

**С.В. БАРЫШНИКОВА**

**КРИВОУСЫЕ КРОХОТКИ-МОЛИ  
(Lepidoptera, Bucculatricidae)  
ФАУНЫ РОССИИ  
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**



УДК 595.78(470+571)

ББК 28.691.89(2Рос)

Б26

Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом  
Российской академии наук

Вып. 175

Главный редактор член-корр. РАН *О.Н. Пугачев*

Редакционная коллегия:

*С.Ю. Синёв* (отв. ред. серии), *С.В. Барышникова* (ученый секретарь),  
*Н.Б. Ананьева*, *В.Ф. Зайцев*, *Э.П. Нарчук*, *А.В. Смирнов*, *С.Я. Цалолыхин*

Редактор выпуска *С.Ю. Синёв*

Рецензенты: *А.В. Селиховкин*, *А.А. Стекольников*

### **Барышникова С.В.**

Б26 Кривоусые крохотки-моли (Lepidoptera, Bucculatricidae) фауны России и сопредельных территорий. — СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. — 160 с., 32 илл. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып. 175.)

Книга посвящена кривоусым крохоткам-молям (Bucculatricidae) — мало изученному семейству минирующих молей, среди которых есть серьезные вредители сельского и лесного хозяйства. Она представляет собой первую фундаментальную отечественную сводку по этой группе насекомых и включает определительные таблицы и очерки по морфологии, биологии, распространению, филогении и систематике семейства, а также подробные характеристики рода *Bucculatrix* и всех представленных в фауне России и сопредельных территорий видов.

Издание предназначено для энтомологов, специалистов по защите растений, работников заповедников, преподавателей, аспирантов и студентов высших учебных заведений.

Библиогр. 182 назв., ил. 32.

На обложке: *Bucculatrix ratisbonensis* Stainton, 1861 (самец, снят 25.07.2001, г. Ярославль); фото М.А. Клепикова.

*Книга подготовлена и выпущена при поддержке программы ОБН РАН  
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»*

© С.В. Барышникова, 2013

© Зоологический институт РАН, 2013

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2013

ISBN 978-5-87317-937-4

# ОБЩАЯ ЧАСТЬ

---

---

## ОБЗОР МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

### Морфология имаго

Морфологические характеристики даны преимущественно для представителей рода *Bucculatrix* Zeller, 1839. В качестве сравнительных были использованы некоторые признаки двух других родов, относящихся к семейству Bucculatricidae: *Leucoedemia* Scoble et Scholtz, 1984 и *Ogmograptis* Meyrick, 1935 (их признаки приводятся в скобках, если известно, что они отличаются от таковых у представителей рода *Bucculatrix*).

Голова. Голова с пучком длинных волосовидных чешуек, который у самцов часто более густой и пышный, чем у самок (в роде *Ogmograptis* голова гладкая). Хоботок короткий, голый (у *Ogmograptis* отсутствует); максиллярные щупики рудиментарные; лабиальные щупики значительно редуцированные, одночлениковые (в роде *Leucoedemia* трехчлениковые). Глазки отсутствуют (в роде *Ogmograptis*, согласно первоописанию, они развиты и располагаются на голове сзади). Усики короче переднего крыла, их базальный членик (скапус) вытянут и расширен, образуя глазную покрывку, несущую прижатые чешуйки (у *Leucoedemia ingens* глазные покрывки очень крупные: Scoble, Scholtz, 1984); первый членик жгутика длинный, у самцов обычно с глубокой вырезкой. Членики усиков у большинства видов имеют темное окаймление. Глаза полушаровидные, у некоторых пустынных видов очень крупные (Braun, 1963).

Грудь и тегулы обычно светлые, с примесью (иногда значительной) темных чешуек.

Передние крылья ланцетовидные, заостренные, с вытянутыми вершинами; их окраска разнообразная, но преимущественно светлая. Рисунок состоит из размытых пятен и косых штрихов (рис. 1, 1), изредка выражены поперечные перевязи (например, у *B. bicinica*) или прикорневой штрих (*B. maritima* и *B. latviaella*). Из элементов рисунка наиболее часто встречаются длинный косой костальный штрих, отходящий от середины крыла в направлении торнального угла, который

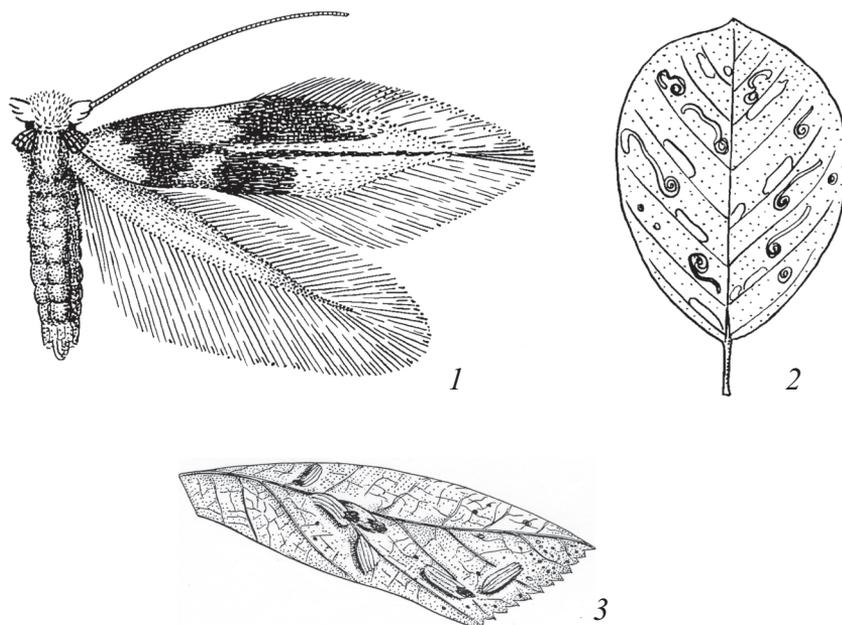


Рис. 1. *Bucculatrix thoracella*, внешний вид бабочки (1); *B. frangutella*, повреждения на листе крушины (2); *B. thoracella*, общий вид коконов с экзuviaми (3). Ориг. (1, 3) и по: Hering, 1957 (2).

