

УДК 574.9

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СТРУКТУРА АРЕАЛОВ ЩЕТИНОХВОСТОК РОДА *ALLOPSONTUS* SILV. (MACHILIDAE, MICROCORYPHIA)

© 2023 г. В. Г. Каплин*

Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений, Санкт-Петербург—Пушкин, 196608 Россия

*e-mail: stenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Проанализировано распространение подродов и видов крупного южнопалеарктического рода *Allopsontus* Silv., включающего 8 подродов и 52 вида. Виды этого рода встречаются преимущественно в открытых предгорных и горных местообитаниях со степной растительностью и каменисто-щебнистым субстратом. Общий ареал рода расположен в Скифской (степной), Сахаро-Гобийской (пустынной), Европейской и Стенопейской (неморальной), а также в Средиземноморско-Макаронезийской и Ортрийской (вечнозеленолесных) областях Палеарктики. Виды номинативного и наиболее богатого видами подрода занимают большую часть ареала рода. В филогенетическом ряду от сравнительно примитивного подрода *Kaplinilis* к наиболее специализированному подроду *Machilinus* наблюдается тенденция к смещению ареалов подродов с севера на юг, которая сопровождается сдвигом их местообитаний от нижних горных поясов к верхним с каменистым субстратом. Центр разнообразия подродов рода *Allopsontus* располагается в горах более древней Урало-Монгольской горной системы, откуда происходило распространение его видов в горы более молодого Альпийско-Гималайского пояса.

Ключевые слова: подрод, Палеарктика, природные зоны, высотные пояса, картографирование, дизъюнкция

DOI: 10.31857/S0044513423010063, **EDN:** ETNPAU

Ареалы видов, родов и более высоких таксонов животных являются основой зоогеографических построений. У насекомых видовые ареалы крайне разнообразны, поэтому целесообразно брать за основу ареалы подродов и родов и на их фоне рассматривать ареалы видов (Крыжановский, 2002). При анализе ареалов наземных видов необходимо учитывать три их основные составляющие: широтную (зональную), долготную (региональную) и высотную, обусловленные распространением, соответственно с севера на юг, с запада на восток и по поясам высотной зональности (Городков, 1984). При изучении структуры ареалов насекомых большое значение имеет также исследование их фациально-биотопических связей. Сопреженный анализ филогенетических отношений видов рода, их ареалов, современных и палеогеографических условий обитания способствует выяснению вопросов происхождения, направлений эволюции и распространения видов.

Главной целью настоящей работы является анализ структуры ареалов видов и подродов щетинохвосток рода *Allopsontus* Silvestri 1911. В задачи исследования входило обобщение имеющихся

данных по особенностям экологии и биологии видов рода, их внешнего строения, эколого-морфологических приспособлений к условиям обитания, а также картографирование ареалов видов и подродов.

Полевые учеты численности, изучение ландшафтно-биотопического распределения, сезонного развития, возрастного состава популяций, суточной активности, питания проводили при помощи визуальных оценок в 1981–2021 гг. в Монголии, Казахстане, Средней Азии, в Крыму, на Кавказе, в Самарской и Оренбургской областях РФ. Карты ареалов видов построены в Google Maps по собственным и литературным данным. Большинство видов рода *Allopsontus* известны по единичным находкам, поэтому при анализе пространственной структуры ареала основное внимание уделяли распространению подродов и на их фоне — распространению видов с учетом их биоэкологических особенностей и изученных ранее филогенетических отношений между ними (Каплин, 1993). Среди 45 выделенных родов семейства Machilidae род *Allopsontus* имеет наибольший ареал, простирающийся на 9 тыс. км с запада на восток и на 3 тыс. км с се-

вера на юг. Род *Allopsontus* включает 8 подродов, что кардинально отличает его как от 34 родов махилид, где подроды не выделены, так и от остальных 10 родов, разделяемых на 2 подрода. По числу видов (52) род *Allopsontus* уступает лишь европейскому роду *Machilis* Latr. (94 вида). В связи с этим в семействе Machilidae род *Allopsontus*, наряду с родом *Machilis*, является одним из наиболее репрезентативных для ареалогических исследований. При составлении карт ареалов подродов и видов этого рода использованы 90 координатных точек, в том числе 20 для подрода *Kaplinilis*, 25 для *Allopsontus* s. str., 26 для *Anisopsontus* и 8 для *Machilanus*.

Эколого-морфологические особенности. На брюшных кокситовидных частях видов рода *Allopsontus*, как и у многих других представителей Machilidae, имеется одна (медиальная) или две (медиальная и латеральная) пары втяжных пузырьков (рис. 1, 1–2). Медиальные пузырьки являются первичными, а латеральные — вторичными, появляющимися у личинок Machilidae, начиная с 5-го возраста (Delany, 1957; Weyda, 1975). Основная функция втяжных пузырьков — поглощение капельной воды или влаги с поверхности субстрата. Вторичная функция пузырьков — фиксация экзuvia на субстрате во время линьки (Weyda, 1974). У 11 описанных видов рода *Allopsontus* самцы с одной парой, а самки с двумя парами пузырьков. Верхние челюсти с 4-зубчатыми вершинами (рис. 1, 3). Бедря передних ног самца с выступом, покрыты многочисленными игловидными щетинками (рис. 1, 4); тазики средних и задних ног с грифельками (рис. 2, 1).

