет Азиш-Тау, 1400 м н.у.м., июль 2014 г.



Рисунок Г.26 – Цветки колокольчика *Campanula anomala* с находящимися в них *Empis*, г. Оштен, 2300 м н.у.м., июль 2012 г.



Рисунок Г.27 – Спаривание *Rhamphomyia* sp.: самка с «брачным подарком» (*Cicadella viridis*), г. Краснодар, май 2011 г.



Рисунок Г.28 – Самец *Rhamphomyia sulcata* со «свадебным» подарком (Нуменоптера), Глюстенхабль, май 2008 г.



Рисунок Г.29 – Самец *Rhamphomyia sulcata* со «свадебным» подарком (Diptera), Краснодар, апрель 2006 г.



Рисунок Г.30 – Питание различных Empididae в высокогорьях Кавказа – слева *Hilara sp.*, справа – *Empis sp.* на соцветии *Aster alpinus*, г. Абаго, 1850 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.31 – Питание *Hilara sp.* на цветках *Veronica gentianoides*. г. Оштен, 2300 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.32 – Питание *Hilara sp.* на цветках *Filipendula sp.*, г. Оштен, 2100 м н.у.м., июль 2013 г.



Рисунок Г.33 – *Hilara anglodanica* в поисках упавших насекомых. ГПЗ «Утриш», июнь 2016 г.

Рисунок Г.34 – *Hilara anglodanica* в процессе преподношения «свадебного подарка» ГПЗ «Утриш», июнь 2016 г.



Рисунок Г.35 – Самка *Wiedemannia pseudovaillanti* на охоте в зоне брызг. р. Курджипис, 1000 м н.у.м., июнь 2015 г.



Рисунок Г.36 – Самец *Wiedemannia vaillanti* в процессе исполнения брачного танца. Хр. Азиш-Тау, 1100 м н.у.м., июнь 2013 г.



Рисунок Г.37 – Самка *Platypalpus infectus* с добычей (предп. Muscidae)
Горячключевской р-он, окр. пос.
Октябрьский, 300 м н.у.м., май 2011 г.



Рисунок Г.38 – *Platypalpus arzanovi* с жертвой – особью своего вида. Ростовский заповедник, берег оз Маныч-Гудило, апрель 2013 г.



Рисунок Г.39 – Стволовой хищник – *Tachytreza nubila* с добычей (Collembola).
Пастбище Абаго, 1800 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г. 40 – Хищная литофильная *Tachydromyia* sp. с добычей. Оз. Верхний Кардывач, 2700 м н.у.м., август 2010 г.



Рисунок Г.41 – *Oropzella sphenoptera* с добычей. Северский р-он, г. Папай, 400 м н.у.м., май 2011 г.



Рисунок Г.42 – *Bicellaria sp.* с добычей. Таманский п-ов, урочище Дубовый рынок, июнь 2013 г.



Рисунок Г.43 – Хищничество у эмпидоидов: *Empis (Leptempis) kubaniensis* с добычей *Hilara sp.* Пастбище Абаго, 1900 м н.у.м., август 2008 г.



Рисунок Г.44 – Хищничество у эмпидоидов: *Empis (Xanthempis) zamotajlovi* с добычей *Platypalpus sp.*, Горячеключевской р-он, окр. пос. Октябрьский, 300 м н.у.м., май 2011 г.



Рисунок Г.45 – Хищничество у эмпидоидов: *Empis (Leptempis) kubaniensis*. с жертвой *Empis (Xanthempis) ravli* г. Ачишхо, 1600 м н.у.м., июль 2005 г.



Рисунок Г.46 – Активное питание *Empis* на *Lapsana intermedia*, Аишха, 1700 м н.у.м., июль 2009 г.



Рисунок Г.47 – *Empis (Xanthempis) oxilara* покрытый пыльцевыми зёрнами скумпии пронзеннолистной. Крымский заповедник, июнь 2016 г.