может быть укорочен и тогда представлен пятном на костальном крае, а также дорсальное пятно на середине заднего края крыла. Изредка выражена апикальная точка, еще реже во внешнем поле крыла располагается пликальная точка. У некоторых видов передние крылья полностью лишены рисунка, могут иметь металлический блеск (*B. nigricomella*). В литературе отмечено развитие апикальных хвостиков на передних крыльях у некоторых видов (например, у *B. rhombophora*).

Окраска и рисунок переднего крыла могут значительно варьировать у бабочек одного и того же вида. Иногда наблюдается половой диморфизм в рисунке и окраске переднего крыла (*B. argentisignella*), а у ряда видов обнаружены предположительно сезонные различия (присутствие одноцветных и имеющих рисунок экземпляров у *B. artemisiella*, *B. nota* и *B. cristatella*). Выявлены также географические различия по рисунку и окраске переднего крыла (например, у *B. demaryella* и *B. cidarella*). У единственного представителя рода *Leucoedemia* рисунок передних крыльев напоминает таковой кружковых молей (Lyonetiidae, Cemiostominae): они белые, с блестящим пятном в области внешнего угла (Scoble, Scholtz, 1984). Рисунок крыльев *Ogmograptis scribula* более сходен с таковым у некоторых настоящих молей (Tineidae). Бахромка передних крыльев однотонная, у темно окрашенных видов она обычно светлее фона, часто с полоской из чер-

новатых чешуек у вершины или вдоль внешнего края крыла; на бахромке может располагаться часть элементов крылового рисунка.

Задние крылья ланцетовидные, почти равны по ширине передним или составляют менее половины их ширины (Braun, 1963). Окраска сероватая или бежевая, иногда золотистая, блестящая; бахромка одного цвета с крылом или немного светлее. Френурум у самцов представлен одной толстой щетинкой, а у самок состоит из 2-х близко расположенных, плотно соединенных друг с другом или частично сросшихся щетинок.

Жилкование крыльев упрощенное (рис. 2). На переднем крыле костальная и субкостальная (Sc) жилки сливаются в сильно склеротизованную краевую жилку; радиальные жилки, как правило, свободны, а  $M_1$  сливается с  $M_2$ . Кубитальные жилки образуют общий ствол, обычно проходящий вдоль середины крыла или близко к ней; при этом дискальная ячейка сдвигается в переднюю половину крыла (рис. 2, 3). У некоторых североамериканских видов кубитальный ствол атрофирован полностью или отсутствует позади ячейки (Braun, 1963, Figs 20, 23). Анальных жилок обычно 2, реже остается одна. Значительная редукция жилкования, по-видимому, связана с очень мелкими размерами бабочек; среди изученных палеарктических видов она достигает максимума у *B. formosa*, у которого на переднем крыле остаются только 7 жилок, радиальный ствол почти не ветвится, имеется единственная анальная жилка и ячейка остается незамкнутой (рис. 2, 2). В двух других родах семейства *Bucculatricidae* (*Leucoedemia* и *Ogmograptis*) жилкование передних крыльев представлено более полно и насчитывает 11 жилок.

На задних крыльях дискальная ячейка не выражена, Sc слита с  $R_1$ ; медиальных жилок две, кубитальная жилка не ветвящаяся, анальных жилок одна или две.

Голени задних ног имеют длинные волоски на внешней и внутренней стороне (у *Ogmograptis* только на внешней стороне). Средняя пара шпор находится около основания голени, причем внутренняя шпора в 2–3 раза длиннее внешней; апикальная пара шпор короче, а внутренняя шпора вдвое длиннее внешней (Braun, 1963).

Брюшко обычно сероватое или буроватое. У самцов большинства видов оно несет уникальное образование — выворачивающийся чешуйчатый мешок, обычно локализованный между II и III сегментами. Этот мешок имеет разнообразную (часто видоспецифичную) форму и размер; выстилающие его чешуйки также варьируют у разных видов по форме и величине.

Гениталии самца (рис. 3, 1) в той или иной степени упрощены; терминология и гомологизация их склеритов неоднократно обсуждалась в предшествующих публикациях автора (Сексяева, 1994, 1998; Барышникова, 2005, 2008a). Тегумен и винкулум срастаются, образуя единый аннулюс. Ункус развит лишь в роде *Leucoedemia*, а у подавляющего большинства видов рода *Bucculatrix* отсутствует. Его наличие у североамериканских *B. flourensiae* и *B. seorsa* вызывает сомнения; судя по рисункам в первоописании (Braun, 1963: Figs 105, 159), похожая на него структура не принадлежит к X сегменту брюшка и представляет собой