У самок семейства Machilidae известны три типа яйцеклада (Sturm, Bach de Roca, 1993). Среди них в роде *Allopsontus* представлены яйцеклады двух типов: длинный, тонкий, без копательных шипов и сравнительно короткий, утолщенный и склеротизованный с копательными шипами на дистальных члениках (рис. 2, 2–4). Первый тип яйцеклада характерен для 36 (69%), второй — для 16 (31%) описанных видов рода. Длинный, тонкий яйцеклад приспособлен для откладки яиц в расщелины субстрата (Delany, 1959; Емельянов, 2014). Самки с яйцекладом второго типа с помощью копательных шипов в дистальной части задних гонапофизов делают углубления в субстрате при откладке яиц. Передние и задние гонапофизы яйцеклада принимают также участие в передвижении (Smith, 1970). Самцы с одной парой парамер. Пенис и парамеры доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка (рис. 2, 5).

Особенности развития и питания. По нашим наблюдениям в Казахстане, у видов рода *Allopsontus* зимуют личинки старших возрастов и взрослые особи в укрытиях в почве, среди камней, чаще в каменисто-щебнистых местообитаниях. Половозрелого состояния достигают в течение первого года или в начале второго года развития, продол-

жительность жизни до 3 лет. Развитие взрослых особей сопровождается линьками, и они существенно различаются по размерам. Крупные особи 3-го года жизни в популяциях встречаются сравнительно редко. По типу питания относятся к сапрофагам, трофически связанным с разлагающимися растительными остатками и развивающейся на них микрофлорой, питаются также лишайниками на камнях, поверхности почвы.

Разнообразие подродов и видов. В 1993 г., когда был выполнен первый обзор рода *Allopsontus*, в его состав входило 30 видов и 5 подродов (Каплин, 1993). В настоящее время известно 52 вида рода, относящихся к 8 подкладам, которые различаются распределением и числом втяжных пузырьков на брюшных сегментах самца и самки и типом яйцеклада (табл. 1).

Распространение и местообитания. Ареал рода *Allopsontus* охватывает петрофитно-степные биомы в лесостепной и степной зонах, а также в предгорьях и горах полупустынной и пустынной зон Палеарктики и простирается от 27° (Северная Индия) до 54° с.ш. (Самарская обл., Южный Урал) и от 34° (Крым) до 116° в.д. (Восточный Китай). Согласно зоогеографическому делению Палеарктики, предложенному Емельяновым (1974), этот ареал находится в пределах 6 зоогеографических выделов (областей): Скифской степной, Сахаро-Гобийской пустынной, Европейской (Крым, Кавказ) и Стенопейской (Восточный Китай) неморальных, а также Средиземноморско-Макаронезийской (Израиль) и Ортрийской (Гималаи, Сычуань) вечно-зеленолесных. Виды рода встречаются исключительно в открытых местообитаниях со степной растительностью и каменисто-щебнистым субстратом. Не известно ни одной находки видов этого рода в равнинных лесных биоме со значительной сомкнутостью древесного полога. В горных районах широко распространены в высотных поясах со степной и разреженной нагорно-степной растительностью.

Структура ареала. Наибольшее число плезиоморфных признаков характерно для видов подрода *Kaplinilis*, самцы и самки которого имеют одну пару втяжных пузырьков на I–VII кокситов брюшка, а самки имеют яйцеклад первого типа: сравнительно длинный и тонкий без копательных шипов. Ареал этого подрода дизъюнктивный, состоит из четырех частей: кавказской, двух европейских (жигулевской и южноуральской) и азиатской (рис. 3). По зоогеографическому районированию Палеарктики Емельянова (1974), ареал подрода охватывает Евксинскую горную провинцию Европейской неморальной области, Западноскифскую подобласть, Западно- и Восточномонгольскую провинции Скифской степной области и Алатавскую провинцию Сахаро-Гобийской пустынной области.