<i>Hilara thoracica</i> Macquart, 1827	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Hilara woodiella</i> Chvála 1999	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis basalis</i> Loew, 1873	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis calcarata</i> Bezzi 1899	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis pleurica</i> (Collin, 1960)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis sericans</i> Brullé, 1832	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis sevanensis</i> Shamshev, 2001	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis shushaensis</i> Shamshev, 2001	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis tessellata</i> Fabricius, 1794	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Empis contigua</i> (Loew, 1864)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis femorata</i> Fabricius, 1798	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis mediterranea</i> (Loew, 1864)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis obscuripes</i> (Loew, 1873)	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis ptilocnemis</i> (Loew, 1873)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis subclavata</i> (Loew, 1873)	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis albicans</i> Meigen, 1822	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis azerbaijanica</i> Shamshev, 2006	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis candidata</i> Loew, 1873	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis crassa</i> Nowicki, 1868	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis eumera</i> Loew, 1868	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis haemi</i> Loew, 1862	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis skufini</i> Shamshev, 2003	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis talyshensis</i> Shamshev, 2006	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis zachardai</i> Chvála, 1999	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis livida</i> Linnaeus, 1758	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis afipsiensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis apicalis</i> Loew, 1865	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>Empis confusa</i> Loew, 1865	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis grisea</i> Fallén, 1816	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Empis grootaerti</i> Gladun et Kustov, 2011	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis euxinus</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis kubaniensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis nagalevskii</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis tatyanae</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis yaroshenkoi</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis (Anacrostichus) sp. 1.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis abagoensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis aceponti</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis acinerea</i> Chvála, 1985	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis aestiva</i> Loew, 1867	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis albopilosa</i> de Meijere, 1935	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Empis arkhyziensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis batumiensis</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis brendae</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis caucasidecora</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis caucasimontanus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis caucasipennipes</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis cherkessica</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis consobrina</i> Syrovátka, 1983	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis daronicola</i> Çiftçi, 2012	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis genualis</i> Strobl, 1893	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis gladuni</i> Shamshev et Kustov, 2014	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis hamatophalus</i> Kustov et Mikhaylichenko, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis hilariformis</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	0	0	0	0	0	0

<i>Empis hirta</i> Loew, 1865	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis kamyschanovensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis ladae</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis longiphallus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis mezikhi</i> Shamshev et Kustov, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis ovchinnikovae</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis pseudochoiptera</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis planti</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis prodromus</i> Loew, 1867	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis pusio</i> Egger, 1860	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis socrus</i> Syrovátka, 1983	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis temryukiensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis tenera</i> Syrovátka, 1983	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis xanthopoda</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis hyalipennis</i> Fallén 1816	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis adriani</i> Chvála, 1996	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis adzharica</i> Shamshev, 1998	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis alanica</i> Shamshev, 1998	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis annae</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis assalemensis</i> Daugeron, 2000	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis caucasica</i> Bezzi, 1909	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis grichanovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis kovalevi</i> Shamshev, 1998	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis pavli</i> Shamshev, 1998	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis ponti</i> Chvála, 1996	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis pseudoconcolor</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis shamshevi</i> Kustov, 2011	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Empis stercorea</i> Linnaeus, 1761	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis teberdaensis</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis trigramma</i> Wiedemann in Meigen 1822	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis zamotajlovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis zinovjevae</i> Shamshev, 1998	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis azishtauensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis krasnodarensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia azauensis</i> Barták, 1983	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia basispinosa</i> Frey, 1950	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia caucasica</i> Frey, 1953	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia czizeki</i> Barták, 1982	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia distincta</i> Frey, 1950	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia dombai</i> Barták, 1983	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia drahomirae</i> Barták, 1983	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia ignobilis</i> Zetterstedt, 1859	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia laevipes</i> (Fallén, 1816)	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia sulcata</i> (Meigen, 1804)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia sulcatella</i> Collin, 1926	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia teberdana</i> Barták, 1983	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia tibialis</i> Meigen, 1822	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia crassirostris</i> (Fallén, 1816)	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia kovalevi</i> Barták, 2004	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia pseudopoissoni</i> Kustov at Gladun, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia tuberifemur</i> Barták, 2004	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia dentata</i> Oldenberg, 1910	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia flava</i> (Fallén 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia nigripennis</i> (Fabricius, 1794)	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Rhamphomyia trigemina</i> Oldenberg, 1927	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia umbripennis</i> Meigen 1822	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia variabilis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia kerteszi</i> Oldenberg, 1927	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hemerodromia illiesi</i> Joost, 1980	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chelifera flavella</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chelifera precabunda</i> Collin, 1961	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chelipoda vocatoria</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichocephala irrorata</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichocephala monae</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichocephala ocellata</i> (Costa 1854)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Clinocera appendiculata</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Clinocera nigra</i> Meigen, 1804	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Clinocera stagnalis</i> (Haliday, 1833)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kowarzia barbatula</i> (Mik 1880)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kowarzia caucasica</i> Sinclair, Shamshev, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kowarzia plectrum</i> (Mik, 1880)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kowarzia schumanni</i> (Joost, 1981)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichoclinocera grichanovi</i> Sinclair, Shamshev 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia beckeri</i> (Mik, 1889)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia lota</i> Walker 1851	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia zetterstedti</i> (Fallén, 1826)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia chvalai</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia fallaciosa</i> (Loew, 1873)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia klausnitzeri</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia kustovi</i> Sinclair et Shamshev, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia pseudovaillanti</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Wiedemannia shamshevi</i> Kustov et Zhrebilo, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia sinclairi</i> Kustov et Zhrebilo, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia vaillanti</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia braueri</i> (Mik, 1880)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia caucasica</i> Joost, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hormopeza obliterated</i> Zetterstedt 1838	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dryodromia testacea</i> Rondani, 1856	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Iteaphila caucasica</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Iteaphila kubaniensis</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthepiscopus</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichopeza longicornis</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleodromia immaculata</i> Haliday, 1833	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gloma fuscipennis</i> Meigen, 1822	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atelestus pulicarius</i> (Fallen 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichina elongata</i> Haliday, 1833	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Trichina opaca</i> Loew, 1864	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichinomyia fuscipes</i> (Zetterstedt [1838])	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria austriaca</i> Tuomikoski 1955	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria nigra</i> (Meigen, 1824)	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria spuria</i> (Fallen 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria subpilosa</i> Collin, 1926	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria sulcata</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bicellaria vana</i> Collin 1926	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hybos femoratus</i> (Müller, 1776)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hybos vagans</i> Loew, 1874	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Chvalaea sopiana</i> Papp et Földvári, 2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptopeza flavipes</i> (Meigen 1820)	0	0	1	0	0	0	0	0	0