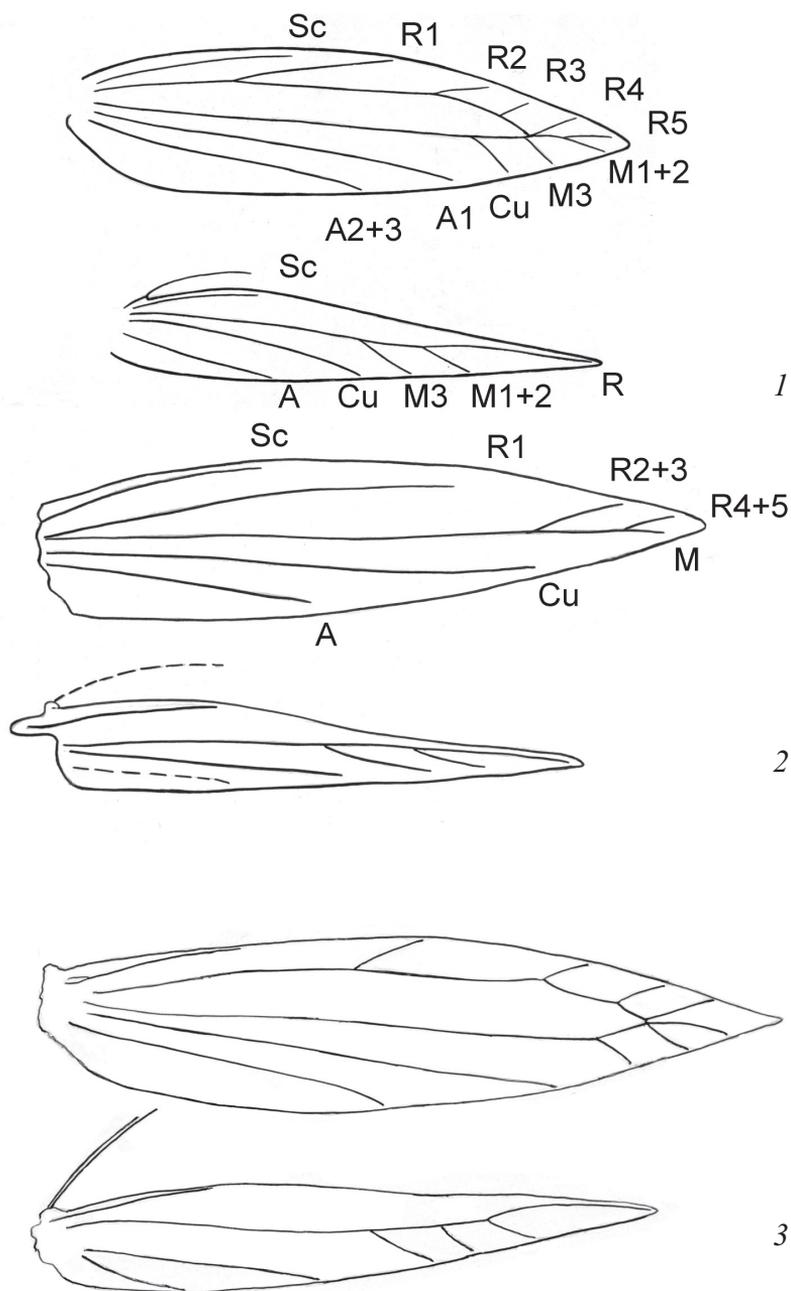


Рис. 2. Жилкование крыльев видов рода *Bucculatrix*. (1) *B. ulmella*; (2) *B. formosa*; (3) *B. rhamniella*. Ориг.