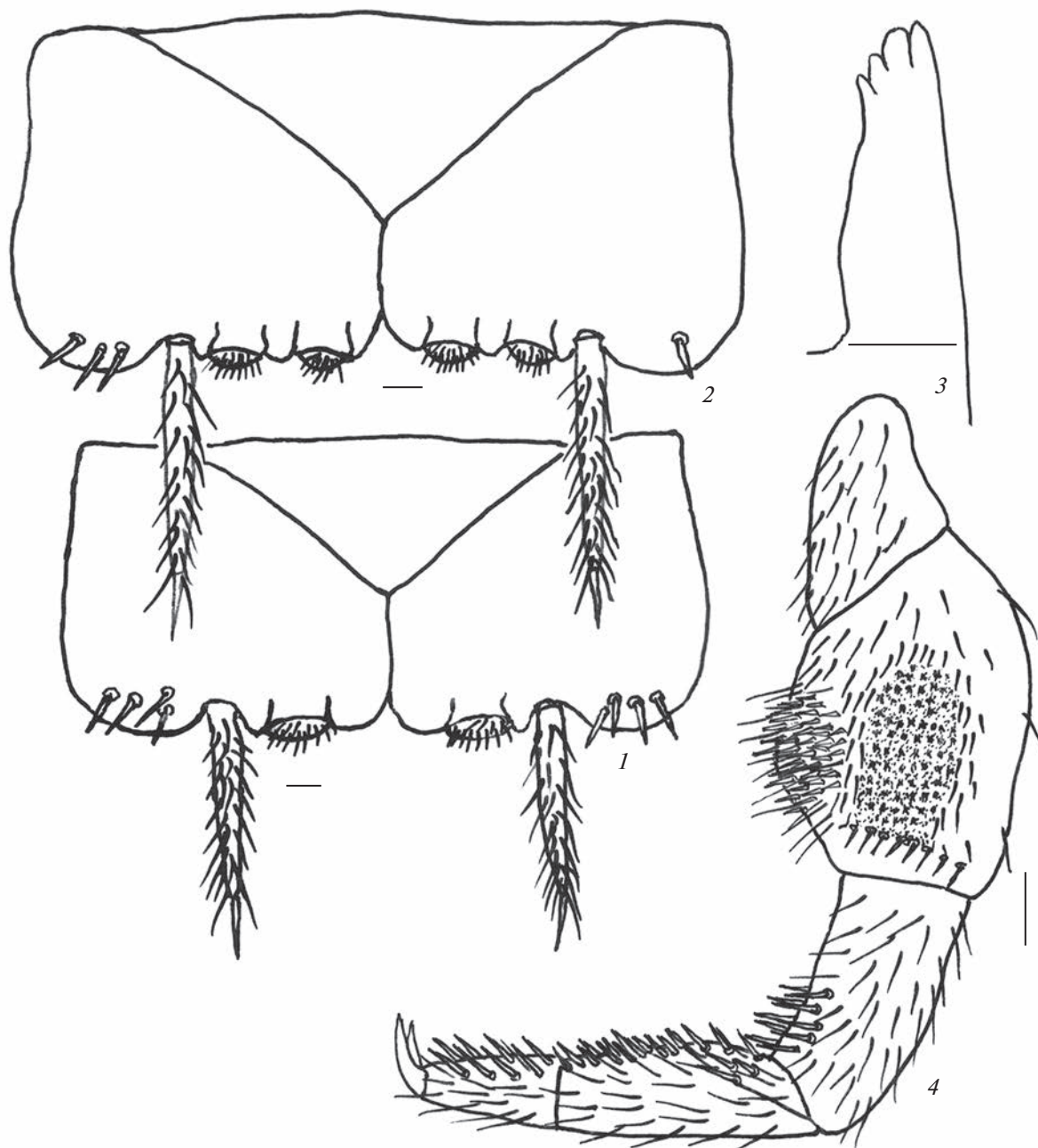


Рис. 1. Детали строения *Allopsontus*: 1 — стернит и кокситы с грифельками и втяжными пузырьками VI сегмента брюшка самца *A. perfectus*; 2 — то же V сегмента брюшка; 3 — дистальная часть верхней челюсти самца *A. ilyai*; 4 — вертлуг, бедро, голень и лапка передней ноги самца *A. nigrostriatus*. Масштабная линейка 0.1 мм.

С Кавказа описаны два вида (*A. abkhazicus* Kaplin 2017 и *A. tyrnuazi* Kaplin 2019), встречающихся в лесостепном поясе на высоте 500–1300 м над ур. м. В Жигулевских горах распространен *A. volgensis* Kaplin 1999 (100–400 м над ур. м.), на Южном Урале в Оренбургской обл. и на юге Башкирии — *A. smelanskyi* Kaplin 1999 (200–600 м над ур. м.); в азиатской части в горах и предгорьях Киргизии и Юго-Восточного Казахстана — *A. atrans* (Kaplin 1982)

(1900 м над ур. м.), *A. nigrostriatus* Kaplin 2021 (1800 м), *A. dzhungaricus* (Kaplin 1985) (900–1000 м); Восточного Казахстана (Тарбагатай) — *A. ilyai* Kaplin 2018 (800–900 м); Монголии и Тувы — *A. bifarius* (Wygodzinsky 1970), *A. intergerivus* (Wygodzinsky 1970), *A. conforatus* (Wygodzinsky 1970) (1500–1900 м).

Дизъюнкции в кавказско-европейской части ареала этого подрода, вероятно, связаны с регио-