<i>Platypalpus exilis</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus gazaryani</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus infectus</i> (Collin 1926)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus kamyshanovensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus kintrishiensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus lantsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus longicornis</i> (Meigen 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus longiseta</i> (Zetterstedt, 1842)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus luteolus</i> (Collin, 1926)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus luteicornis</i> (Meigen 1838)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus mikii</i> (Becker, 1890)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus minutus</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus neberdzaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus negrobovi</i> Grootaert, Kustov and Shamshev, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus nigrinus</i> (Meigen 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus nigratarsis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus notatus</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus odintsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus pallescens</i> V. Kovalev, 1979	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus pallidiseta</i> V. Kovalev, 1978	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus pallidiventris</i> (Meigen, 1822)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus pectoralis</i> (Fallén, 1815)	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Platypalpus pseudociliaris</i> (Strobl 1910)	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Platypalpus pseudosilvahumidus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus rapidooides</i> Chvála, 1975	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus ruficornis</i> (von Roser 1840)	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus sinevi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus smirnovi</i> V. Kovalev, 1978	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus stigmatellus</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus subcaucasicus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus teberdaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus vegrandis</i> Frey 1943	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachypeza fuscipennis</i> (Fallén, 1815)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachypeza nubila</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachypeza yinyang</i> Papp et Földvári 2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia arrogans</i> (Linnaeus, 1761)	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia borzhomica</i> Shamshev, 1994	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia caucasica</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia elbrusensis</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia georgiana</i> Shamshev, 1993	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia gorodkovi</i> Shamshev, 1993	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tachydromia parva</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crossopalpus aeneus</i> (Walker, 1871)	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Crossopalpus nigritellus</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Drapetis completa</i> V. Kovalev, 1972	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia caucasica</i> Chvála, 1970	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia curtipennis</i> Collin, 1950	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia isabellae</i> Grootaert et Shamshev, 2010	0	0	1	1	0	0	0	0	0

<i>Chersodromia nigrosetosa</i> Chvála, 1970	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia nikolayi</i> Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia pontica</i> Chvála, 1970	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Elaphropeza ephippiata</i> (Fallen 1815)	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	45	67	30	6	1	1	0

Обозначения: бесцветное поле – вид не встречается в данной зоне; красное – вид активен в пределах одного календарного месяца; желтое – двух месяцев; зеленое – трех месяцев; синие – четырех месяцев.

<i>Empis basalis</i> Loew, 1873	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis calcarata</i> Bezzi 1899	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis pleurica</i> (Collin, 1960)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis sericans</i> Brullé, 1832	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis sevanensis</i> Shamshev, 2001	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis shushaensis</i> Shamshev, 2001	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis tessellata</i> Fabricius, 1794	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Empis contigua</i> (Loew, 1864)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis femorata</i> Fabricius, 1798	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis mediterranea</i> (Loew, 1864)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis obscuripes</i> (Loew, 1873)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis ptilocnemis</i> (Loew, 1873)	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis subclavata</i> (Loew, 1873)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis albicans</i> Meigen, 1822	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis azerbaijanica</i> Shamshev, 2006	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis candidata</i> Loew, 1873	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis crassa</i> Nowicki, 1868	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis eumera</i> Loew, 1868	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis haemi</i> Loew, 1862	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis skufini</i> Shamshev, 2003	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis talyshensis</i> Shamshev, 2006	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis zachardai</i> Chvála, 1999	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis livida</i> Linnaeus, 1758	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis afipsiensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis apicalis</i> Loew, 1865	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis confusa</i> Loew, 1865	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis grisea</i> Fallén, 1816	0	0	1	1	0	0	0	0