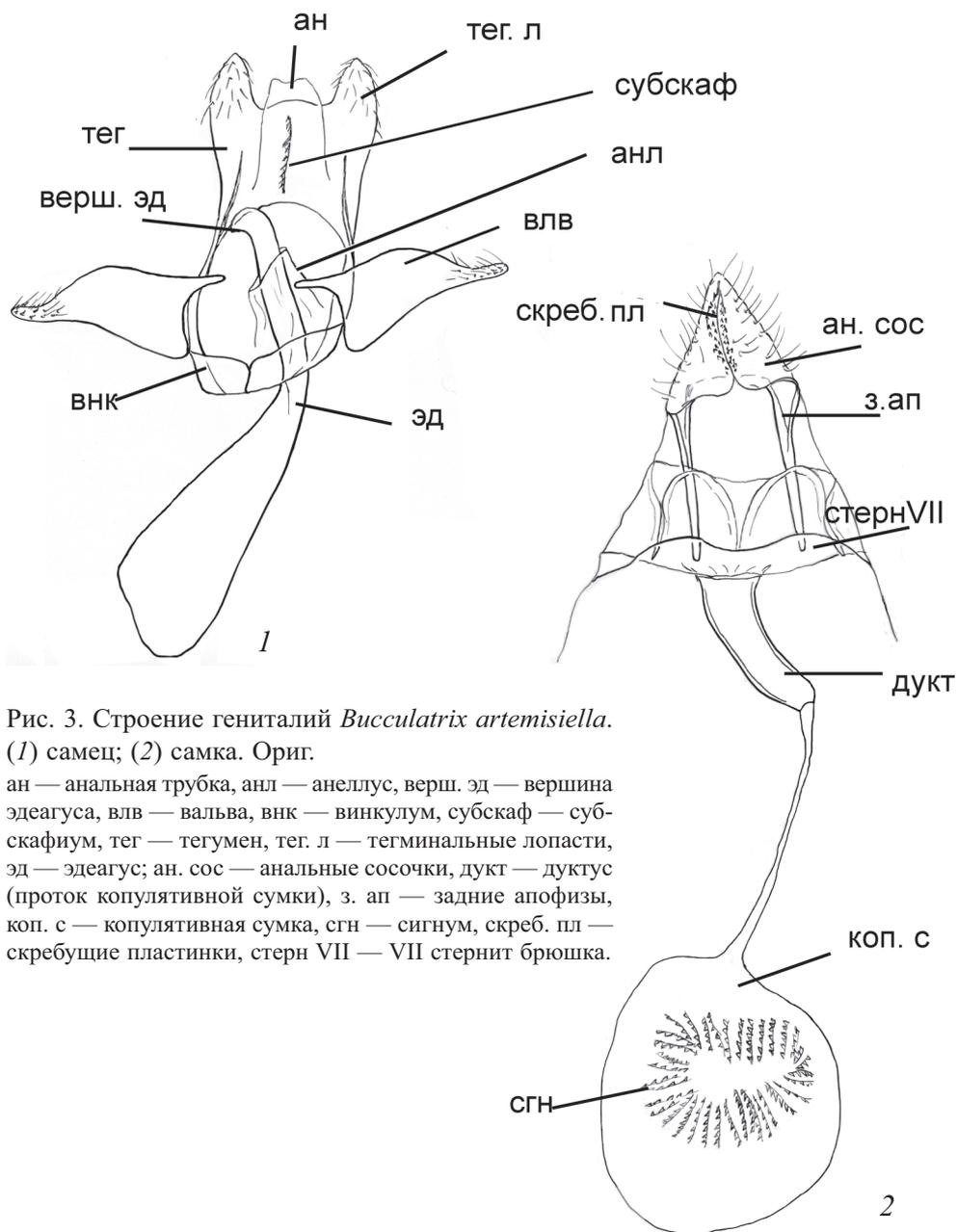


Рис. 3. Строение гениталий *Bucculatrix artemisiella*. (1) самец; (2) самка. Ориг.

ан — анальная трубка, анл — анеллус, верш. эд — вершина эдеагуса, влв — вальва, внк — винкулум, субскаф — субскафиум, тег — тегумен, тег. л — тегминальные лопасти, эд — эдеагус; ан. сос — анальные сосочки, дукт — дуктус (проток копулятивной сумки), з. ап — задние апофизы, коп. с — копулятивная сумка, сгн — сигнум, скреб. пл — скребущие пластинки, стерн VII — VII стернит брюшка.

каудальный вырост тегумена, т.е. является производным IX сегмента. Сочленовный гнатос развит лишь у *Leucoedemia ingens* и у нескольких архаичных видов *Bucculatrix*, но в последнем роде часто представлен его рудимент — субскафиум. Напоминающая гнатос, но скорее всего вторично формирующаяся структура обнаружена у *B. maritima* и *B. latviaella* (рис. 9, 4, 5). Саккус развит у *Leucoedemia ingens*, а также был описан у *Bucculatrix formosa*. Для большинства видов не характерно разделение вальв на кукуллус и саккулус; такая дифференциация обнаружена лишь в роде *Leucoedemia* и в двух таксономических группах рода *Bucculatrix* (*lavaterella* и *ilecella*).

Форма основных склеритов и придатков генитального аппарата самцов широко варьирует. Тегумен может быть как относительно крупным, с хорошо заметными, далеко отстоящими друг от друга тегминальными лопастями, так и значительно редуцированным, слабосклеротизованным или даже полностью мембранозным, без четко выраженных лопастей. Тегминальные лопасти рассматриваются нами как вторичные образования IX брюшного сегмента, не гомологичные тегминальным лопастям в архаичных семействах чешуекрылых и, очевидно, соответствуют социям (Кузнецов и др., 1988; Сексяева, 1994; Барышникова, 2008а). Тегминальные лопасти могут нести дополнительные выросты, которые у некоторых видов располагаются снизу (*B. ratisbonensis*), но чаще отходят от их вершин (*B. ulmicola* и североамериканский *B. sporobolella*). Крючкообразный сочленовный гнатос описан лишь у двух среднеазиатских видов (*B. formosa* и *B. macrognathos*), а также у нескольких североамериканских представителей рода.

Винкулум имеет разнообразную форму, часто лентовидный или чашевидный (у видов группы *gnaphaliella*) и может быть относительно крупным (*B. demaryella*). Иногда он снабжен каудально направленной лопастью (например, у *B. ulmicola*) или разрастается с образованием латеральных выростов (*B. macrognathos*), а в ряде случаев значительно редуцируется, становясь узко-лентовидным (*B. abdita*, *B. applicita*).

Вальвы обычно симметричные и значительно варьируют по форме и могут быть разделенными на кукуллус и представленный свободной лопастью саккулус (рис. 17, 3), либо нерасчлененными на лопасти, со свободными базальными отростками (рис. 3, 1). Изредка они разделяются на дорсальную и вентральную лопасти (*B. abdita*, *B. abrepta*) или срстаются краями (*B. sinevi*). Иногда вальвы бывают вздутыми, и у особей одного вида, в зависимости от ракурса и степени сдавливания препарата, могут принимать разную форму (например, у *B. ulmifoliae*, *B. muraseae*). У некоторых видов вальвы срстаются с винкулумом или, частично, с анеллусом (например, у *B. mausoleae*). С внутренней и внешней стороны вальвы обычно покрыты щетинками, а у ряда видов, особенно развивающихся на сложноцветных, в апикальной области вальв имеются короткие конические шипики. В группах *lavaterella* и *basifuscella* на вальвах развиты гребни из видоизмененных чешуек (пектиниферы). Транстилла, как правило, отсутствует, хотя у нескольких палеарктических видов (например, *B. abrepta* и *B. abdita*)

образуется морфологически сходная с ней перемычка при частичном срастании друг с другом дорсальных лопастей двулопастных вальв (рис. 27, 2–4). Мембранозная в средней части транстилла описана лишь у североамериканского вида *B. ambrosiaefoliella* (Braun, 1963, Fig. 118). Модификация строения VIII сегмента брюшка самцов проявляется в формировании каудально направленных, симметричных или слегка асимметричных выростов и известна у нескольких видов, развивающихся на мальвовых растениях (Braun, 1963).