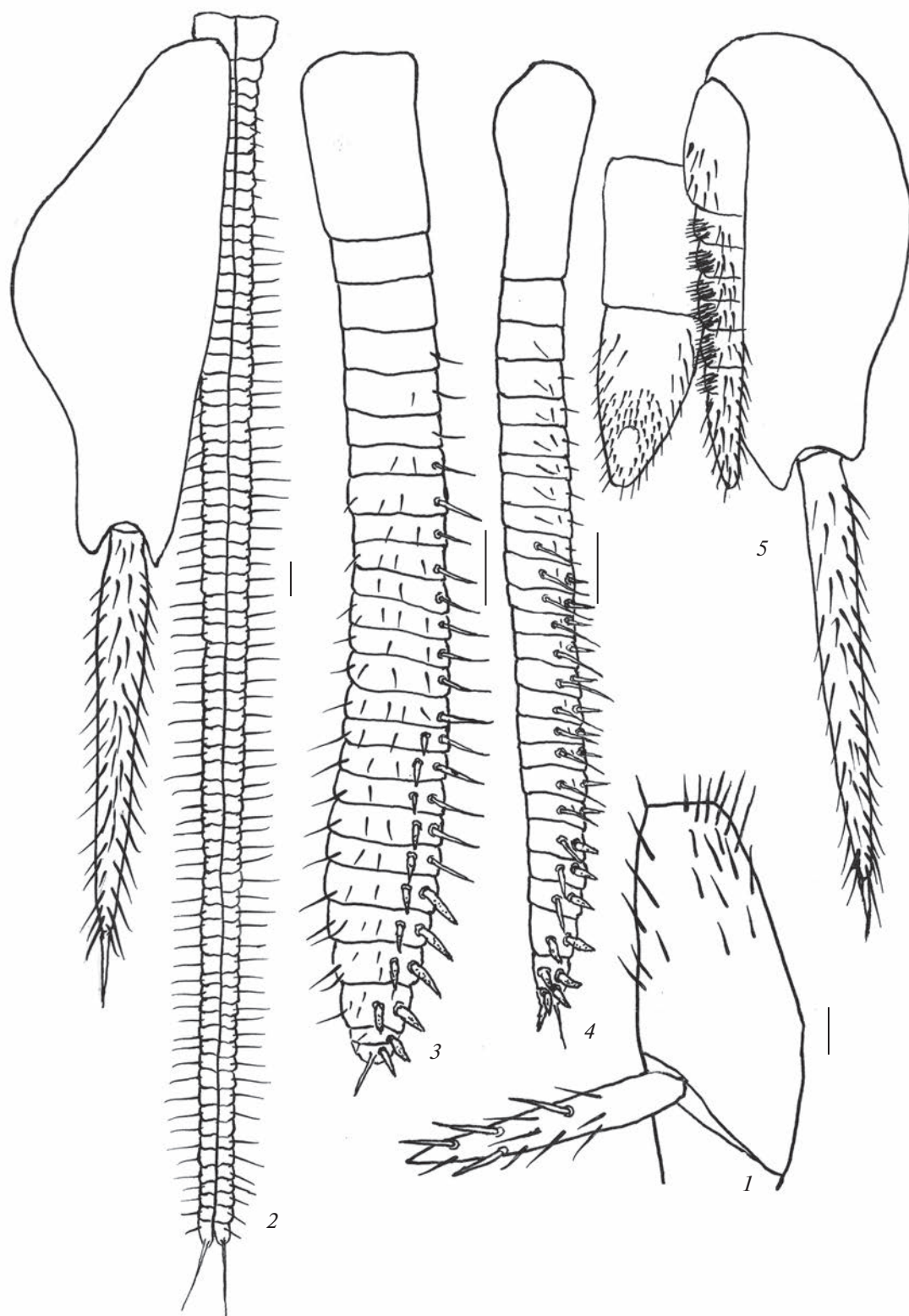


Рис. 2. Детали строения *Allopsontus*: 1 – тазик задней ноги самца *A. perfectus* с грифельком; 2 – коксит IX сегмента брюшка с грифельком и передними гонапофизами яйцеклада самки *A. ilyai*; 3 – передний гонапофиз яйцеклада самки *A. perfectus*; 4 – то же, задний гонапофиз; 5 – коксит IX сегмента брюшка самца *A. ilyai* с грифельком, парамером и пенисом. Масштабная линейка 0.1 мм.

Таблица 1. Состав и основные отличительные особенности подродов рода *Allopsontus* Silvestri 1911

Подрод	Яйцеклад самки	Количество выпячивающихся мешочков на I–VII брюшных кокситов		Число видов	
		Самцы	Самки	<i>n</i>	%
<i>A. (Kaplinilis)</i> Mendes 1990	Длинный, тонкий членистый, без копательных шипов	1 + 1		11	21.2
<i>A. (Allopsontoides)</i> Mendes 1990		1 + 1	I, V–VII – 1 + 1; II–IV – 2 + 2	1	1.9
<i>A. (Anisoptinus)</i> Kaplin 2015		1 + 1	I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2	2	3.8
<i>A. (Allopsontinus)</i> Kaplin 1993		II–IV – 2 + 2		2	3.8
<i>Allopsontus</i> s. str. Silvestri 1911		II–V – 2 + 2		20	38.5
<i>A. (Aridopsontinus)</i> Kaplin 2012	Короткий утолщенный, с копательными шипами в дистальной части	1 + 1		1	1.9
<i>A. (Anisopsontus)</i> Mendes 1990		1 + 1	I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2	8	15.4
<i>A. (Machilanus)</i> Mendes 1990		I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2		7	13.5
Итого:				52	100

нально-тектоническими процессами в позднем плиоцене и плейстоцене, обусловившими опускание прикаспийской впадины и затопление обширных пространств между Кавказом, Приволжской возвышенностью и Южным Уралом. При анализе дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье установлено, что большинство их видов – также растения горно-степных условий обитания, связанные с Южноуральским флористическим рефугиумом (Сенатор, Саксонов, 2010).

Дизъюнкция в южноуральско-восточноказахстанской части ареала подрода, по-видимому, прежде всего связана с формированием текто-

нической субширотной тургайской ложбины между Южным Уралом и Казахским мелкосопочником, простирающейся от юга Западной Сибири до Северного Приаралья. До плиоцена – начала плейстоцена обширные морские трансгрессии по Тургайской ложбине соединяли Западносибирское море с Туранским (Городецкая, 1975). К сожалению, фауна махилид Казахского мелкосопочника слабо изучена. Ближайшая к мелкосопочнику находка вида подрода *Kaplinilis* относится к Тарбагатау.