<i>Empis grootaerti</i> Gladun et Kustov, 2011	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis euxinus</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis kubaniensis</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis nagalevskii</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis tatyanae</i> Kustov et Shamshev, 2011	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis yaroshenkoi</i> Shamshev et Kustov, 2007	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis (Anacrostichus)</i> sp. 1.	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis abagoensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis aceponti</i> Chvála, 2012	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis acinerea</i> Chvála, 1985	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis aestiva</i> Loew, 1867	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis albopilosa</i> de Meijere, 1935	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis arkhyziensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis batumiensis</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis brendae</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis caucasidecora</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis caucasimontanus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis caucasipennipes</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis cherkessica</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis consobrina</i> Syrovátka, 1983	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis daronicola</i> Çiftçi, 2012	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Empis genualis</i> Strobl, 1893	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis gladuni</i> Shamshev et Kustov, 2014	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis hamatophalus</i> Kustov et Mikhaylichenko, 2013	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Empis hilariformis</i> Kustov et Shamshev, 2014	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis hirta</i> Loew, 1865	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis kamyschanovensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	1	1	0	0	0

<i>Empis ladae</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Empis longiphallus</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis mezikhi</i> Shamshev et Kustov, 2014	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis ovchinnikovae</i> Kustov et Shamshev, 2014	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis pseudochoiptera</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis planti</i> Chvála, 2012	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis prodromus</i> Loew, 1867	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis pusio</i> Egger, 1860	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis socrus</i> Syrovátka, 1983	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis temryukiensis</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Empis tenera</i> Syrovátka, 1983	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Empis xanthopoda</i> Kustov et Shamshev, 2013	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis hyalipennis</i> Fallén 1816	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis adriani</i> Chvála, 1996	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Empis adzharica</i> Shamshev, 1998	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Empis alanica</i> Shamshev, 1998	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis annae</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis assalemensis</i> Daugeron, 2000	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis caucasica</i> Bezzi, 1909	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Empis grichanovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis kovalevi</i> Shamshev, 1998	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Empis pavli</i> Shamshev, 1998	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Empis ponti</i> Chvála, 1996	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Empis pseudoconcolor</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis shamshevi</i> Kustov, 2011	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis stercorea</i> Linnaeus, 1761	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis teberdaensis</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	0	1	1	0	0	0

<i>Empis trigramma</i> Wiedemann in Meigen 1822	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Empis zamotajlovi</i> Shamshev et Kustov, 2008	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis zinovjevae</i> Shamshev, 1998	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Empis azishtauensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Empis krasnodarensis</i> Shamshev & Kustov, 2013	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia azauensis</i> Barták, 1983	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia basispinosa</i> Frey, 1950	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia caucasica</i> Frey, 1953	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia czizeki</i> Barták, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia distincta</i> Frey, 1950	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rhamphomyia dombai</i> Barták, 1983	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia drahomirae</i> Barták, 1983	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia ignobilis</i> Zetterstedt, 1859	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia laevipes</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia sulcata</i> (Meigen, 1804)	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia sulcatella</i> Collin, 1926	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia teberdana</i> Barták, 1983	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia tibialis</i> Meigen, 1822	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia crassirostris</i> (Fallén, 1816)	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia kovalevi</i> Barták, 2004	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia pseudopoissoni</i> Kustov at Gladun, 2012	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia tuberifemur</i> Barták, 2004	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia dentata</i> Oldenberg, 1910	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rhamphomyia flava</i> (Fallén 1816)	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Rhamphomyia nigripennis</i> (Fabricius, 1794)	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia trigemina</i> Oldenberg, 1927	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia umbripennis</i> Meigen 1822	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>Rhamphomyia variabilis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Rhamphomyia kerteszi</i> Oldenberg, 1927	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Hemerodromia illiesi</i> Joost, 1980	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chelifera flavella</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Chelifera precabunda</i> Collin, 1961	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Chelipoda vocatoria</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Dolichocephala irrorata</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dolichocephala monae</i> Joost, 1981	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Dolichocephala ocellata</i> (Costa 1854)	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Clinocera appendiculata</i> (Zetterstedt, 1838)	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Clinocera nigra</i> Meigen, 1804	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Clinocera stagnalis</i> (Haliday, 1833)	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Kowarzia barbatula</i> (Mik 1880)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Kowarzia caucasica</i> Sinclair, Shamshev, 2014	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Kowarzia plectrum</i> (Mik, 1880)	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Kowarzia schumanni</i> (Joost, 1981)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trichoclinocera grichanovi</i> Sinclair, Shamshev 2014	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Wiedemannia beckeri</i> (Mik, 1889)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wiedemannia lota</i> Walker 1851	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia zetterstedti</i> (Fallén, 1826)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wiedemannia chvalai</i> Joost, 1981	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Wiedemannia fallaciosa</i> (Loew, 1873)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia klausnitzeri</i> Joost, 1981	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Wiedemannia kustovi</i> Sinclair et Shamshev, 2014	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Wiedemannia pseudovaillanti</i> Joost, 1981	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wiedemannia shamshevi</i> Kustov et Zhrebilo, 2014	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wiedemannia sinclairi</i> Kustov et Zhrebilo, 2014	0	1	1	1	1	1	0	0