Эдеагус значительно варьирует по форме и относительному размеру (рис. 7 и 20). У многих видов, в основном из группы gnaphaliella, он слабо склеротизован и на препаратах выглядит то прямым, то коленчато изогнутым, имеет то крючкообразно загнутую, то прямую вершину (например, у *B. infans* и *B. splendida* — рис. 9, 3 и 13, 1). Иногда эдеагус очень длинный, в 4–5 раз превосходит по длине вальву (*B. armeniaca*, *B. humiliella*), однако его проксимальная часть легко повреждается, и на препаратах он часто оказывается значительно короче своей реальной длины. Обычно эдеагус окружен анеллусом конической формы (рис. 3, 1), который в отдельных случаях несет латеральные склеротизации (*B. anthemidella*, *B. atagina*). Анеллус может подвергаться значительной модификации и либо срастается с эдеагусом, образуя асимметричную манжету (например, у *B. ulmifoliae*) или длинный и узкий желобовидный вырост, служащий своеобразным футляром для эдеагуса (у представителей группы cidarella), либо редуцируется до короткого и малозаметного выроста или лопасти (например, у *B. demaryella* и *B. ulmella*). Иногда в везике эдеагуса присутствуют корнутусы, нередко многочисленные (*B. bechsteinella*, *B. albedinella*, *B. basifuscella*), а на его наружных стенках образуются шипики (*B. ussurica*) и зубцы (*B. ulmifoliae*). У некоторых представителей рода обнаружено уникальное строение эдеагуса, спирально закрученного в базальной части (например, *B. endospiralis*). В ряде случаев он имеет спиралевидную везику (*B. longispiralis*, *B. malivorella*, *B. jiblahensis*, *B. yemenitica* и *B. nigrovalvata*).

Гениталии самок (рис. 3, 2). Передние апофизы значительно редуцированы, и у большинства видов сохраняется лишь задняя пара апофиз, принадлежащая IX сегменту брюшка. Только у отдельных видов, в целом демонстрирующих примитивные черты морфологии, присутствует передняя пара апофиз (например, *B. formosa*, *B. pectinella*); рудименты передних апофиз обнаружены также у нескольких видов, трофически связанных со сложноцветными растениями (*B. aquila* и др.). У многих видов, развивающихся на сложноцветных (например, у *B. nota*), наблюдается также характерная модификация яйцеклада: внутренние края анальных сосочков преобразуются в тонкие пластинки, покрытые специализированными щетинками и приспособленные для соскабливания и прокалывания субстрата (Braun, 1958).

Положение остиума варьирует; он может открываться в центре склеротизованной передней половины VIII стернита, на задней ее границе, на переднем крае VIII стернита или в мембране между VII и VIII стернитами. VII и VIII сегмен-

ты брюшка иногда имеют на вентральной и дорсальной стороне разнообразные по форме группы щетинок или видоизмененных чешуек. В отдельных случаях развиваются роговидные выросты антевагинальной пластинки (рис. 21), либо выросты в виде приподнятых пластинок, обрамляющих латеральные впадины на заднем крае VIII стернита (характерны для видов группы *gnaphaliella*, например, для *B. absinthii* — рис. 14, 3). VII стернит у видов разных таксономических групп часто разрастается, образуя широкую, каудально направленную лопасть (*B. maritima*, *B. armata*).

Проток копулятивной сумки варьирует от узкого до очень широкого, собранного в продольные складки (у *B. rhamniella*); он часто склеротизован дистально. Склеротизованная часть протока различной длины и у некоторых видов из группы *gnaphaliella* имеет характерный изгиб направо (рис. 8, 4). На внутренних стенках протока могут присутствовать шипики или другие выросты, которые образуют продольные ряды (*B. bechsteinella*, *B. frangutella*) или локализуются на границе склеротизованной и мембранозной его частей (*B. altera*). Иногда проток копулятивной сумки полностью мембранозный (например, у *B. nigricomella*, *B. atagina*, *B. tianshanica*). Копулятивная сумка часто очень тонкостенная и с трудом вычленяется из брюшка при препарировании. Сигнум обычно образован рядами шиповатых ребер, опоясывающих копулятивную сумку, иногда очень небольшой (рис. 8, 2). Семенной проток может впадать в проток копулятивной сумки в различных местах: около остиума (*B. demaryella*), на границе склеротизованной и мембранозной его частей (*B. artemisiella*), вблизи сумки (*B. bechsteinella*).

### Морфология преимагинальных стадий

Раздел представляет собой обзор опубликованных данных разных авторов (Герасимов, 1952; Braun, 1963; Scoble, Scholtz, 1984; Buszko, 1992; Scoble, 1992; Patočka, 1996; Davis, Robinson, 1999).