К подроду *Allopsontoides* относится лишь один вид, *A. simplex* (Kaplin 1982), описанный с Джунгарского Алатау и Казахского мелкосопочника (рис. 4). Самцы этого вида с одной парой, а самки

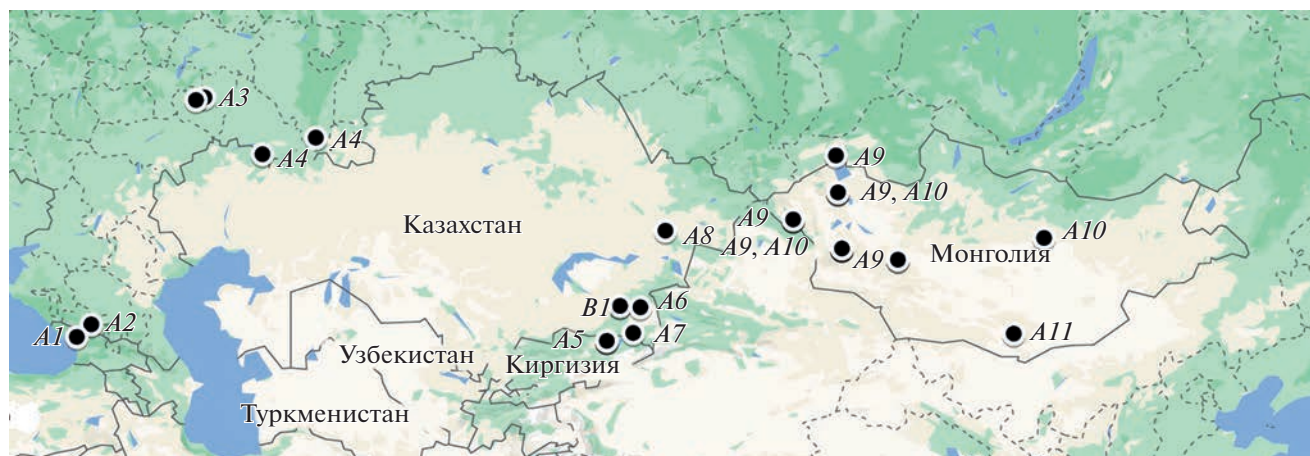


Рис. 3. Распространение *Allopsontus* (*Kaplinilis*) (A) и *A. (Aridopsontus)* (B): A1 – *A. abkhazicus*, A2 – *A. tyrnuazi*, A3 – *A. volgensis*, A4 – *A. smelanskyi*, A5 – *A. atrans*, A6 – *A. dzhungaricus*, A7 – *A. nigrostriatus*, A8 – *A. ilyai*, A9 – *A. bifarius*, A10 – *A. intergerivus*, A11 – *A. confaratus*, B1 – *A. varvarae*.



Рис. 4. Распространение *Allopsontus* (*Allopsontoides*) (C), *A. (Anisoptinus)* (D), *A. (Allopsontinus)* (E) и *Allopsontinus* s. str. (F): C1 – *A. simplex*, D1 – *A. nigrus*, D2 – *A. borgustani*, E1 – *A. caucasicus*, E2 – *A. kabaki*, F1 – *A. europaeus*, F2 – *A. agvalensis*, F3 – *A. armenicus*, F4 – *A. hebraeus*, F5 – *A. spinosissimus*, F6 – *A. oubehi*, F7 – *A. lyakhovi*, F8 – *A. davydovae*, F9 – *A. tuxeni*, F10 – *A. wygodzinskyi*, F11 – *A. tianshanicus*, F12 – *A. kerzhneri*, F13 – *A. saryozeki*, F14 – *A. asiaticus*, F15 – *A. verae*, F16 – *A. linnaeusi*, F17 – *A. annandalei*, F18 – *A. nepalensis*, F19 – *A. swani*, F20 – *A. schmidi*.

с двумя парами втяжных пузырьков на II–IV кокситов брюшка. В подроде *Allopsontinus*, включающем два описанных вида, а именно, *A. caucasicus* (Kaplín 1990) с Армянского нагорья и *A. kabaki* Kaplín 2016 с Восточного Тянь-Шаня, II–IV кокситы брюшка с двумя парами втяжных пузырьков у обоих полов. В подроде *Anisoptinus* также известно два вида: *A. borgustani* Kaplín 2015 (Кавказ) и *A. nigrus* Kaplín 2017 (Джунгарский Алатау); самцы этих видов имеют одну пару, а самки две пары втяжных пузырьков на II–V кокситов брюшка (рис. 4). Яйцеклад у представителей этих трех подродов длинный, тонкий, членистый без копательных шипов. Распространены они преимущественно в низко- и среднегорьях (700–1900 м над ур. м.), реже в высокогорьях до 3200 м над ур. м. (*A. kabaki*) в сухих каменисто-щебнистых полынно-типчакково-ковыльных, кустарниковых и разнотравно-злаковых степях. Значительное расстояние между ареалами видов двух последних подродов (Кавказ, Восточный Тянь-Шань и Джунгарский Алатау), вероятно, можно объяснить недостаточной изученностью этих таксонов и существованием еще не описанных видов из промежуточных регионов.