<i>Wiedemannia vaillanti</i> Joost, 1981	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wiedemannia braueri</i> (Mik, 1880)	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Wiedemannia caucasica</i> Joost, 1981	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Hormopeza obliterata</i> Zetterstedt 1838	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Dryodromia testacea</i> Rondani, 1856	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Iteaphila caucasica</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Iteaphila kubaniensis</i> Shamshev et Sinclair, 2009	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Anthepiscopus</i> sp. 1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Trichopeza longicornis</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Heleodromia immaculata</i> Haliday, 1833	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Gloma fuscipennis</i> Meigen, 1822	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Atelestus pulicarius</i> (Fallen 1816)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Trichina elongata</i> Haliday, 1833	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Trichina opaca</i> Loew, 1864	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Trichinomyia fuscipes</i> (Zetterstedt [1838])	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Bicellaria austriaca</i> Tuomikoski 1955	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Bicellaria nigra</i> (Meigen, 1824)	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Bicellaria spuria</i> (Fallen 1816)	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Bicellaria subpilosa</i> Collin, 1926	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Bicellaria sulcata</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Bicellaria vana</i> Collin 1926	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Hybos femoratus</i> (Müller, 1776)	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Hybos vagans</i> Loew, 1874	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Chvalaea sopiana</i> Papp et Földvári, 2001	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Leptozeza flavipes</i> (Meigen 1820)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ocydromia glabricula</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Oropezella sphenoptera</i> (Loew, 1873)	0	0	0	1	1	1	1	0

<i>Euthyneura myrtilli</i> Macquart 1836	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Euthyneura zaitsevi</i> Shamshev et Kustov, 2012	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Oedalea austroholmgreni</i> Chvala 1981	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oedalea flavipes</i> Zetterstedt 1842	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Oedalea holmgreni</i> Zetterstedt 1852	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Oedalea montana</i> Chvála, 1981	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Oedalea zetterstedti</i> Collin, 1926	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Symbalophthalmus dissimilis</i> (Fallén 1815)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Symbalophthalmus pictipes</i> (Becker 1889)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus abagoensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus akhunensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus albicornis</i> (Zetterstedt 1842)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus albiseta</i> (Panzer, [1806])	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus arzanovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus baldensis</i> (Strobl 1899)	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus brachystylus</i> (Bezzi 1892)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus brevicornis</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus caucasicus</i> V. Kovalev, 1967	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus caroli</i> Grootaert 1987	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus ciliaris</i> (Fallen 1816)	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Platypalpus clarandus</i> (Collin 1926)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus collini</i> (Chvála 1966)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus cothurnatus</i> Macquart 1827	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus cryptospina</i> (Frey, 1909)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus exilis</i> (Meigen, 1822)	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus gazaryani</i> Kustov, Shamshev and Grootaert,	0	0	0	0	1	0	0	0

2014								
<i>Platypalpus infectus</i> (Collin 1926)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus kamyshanovensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus kintrishiensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus lantsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus longicornis</i> (Meigen 1822)	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Platypalpus longiseta</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus luteolus</i> (Collin, 1926)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus luteicornis</i> (Meigen 1838)	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus mikii</i> (Becker, 1890)	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Platypalpus minutus</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus neberdzaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus negrobovi</i> Grootaert, Kustov and Shamshev, 2012	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus nigrinus</i> (Meigen 1822)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus nigratarsis</i> (Fallén, 1816)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus notatus</i> (Meigen, 1822)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Platypalpus odintsovi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2014	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus pallescens</i> V. Kovalev, 1979	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus pallidiseta</i> V. Kovalev, 1978	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Platypalpus pallidiventris</i> (Meigen, 1822)	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus pectoralis</i> (Fallén, 1815)	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Platypalpus pseudociliaris</i> (Strobl 1910)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus pseudosilvahumidus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	1	1	1	0	0	0	0