Яйца обычно уплощенно-овальные, с сетчатым хорионом (Braun, 1963); их размеры у *B. rhamniella* составляют 0,25×0,35 мм (Buszko, 1992).

Гусеницы характеризуются гиперметаморфозом (или гетероморфозом) и обычно имеют 5 возрастов (Braun, 1963). Голова с 5–6 парами простых глазков (стеммат). Фронтотрипеус короткий, составляет 0,5–0,6 длины эпикраниального шва. Тенториальный мост очень тонкий, сильно выгнут. На первом грудном сегменте перед дыхальцами располагаются группы из трех щетинок (Davis, Robinson, 1999). В роде *Bucculatrix* ноги у гусениц отсутствуют по крайней мере в 2-х первых возрастах, в период минирования листьев. Грудные ноги и 5 пар брюшных ног развиты в более поздних возрастах, для которых характерно наружное питание. Переднегрудные ноги мельче, чем среднегрудные и заднегрудные, и несут только один сильно модифицированный претарзальный коготок. Крючки на брюшных ногах в виде неполного (незамкнутого) круга. Размещение щетинок на теле гусениц пятого возраста постоянно у всех видов, характеризующихся листо-

вым минированием, а сами щетинки относительно длинные (Braun, 1963). Непитающаяся и неподвижная (гиперморфная) стадия, возникающая у облигатных галлообразователей из рода *Bucculatrix* (например, *B. needhami*), характеризуется четковидным телом с очень мелкими щетинками, глубокими перемычками между сегментами, маленькой головой и не функционирующими шелкоотделительными железами; все три пары грудных ног несут по одному коготку, а брюшные ноги отсутствуют. Гусеницы предпоследнего возраста другого галлообразующего вида *Leucoedemia ingens* также относительно неподвижны и не имеют брюшных ног (Scoble, Scholtz, 1984).

Куколка со свободными придатками (Braun, 1963). Фронтальный гребень продольный, хорошо развит. Крылья и антенны обычно достигают VII сегмента брюшка; дорсальная поверхность брюшных сегментов II–VII с одним рядом шипов у переднего края. Подвижностью обладают III–VII сегменты брюшка у самцов и III–VI сегменты у самок. X брюшной сегмент с редуцированным крематером, состоящим из крошечных парных дорсальных шипов, а нередко и пары более крупных латеральных шипов (Davis, Robinson, 1999).

Уникальным для семейства *Bucculatricidae* является ребристый кокон, обычно белый, но иногда окрашенный (рис. 1, 3). Число ребер на нем варьирует, а у некоторых видов они очень немногочисленны или отсутствуют (например, *B. gnaphaliella*).

## СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА BUCCULATRICIDAE

### О значении некоторых морфологических признаков для диагностики и таксономии рода *Bucculatrix*

Главной синапоморфией всех трех родов семейства служит ребристый кокон куколок. За исходный для семейства *Bucculatricidae* был принят план строения гениталий, обнаруженный в роде *Leucoedemia*. Единственный представитель этого монотипического рода характеризуется сохранением в генитальном аппарате самцов хорошо развитого и раздвоенного на вершине ункуса, сочленовного гнатоса, юксты, саккуса, а также дифференциацией вальв на куккулус и покрытый короткими видоизмененными чешуйками саккулус; у самок хорошо развита передняя пара апофиз. Гусеницы *L. ingens* питаются в примитивных галлах (развитие которых они по всей вероятности вызывают) и демонстрируют гиперметаморфоз в развитии (Scoble, Scholtz, 1984).

Австралийский род *Ogmograptis* при сравнительно-морфологическом анализе гениталий оказался близок к роду *Leucoedemia*, что подтвердилось и данными молекулярных исследований (Horak et al., 2012). Ранее, на основании совокупности

внешних признаков, указанных в первоописании (сравнительно крупные размеры бабочек, гладкая голова с глазками и др.), этот род считался более архаичным по сравнению с *Bucculatrix* (Барышникова, 2008а). Гусеницы одного из его видов (*O. scribula*) развиваются в коре эвкалипта, образуя длинные извилистые мины.

Для рода *Bucculatrix*, как и в целом для минирующих чешуекрылых, характерны различные специализации и редуциционные изменения, связанные с минирующим образом жизни гусениц и общим уменьшением размеров тела бабочек (пумилизацией).

При диагностике видов первостепенное значение имеют морфологические признаки гениталий обоих полов: форма тегумента и тегминальных лопастей, форма винкулума, строение эдегуса и вальв, наличие и форма чешуйчатого мешка в брюшке самцов, особенности склеротизации копулятивного протока, расположение и форма остиума, наличие и форма прегенитальных лопастей, расположение видоизмененных чешуек на терминальных сегментах брюшка у самок. Кроме того, используются данные о кормовых растениях гусениц, а также форма кокона и число ребер на нем (Braun, 1963). Внешние признаки бабочек (размер, окраска и рисунок крыльев) лишь ограниченно пригодны для определения видов, и в большинстве случаев основанная на них идентификация нуждается в подтверждении признаками строения гениталий.

Оценка таксономической значимости признаков в роде *Bucculatrix* первоначально была осуществлена на основе сравнительно-морфологического анализа гениталий самцов палеарктических видов, с выделением 11 видовых групп (Сексяева, 1994). Позднее был предпринят дополнительный сравнительно-морфологический анализ генитального аппарата самцов и самок и прослежены эволюционные преобразования отдельных частей гениталий; при этом состав некоторых видовых групп был пересмотрен, а их общее количество увеличилось до 16 (Барышникова, 2002, 2008а).