Наибольшее видовое разнообразие характерно для номинативного подрода, включающего 20 видов и населяющего большую часть ареала рода

(рис. 4). Для этого подрода характерны две пары втяжных пузырьков на II–V кокситов брюшка самца и самки и длинный тонкий яйцеклад. Ареал этого подрода охватывает Крым (*A. europaeus* (Kaplín 1983)), Кавказ (*A. agvalensis* Kaplín 2020, *A. armenicus* (Mendes 1983)), Израиль, Копет-Даг (*A. hebraeus* (Wygodzinsky 1974)), горы северного Ирана (*A. spinosissimus* (Mendes 1981)), Афганистана (*A. wygodzinskyi* (Bitsch 1968)), Таджикистана (*A. davydovae* Kaplín 1987)), юга Узбекистана (*A. lyakhovi* Kaplín 1999), Киргизии (*A. tianshanicus* (Kaplín 1982)), Юго-Восточного Казахстана (*A. kerzhneri* (Kaplín 1982), *A. saryozeki* Kaplín 2015, *A. verae* Kaplín 2015, *A. asiaticus* Kaplín 2014), Восточного Казахстана (*A. linnaeusi* Kaplín 2007), Западной Монголии (*A. kerzhneri* (Kaplín 1982)), Непала (*A. swani* (Wygodzinsky 1974), *A. nepalensis* (Sturm 1990)), Северной Индии (*A. schmidi* (Wygodzinsky 1974), *A. annandalei* (Silvestri 1911)). Среди них 5 видов (*A. kerzhneri*, *A. saryozeki*, *A. verae*, *A. asiaticus*, *A. linnaeusi*) приурочены к территории Урало-Монгольской горной системы (Джунгарский Алатау, горы Монголии), остальные виды приурочены к территории Альпийско-Гималайской горной системы в условиях, соответственно, умеренного и субтропического климатических поясов. В Джунгарском

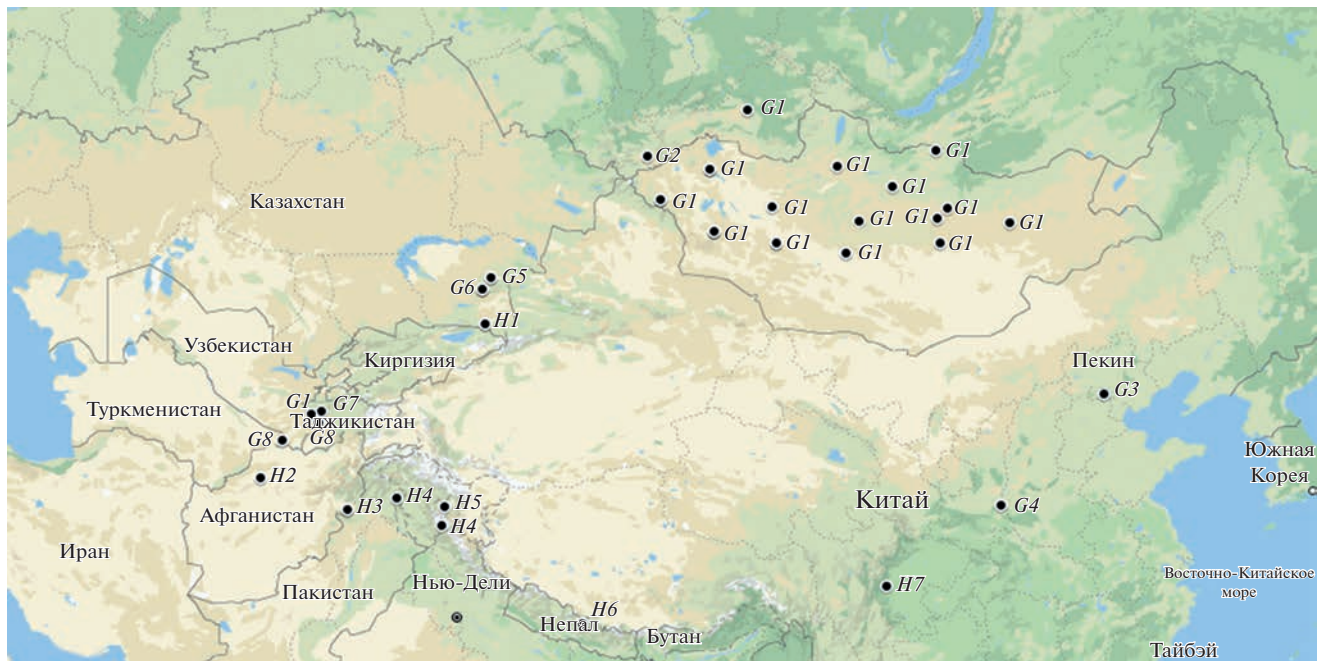


Рис. 5. Распространение *Allopsontus* (*Anisopsontus*) (G) и *A.* (*Machilanus*) (H): G1 – *A. ciliatus*, G2 – *A. lineatus*, G3 – *A. longistylis*, G4 – *A. huashanmendesi*, G5 – *A. tekelensis*, G6 – *A. pulchellus*, G7 – *A. zinchenkoi*, G8 – *A. hissaricus*, H1 – *A. perfectus*, H2 – *A. bitschi*, H3 – *A. povolnyi*, H4 – *A. lapidicola*, H5 – *A. hutchinsoni*, H6 – *A. probsti*, H7 – *A. hummeli*.