<i>Platypalpus rapidooides</i> Chvála, 1975	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus ruficornis</i> (von Roser 1840)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus sinevi</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Platypalpus smirnovi</i> V. Kovalev, 1978	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus stigmatellus</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Platypalpus subcaucasicus</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Platypalpus teberdaensis</i> Kustov, Shamshev and Grootaert, 2015	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Platypalpus vegrandis</i> Frey 1943	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Tachypeza fuscipennis</i> (Fallén, 1815)	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tachypeza nubila</i> (Meigen, 1804)	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Tachypeza yinyang</i> Papp et Földvári 2001	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tachydromia arrogans</i> (Linnaeus, 1761)	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Tachydromia borzhomica</i> Shamshev, 1994	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tachydromia caucasica</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tachydromia elbrusensis</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tachydromia georgiana</i> Shamshev, 1993	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tachydromia gorodkovi</i> Shamshev, 1993	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tachydromia parva</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Crossopalpus aeneus</i> (Walker, 1871)	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Crossopalpus nigrivetellus</i> (Zetterstedt, 1842)	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Drapetis completa</i> V. Kovalev, 1972	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chersodromia caucasica</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia curtipennis</i> Collin, 1950	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia isabellae</i> Grootaert et Shamshev, 2010	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia nigrosetosa</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chersodromia nikolayi</i> Grootaert, Shamshev et Kustov, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Chersodromia pontica</i> Chvála, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elaphropeza ehippiata</i> (Fallen 1815)	0	0	0	1	1	0	0	0
Всего по месяцам	2	32	87	141	144	63	17	2

Обозначения: 1 – вид присутствует, 0 – вид отсутствует; бесцветное поле – вид не встречается в данной зоне; красное – вид активен в пределах одного календарного месяца; желтое – двух месяцев; зеленое – трех месяцев; синие – четырех месяцев; фиолетовое – пяти месяцев; коричневое – шести месяцев.

**Приложение Е. Важнейшие местообитания эмпидоидов
УЧАСТОК «СЕННОЙ»**



Рисунок Е.1 – Вид местообитания «Сенной» с прибрежной зоны Таманского залива.



Рисунок Е.2 – Вид береговой линии местообитания «Сенной».



Рисунок Е.3 – Вид на первую линию строений.



Рисунок Е.4 – Помост для входа в залив.



Рисунок Е.5 – Галофитная растительность.



Рисунок Е.6 – Песчаный участок местообитания.



Рисунок Е.7 – Морские травы вблизи береговой линии.



Рисунок Е.8 – Формирование выбросов морских трав.



Рисунок Е.9 – Многолетний перегной морских трав у берега.



Рисунок Е.10 – Растение-эдификатор: тростник южный.

УЧАСТОК «ВЕСЕЛОВКА»



Рисунок Е.11 – Берег Кизилташского лимана и сад Яхно.



Рисунок Е.12 – Подножие сопки Поливадина.



Рисунок Е.13 – Ковыльная степь в юго-восточной части местообитания.



Рисунок Е.14 – Тренировки дельтопланеристов (сопка Поливадина) – антропогенный фактор



Рисунок Е.15 – Обвалы почвы.



Рисунок Е.16 – Разнотравье и кустарники боярышника.



Рисунок Е.17 – Вид степной балки, на заднем плане – пос. Веселовка.



Рисунок Е.18 – Участок асфальтной дороги и виноградники.



Рисунок 19 – Вид косы с вершины сопки Поливадина

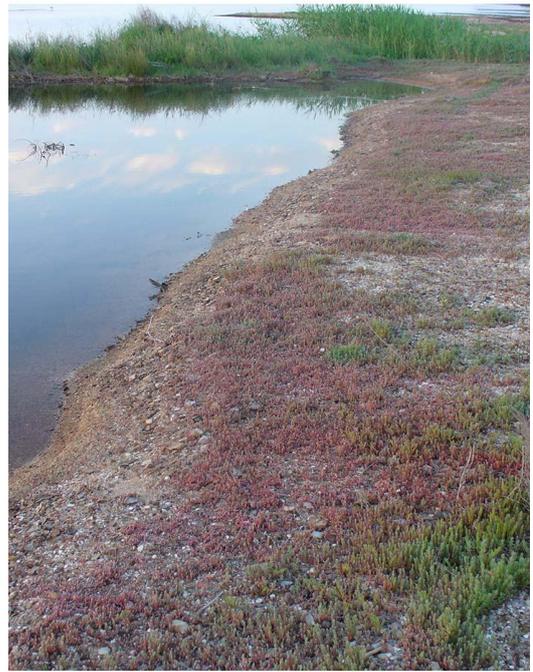


Рисунок 20 – Засоленные участки у побережья лимана Цокур

УЧАСТОК «СОБОЛЕВСКИЙ»



Рисунок Е.21 – Вид зарослей ивы и тополя на участке «Соболевский»



Рисунок Е.22 – Прибрежный ландшафт



Рисунок Е.23 – Подтопляемая часть берега



Рисунок Е.24 – Общий обзор характерного ландшафта



Рисунок Е.25 – Подтопляемая низина



Рисунок Е.26 – Древесная растительность в понижениях рельефа



Рисунок Е.27 – Излучина реки с илисто-песчаным участком берега



Рисунок Е.28 – Подтопленный участок леса



Рисунок Е.29 – Бурелом после зимнего периода



Рисунок Е.30 – Расположения объектов нефтегазосбора по соседству с участком – косвенный лимитирующий фактор.