Признаками, наиболее важными для таксономического анализа видовых групп и выяснения их родственных связей, были признаны: наличие ункуса, гнатоса, субскафиума, саккуса и юксты, характер дифференциации вальв, развитие пектиниферов, форма и расположение тегминальных лопастей, строение и степень склеротизации анеллуса, развитие вторичной транстиллы у самцов, число апофиз, форма антевагинальной пластинки и модификации яйцеклада и VII сегмента брюшка у самок, а также кормовые растения, способ питания и связанные с ним строение и особенности развития гусениц.

Для выяснения родственных связей между таксономическими группами, наряду с признаками бабочек, использовались также некоторые морфологические и экологические признаки преимагинальных стадий, в том числе трофические связи гусениц (Барышникова, 2008а). Проведенный филогенетический анализ подтвердил естественность большинства групп, установленных на основе сравнительно-морфологического анализа, и позволил предварительно оценить их родственные связи, а также возможные пути эволюции.

Как уже было отмечено, в роде *Bucculatrix* выделено 16 видовых групп (Барышникова, 2008а). Групповую принадлежность нескольких недавно описанных из Непала (Baryshnikova, 2001), Намибии (Meу, 2004) и Японии (Kobayashi et al., 2010) видов пока не удалось установить, и они в анализе родственных связей не учитывались.

## Состав и краткие диагнозы видовых групп

### Группа *albedinella*

Видовой состав: *Bucculatrix albedinella* (Zeller, 1839), *B. altera* Seksjaeva, 1989, *B. rhamniiella* Herrich-Schäffer, [1855], *B. sinevi* Seksjaeva, 1988.

Для видов этой группы характерны следующие синапоморфии: у самцов — широко- или узкотреугольная форма вальв и сильно склеротизованный, относительно короткий эдеагус, обычно имеющий корнутусы; у самок — модификация антевагинальной пластинки, имеющей 2 крупных роговидных латеральных, каудально направленных выроста. К числу симплезиоморфий относятся относительно широкий, нормально развитый аннулус у самцов и слабое развитие или даже полное отсутствие сигнума у самок. Вид *B. sinevi*, выделявшийся ранее в самостоятельную группу (Сексыева, 1994), включен в состав группы *albedinella*, поскольку обладает мощными роговидными каудальными выростами антевагинальной пластинки у самок (Барышникова, 2005, 2008а). Вид *B. rhamniiella*, несмотря на некоторые морфологические особенности строения генитального аппарата самцов и самок, оставлен нами в этой группе.

### Группа *albella*

Видовой состав: *Bucculatrix albella* Stainton, 1867 и *B. zizyphella* Chrétien, 1907.

Гениталии обоих полов обладают весьма архаичным строением: у самцов основания тегминальных лопастей расположены ниже заднего края тегумена, а вальвы имеют апикальные шипы; у самок сохраняется передняя пара апофиз и слабо развит сигнум. Виды этой группы демонстрируют трофические связи с семейством крушиновых (*Rhamnaceae*), как и некоторые представители других архаичных групп рода *Bucculatrix* (Барышникова, 2008а).

### Группа *armata*

Видовой состав: *Bucculatrix armata* Seksjaeva, 1989 и *B. bisucla* Seksjaeva, 1989.

Оба вида имеют подвижные, узкие на вершинах вальвы с хорошо развитыми базальными отростками и дополнительными лопастями, относительно короткий и прямой эдеагус у самцов, а также несколько редуцированную копулятивную сумку и сигнум у самок. Апоморфными признаками являются мембранизация тегумена, отсутствие тегминальных лопастей и развитие мощного винкулума с латеральными склеротизованными кантами у самцов и укрепление VII и VIII

стернитов брюшка дополнительными лопастями у самок. Гусеницы обоих видов трофически связаны с липами.

### Группа *basifuscella*

Видовой состав: *Bucculatrix basifuscella* Staudinger, 1880 и *B. cantabricella* Chrétien, 1898.

Группа разделяет с представителями группы *frangutella* некоторые признаки строения гениталий самцов, как плезиоморфные (слабая склеротизация тегумена и недоразвитие тегминальных лопастей), так и апоморфные (наличие корнутусов в эдеагусе у самцов и шипиков в протоке копулятивной сумки у самок). Автапоморфией группы является развитие базального вздутия эдеагуса в сочетании с продольным рядом многочисленных крупных корнутусов в везике. Развитие апикального крюка на эдеагусе у *B. basifuscella* (подобным образом модифицирована вершина эдеагуса у *B. bisucla*, а также у большинства представителей группы *gnaphaliella*), можно признать признаком, неоднократно возникавшим в роде *Bucculatrix*. Наличие продольных рядов шипиков на стенках широкого протока копулятивной сумки у *B. cantabricella* признается автапоморфией данной видовой группы и синапоморфией с видовыми группами *frangutella* и *bechsteinella*, что позволяет также предположить близкое родство трех групп.

Морфологически близок к представителям группы *basifuscella* вид *Bucculatrix univoca* Meyrick, 1918, гениталии которого были недавно исследованы на основе материала, собранного в Японии на вьюнковых (Kobayashi et al., 2010).

### Группа *bechsteinella*

Видовой состав: *Bucculatrix bechsteinella* (Bechstein et Scharfenberg, 1805), *B. malivorella* Baryshnikova, 2007, *B. pomifoliella* Clemens, 1860 и *B. pyrivorella* Kuroko, 1964.