Алатау и Монголии они распространены в предгорьях и низкогорьях, а также в среднегорном поясе в степных сообществах на высотах 450–2000 м над ур. м. В горах Альпийско-Гималайской горной системы высотное распределение видов этого подрода более широкое: они встречаются от низкогорий до высокогорий, что обусловлено ее большой широтной протяженностью, расположением преимущественно в условиях теплого умеренного и субтропического климатов, благоприятных для развития махил, высокой амплитудой высоты ее гор, широким распространением в них степных и кустарниково-степных биомов. В Гималаях виды подрода отмечались на высотах от 2500–2900 до 5700–6200 м над ур. м. (*A. nepalensis*, *A. swani*, *A. schmidi*), в Северном Иране (Эльбрус) – 3800–4000 м (*A. spinosissimus*), на Армянском нагорье (*A. armenicus*), в горах Памиро-Алая (*A. davydovae*, *A. lyakhovi*), Внутреннего Тянь-Шаня (*A. tianshanicus*) и Афганистана (*A. wygodzinskyi*, *A. tuxeni*) – 1500–2300 м, а также в Иудейских горах (*A. hebraeus*) и горах Крыма (*A. europaeus*) – 650–1000 м над ур. м. в нагорно-луговых, нагорно-степных, кустарниково-степных, полынно-ковыльных, лесостепных местообитаниях, разреженных остепненных арчевниках. Ареал этого подрода охватывает большинство характерных для рода зоогеографических областей, за исключением Стенопейской неморальной.

У видов подрода *Anisopsontus*, включающего 8 видов, самки имеют укороченный, утолщенный

яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов; самцы с одной парой вытяжных пузырьков на I–VII кокситов брюшка, а самки – с двумя парами на II–V брюшных кокситах. Среди видов этого подрода в горах Урало-Монгольской горной системы в Джунгарском Алатау распространены *A. pulchellus* (Kaplín 1982) и *A. tekelensis* Kaplín 2015, на Алтае в Чуйской степи – *A. lineatus* (Kaplín 2002), в северо-восточном Китае – *A. longistylis* (Silvestri 1936)) (рис. 5). В горах Памиро-Алая, относящихся к Альпийско-Гималайской горной системе, распространены *A. hissaricus* (Kaplín 1987) и *A. zinchenkoi* Kaplín 2019, а на его продолжении в Китае, хребте Куньлунь – *A. huashanmendesi* Huang et al. 2006. Наиболее широкий ареал имеет *A. ciliatus* (Wygodzinsky 1970), обнаруженный почти повсеместно в горах Монголии, Бурятии, в Тыве, Юго-Восточном Казахстане (Джунгарский Алатау), Киргизии (Кунгей Алатау) и в Таджикистане (Гиссарский хребет), т.е. в горах обоих горных поясов. Виды этого подрода встречаются преимущественно в среднегорном поясе на высоте 800–2400 м над ур. м. в каменистых, каменисто-щебнистых местообитаниях в петрофитных степных, кустарниково-степных биомов, разреженных арчевниках, в восточной части Скифской степной области, в Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области и на западе Стенопейской неморальной области (Емельянов, 1974).

У *A. varvarae* Kaplin 2012 с Джунгарского Алатау, являющегося единственным представителем подрода *Aridopsontus*, самцы и самки с одной парой втяжных пузырьков, а яйцеклад самки укороченный с копательными шипами на дистальных члениках. Вид был собран в подгорной щебнисто-глинистой полупустыне на высоте около 1000 м над ур. м.

У видов подрода *Machilanus*, включающего 7 видов, самки имеют укороченный, утолщенный яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов. У самцов и самок I, VI и VII брюшные кокситы с одной, II–V — с двумя парами втяжных пузырьков. Виды этого подрода распространены преимущественно в южной части ареала рода: *A. hummeli* (Silvestri 1934) в горах Сычуаня на южной окраине Тибетского нагорья; *A. hutchinsoni* (Silvestri 1936) в Гималаях, Северная Индия; *A. lapidicola* (Wygodzinsky 1974) в Северо-Западной Индии (Кашмир) и Северо-Западном Пакистане; *A. bitschi* (Wygodzinsky 1962), *A. probsti* (Sturm 1990) и *A. povolnyi* (Bitsch 1968) в Афганистане; *A. perfectus* Kaplin 2021 в Юго-Восточном Казахстане (рис. 5). Ареал этого подрода охватывает Афганскую горную, Внутреннетяньшанскую горную и Тибетскую высокогорную провинции, соответственно Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластей Сахаро-Гобийской пустынной области, а также Гималайскую горную провинцию Ортрийской вечнозеленолесной области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды наиболее примитивного подрода *Kaplinilis* распространены преимущественно в северной части ареала рода в предгорных (*A. smelyanskiyi*, *A. volgensis*, *A. abkhazicus*), низкогорных (*A. tyrnyauzi*, *A. ilyai*, *A. dzhungaricus*) и среднегорных (*A. bifarius*, *A. intygergerivus*, *A. confaratus*, *A. nigrostriatus*, *A. atrans*) ландшафтах. Представители номинативного подрода, характеризующегося наибольшим видовым разнообразием и занимающего большую часть ареала рода, встречаются в предгорных (*A. linnaeusi*), низкогорных (*A. hebraeus*, *A. kerzhneri*, *A. asiaticus*, *A. saryozeki*, *A. agualensis*, *A. europaeus*), среднегорных (*A. verae*, *A. tianshanicus*, *A. lyakhovi*, *A. davydovae*, *A. wygodzinskyi*, *A. tuxeni*, *A. oubehi*, *A. annandalei* и *A. armenicus*) и высокогорных (*A. swani*, *A. schmidi*, *A. spinosissimus* и *A. nepalensis*) ландшафтах. Виды подрода *Anisopsontus* распространены преимущественно в центральной части ареала рода в среднегорном поясе, а виды подрода *Machilanus* приурочены к южной части ареала рода в низкогорных (*A. povolnyi*), среднегорных (*A. perfectus*, *A. bitschi*, *A. lapidicola*) и высокогорных (*A. hummeli*, *A. probsti*, *A. hutchinsoni*) ландшафтах. Иными словами, в филогенетическом ряду от сравнительно примитивного подрода *Kaplinilis* к наиболее специализированному подроду *Machilanus* наблюдается постепенное смещение ареалов подродов с севера