УЧАСТОК «БЕТТА»



Рисунок Е.31 – Вид западного склона участка «Бетта»



Рисунок Е.32 – Пороги на русле р. Бетта



Рисунок Е.33 – Фрагмент смешанного леса с доминированием сосны



Рисунок Е.34 – Участок дубового леса на отроге хребта



Рисунок Е.35 – Петрофитная растительность скалистой осыпи



Рисунок Е.36 – Синузия лиан на участке «Бетта»



Рисунок Е.37 – Пересыхающий участок притока р. Бетта



Рисунок Е.38 – Папоротниково-моховая ассоциация в подлеске дубовой рощи



Рисунок Е.39 – Петрофитные сообщества с участием сосны

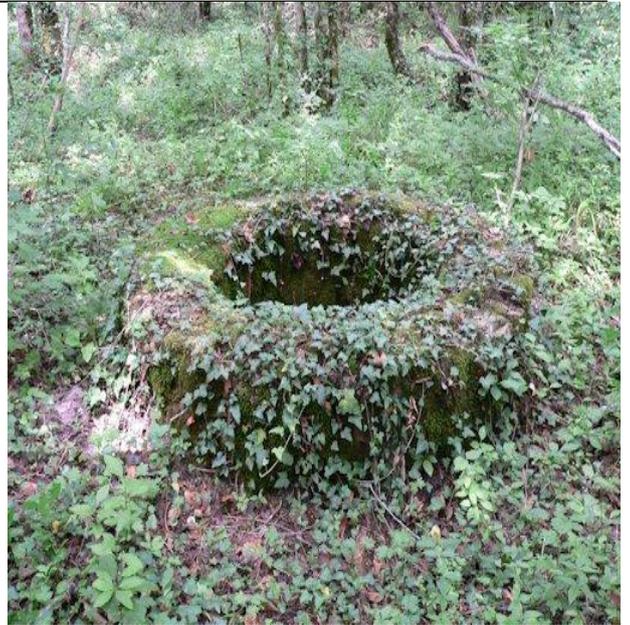


Рисунок Е.40 – Лесной колодец, поросший плющом

УЧАСТОК «ОКТЯБРЬСКИЙ»



Рисунок Е.41 – Вид местообитания «Октябрьский» с вершины хребта

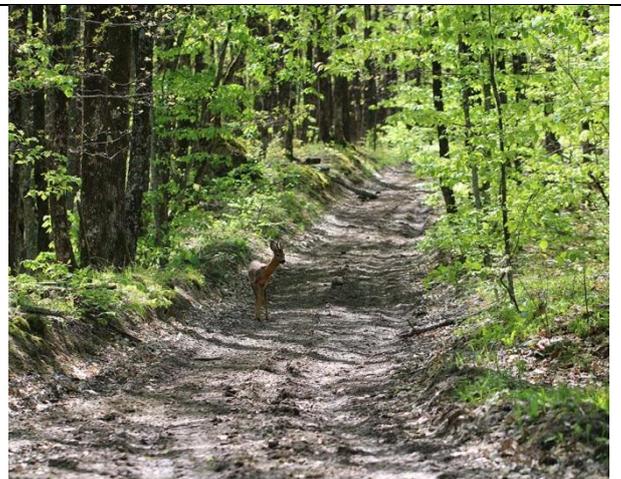


Рисунок Е.42 – Дорога в лесу на вершине хребта



Рисунок Е.43 – Подтопляемый участок леса возле озера



Рисунок Е.44 – Участок спелого букового леса на крутых склонах



Рисунок Е.45 – Русло р. Мокрый Сепсиль



Рисунок Е.46 – Вид лесного озера



Рисунок Е.47 – Вторичная сукцессия на старой лесовозной дороге возле лесного озера



Рисунок Е.48 – Молодой дубово-грабовый лес



Рисунок Е.49 – Ассоциация подтопляемых местообитаний с участием ситников



Рисунок Е.50 – Поросль дуба в экотоне послелесного луга



Рисунок Е.51 – Антропогенный фактор: разъезженная лесозаготовочная дорога



Рисунок Е.52 – Участок почвы, подсохший после антропогенного воздействия (лесозаготовочные работы)