Синапоморфиями видов этой группы можно признать развитие очень крупного эдеагуса с выворачивающейся везикой и многочисленными мелкими корнутусами и шипиками, а также редукцию аннулуса. Для самок характерна сильная склеротизация части протока копулятивной сумки и тенденция к развитию в ней мелких шипиков. Гусеницы трофически связаны с розоцветными растениями.

### Группа *ceanothiella*

Видовой состав: *Bucculatrix anaticula* Braun, 1963, *B. ceanothiella* Braun, 1918 и *B. disjuncta* Braun, 1963.

Эта группа неарктических видов была выделена ранее (Braun, 1963). Для нее характерны сохранение ряда архаичных признаков в гениталиях обоих полов (наличие гнатоса у самцов и передней пары апофиз у самок), что сближает ее с группой *formosa*, а также уникальные апоморфные признаки: наличие дополнительных склеротизаций на анеллусе и вздутое основание эдеагуса (Барышникова, 2008а). Гусеницы трофически связаны с растениями рода *Ceanothus* из семейства *Rhamnaceae*.

### Группа *cidarella*

Видовой состав: *Bucculatrix bifida* Baryshnikova, 1989, *B. cidarella* (Zeller, 1839), *B. locuples* Meyrick, 1919, *B. muraseae* Kobayashi, Hirowatari et Kuroko, 2010, *B. parasimilis* Baryshnikova, 2005 и *B. similis* Baryshnikova, 2005.

Представители группы характеризуются специализированными, морфологически очень однообразными гениталиями обоих полов и не обнаруживают архаичных признаков. Ярким апоморфным признаком является длинный желобчатый вырост на эдеагусе, который, вероятно, представляет собой производное анеллуса и служит футляром для копулятивного органа. Гусеницы трофически связаны с ольхой.

### Группа *demaryella*

Видовой состав: *Bucculatrix demaryella* (Duponchel, [1840]).

Как и у представителей предыдущей группы, а также части видов из группы *ulmella*, в гениталиях самца эдеагус несет небольшой и тонкий вентральный отросток, являющийся производным анеллуса. У самок мембранозная, прилегающая к копулятивной сумке часть ее протока раздваивается, что отмечено и у некоторых неарктических видов: *B. simulans* Braun, 1963, *B. inusitata* Braun, 1963, *B. cuneigera* Meyrick, 1919, *B. polymniae* Braun, 1963 (Braun, 1963, Figs 71, 77, 83, 133), морфологически далеких от *B. demaryella*. Таким образом, этот признак, хотя и является важной диагностической особенностью группы, не уникален и, очевидно, развивается параллельно у не родственных между собой видов. С *B. demaryella* сближают два недавно описанных вида из Японии, *B. serratella* Kobayashi, Hirowatari et Kuroko, 2010 и *B. kogii* Kobayashi, Hirowatari et Kuroko, 2010, хотя первый из них очень близок к представителям группы *ulmella* (Барышникова, 2008а).

### Группа *endospiralis*

Видовой состав: *Bucculatrix endospiralis* Deschka, 1981 (южный Иран) и *B. longispiralis* Baryshnikova, 2001 (Непал).

Группа выделена по признаку развития спиралевидных структур в эдеагусе самцов (Барышникова, 2008а). У первого вида спиралью закручена вся базальная часть очень длинного эдеагуса, тогда как у второго вида чрезвычайно длинный змеевидно изогнутый эдеагус имеет спиралевидно закрученную везику (рис. 19, 2). Для самок обоих видов характерна спиралевидная форма проксимальной части протока копулятивной сумки (рис. 19, 3). *B. longispiralis* представляется морфологически более специализированным и по гениталиям самцов обнаруживает определенное сходство с представителями группы *bechsteinella*.

К группе *endospiralis*, вероятно, близки несколько видов, описанных недавно из Йемена и Намибии: *B. jiblahensis* Mey, 1999, *B. yemenitica* Mey, 1999, *B. nigrovalvata* Mey, 1999, *B. eugenmaraisi* Mey, 2004, *B. kirkspriggsi* Mey, 2004 (Mey, 1999b, 2004).

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие .....	5
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ .....	7
ОБЩАЯ ЧАСТЬ .....	10
Обзор морфологических структур .....	10
Морфология имаго .....	10
Морфология преимагинальных стадий .....	17
Система и филогения семейства <i>Bucculatricidae</i> .....	18
О значении некоторых морфологических признаков для диагностики и таксономии рода <i>Bucculatrix</i> .....	18
Состав и краткие диагнозы видовых групп .....	20
Анализ родственных связей видовых групп .....	26
Биология и хозяйственное значение.....	30
Жизненный цикл и образ жизни гусениц.....	30
Связи с кормовыми растениями.....	32
Эволюция пищевых связей.....	34
Экономически важные виды .....	35
Географическое распространение .....	36
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ .....	39
Таблица для определения видов .....	40
Характеристика видовых групп.....	46
Группа <i>gnaphaliella</i> .....	46
Группа <i>lavaterella</i> .....	87
Группа <i>albella</i> .....	92
Группа <i>endospiralis</i> .....	95
Группа <i>formosa</i> .....	96
Группа <i>albedinella</i> .....	99
Группа <i>armata</i> .....	106
Группа <i>frangutella</i> .....	110
Группа <i>basifuscella</i> .....	115
Группа <i>bechsteinella</i> .....	116
Группа <i>cidarella</i> .....	122
Группа <i>demaryella</i> .....	129
Группа <i>ulmella</i> .....	132
Литература .....	148
Алфавитный указатель латинских названий .....	157