УЧАСТОК «ТЕМНОЛЕССКИЙ»



Рисунок Е.53 – Послелесной луг в окрестностях
Большого университетского водопада



Рисунок Е.54 – Заросли трав и курстарников в понижении рельефа



Рисунок Е.55 – Молодой лес на старой дороге к Темнолесской



Рисунок Е.56 – Подтопляемые низины в лесу в окр. Темнолесской



Рисунок Е.57 – Участок русла р. Горелая Балка – лев. притока р. Мезмай

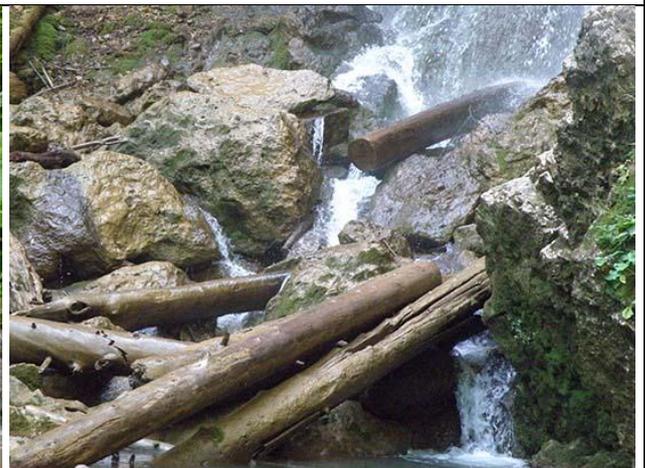


Рисунок Е.58 – Завалы из бревен и камней на р. Мезмай



Рисунок Е.59 – Большой университетский водопад



Рисунок Е.60 – *Wiedemannia sinclairi* – региональный эндемик, обитатель зоны заплеска



Рисунок Е.61 – Типичные местообитания зоны заплеска и брызг



Рисунок Е.62 – Стволы и плодовые тела грибов – место развития ксило- и мицетобионтных видов насекомых



Рисунок Е.63 – Исток р. Мезмай



Рисунок Е.64 – Сенокосы – одна из форм антропогенного воздействия



Рисунок Е.65 – Типичный буково-пихтовый лес



Рисунок Е.66 – Скальные выходы правобережья Курджипса



Рисунок Е.67 – Заросли рододендрона – типичные сообщества скальников Курджипса



Рисунок Е.68 – Река Курджипс выше Мезмая



Рисунок Е.69 – Участки самшитового леса в долине Курджипса



Рисунок Е.70 – Лесозаготовительные работы – одна из основных форм антропогенного воздействия



Рисунок Е.71 – Лесозаготовочные дороги в долине Курджипса



Рисунок Е.72 – Заготовка шишек пихты Нордмана – одна из форм антропогенного воздействия

УЧАСТОК «ЛАГАНАКСКИЙ»



Рисунок Е.73 – Лаганакский хр. в окр. г. Житная, южная куэста

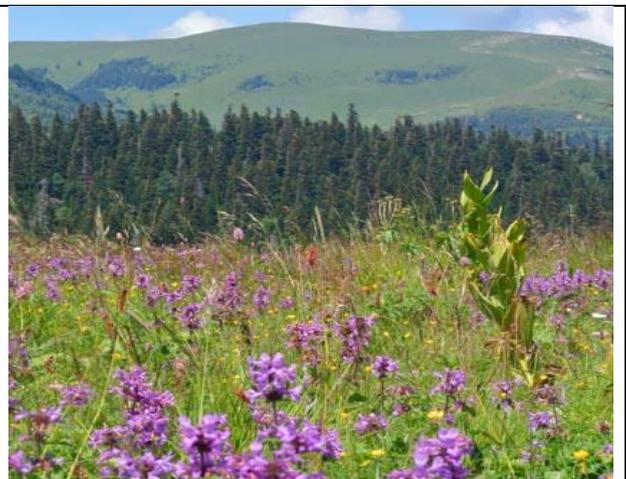


Рисунок Е.74 – Вид на г. Мезмай



Рисунок Е.75 – Скальные выходы Лагонакского хребта



Рисунок Е.76 – Лаганакский хребет, окр. г. Матук



Рисунок Е.77 – Субальпийский луг на Лаганакском хр. (июнь).



Рисунок Е.78 – Вид с г. Мезмай на массив Мурзикау и долину Сухого Курджипса



Рисунок Е.79 – Вид с г. Мезмай на Лаганакский хребет



Рисунок Е.80 – Каньон р. Цица.



Рисунок Е.81 – Джипинг и мотокросс – важнейшие формы антропогенного воздействия на биоценозы Лаганакского хр.



Рисунок Е.82 – Конные прогулки и выпас скота факторы антропогенного воздействия на фауну насекомых Лаганакского хр.