на юг, со сдвигом их местообитаний от нижних поясов гор к более высоким с каменистым субстратом. Так, в подрode *Kaplinilis* 55% известных видов распространены в предгорных и низкогорных ландшафтах и 45% — в среднегорных каменисто-щебнистых местообитаниях со степной растительностью со сравнительно высоким проективным покрытием, а в подрode *Machilanus* только 14% видов обнаружены в низкогорных и по 43% — в среднегорных и высокогорных местообитаниях с каменистым субстратом, покрытым преимущественно лишайниками. Одна из функций их укороченного склеротизованного яйцеклада с копательными шипами — приспособление к передвижению по плотному каменистому субстрату.

Наибольшее разнообразие подродов (7 из 8) отмечено в центральной части ареала в Юго-Восточном Казахстане, откуда известны два монотипичных подрода — 1 эндемичный (*Aridopsontus*) и 1 субэндемичный (*Allopsontoides*), а также 9 эндемичных видов из других подродов: в частности, один из двух видов (*A. nigrus*) подрода *Anisoptinus*, два вида (*A. nigrostriatus*, *A. dzhungaricus*) подрода *Kaplinilis*, три вида (*A. asiaticus*, *A. saryozeki*, *A. verae*) из политипического номинативного подрода, два вида (*A. pulchellus*, *A. tekelenensis*) из подрода *Anisopsontus* и один вид (*A. perfectus*) подрода *Machilanus*. Возможно, это связано с лучшей изученностью фауны рода *Allopsontus* в этом регионе. Иными словами, по современным данным, центр многообразия подродов рода *Allopsontus* располагается в более древних горных системах Урало-Монгольского горного пояса, с которым также связаны подроды и виды с наибольшим количеством плезиоморфных признаков. Отсюда, по-видимому, представители рода проникли в горные системы более молодого Альпийско-Гималайского пояса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен рецензенту за ценные замечания и предложения, которые способствовали улучшению статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 1021052806501-9-4.1.6 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Цифровизация, картирование, мониторинг и прогноз в области изучения биоразнообразия агроландшафтов и агроэкосистем с учетом новых угроз (FGEU-2022-0002)”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Городецкая М.Е., 1975. О субширотной новейшей структуре Тургайского прогиба // Геоморфология. № 47. С. 60–67.
- Городков К.Б., 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР, карты 179–221. Ленинград: Наука. С. 3–20.
- Емельянов А.Ф., 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. Т. 53. Вып. 3. С. 497–522.
- Емельянов А.Ф., 2014. Эволюционная роль и судьба первичного яйцеклада насекомых // Энтомологическое обозрение. Т. 93. Вып. 1. С. 91–130.
- Каплин В.Г., 1993. Щетинохвостки рода *Allopsontus* (Thysanura, Machilidae) мировой фауны // Зоологический журнал. Т. 72. № 3. С. 53–67.
- Крыжановский О.Л., 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., 2010. Причины дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье (в порядке дискуссии) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы: V Любищевские чтения. Тольятти: Кассандра. С. 180–189.
- Delany M.J., 1957. Life histories in the Thysanura // Acta Zoologica Cracoviensia (Kraków). № 2/3. P. 61–90.
- Delany M.J., 1959. The Life Histories and Ecology of Two Species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus* // Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh. V. 63. № 3. P. 501–533. <https://doi.org/10.1017/S0080456800003124>
- Smith E.L., 1970. Biology and structure of some California bristletails and silverfish // Pan-Pacific Entomologist. V. 46. P. 212–225.
- Sturm H., Bach de Roca C., 1993. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta) // Entomologia Generalis. V. 18. № 1–2. P. 55–90.
- Weyda F., 1974. Coxal vesicles of Machilidae // Pedobiologia. V. 14. P. 138–141.
- Weyda F., 1975. Topography, anatomy and histology of the vesicular glands in Machilidae (Thysanura) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. V. 72. № 6. 3. 391–397.

DISTRIBUTION AND RANGE STRUCTURE OF THE BRISTLETAIL GENUS *ALLOPSONTUS* SILV. (MACHILIDAE, MICROCORYPHIA)

V. G. Kaplin*

All-Russia Institute of Plant Protection, St. Petersburg–Pushkin, 196608 Russia

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

The distributions of all eight subgenera and 52 species of the large southern Palearctic genus *Allopsontus* are analyzed. Species of this genus are found mainly in open foothill and mountain habitats with steppe vegetation and rocky-gravelly substrates. The general distribution range of the genus lies within the Scythian (steppe), Sahara-Gobi (desert), European and Stenopean (broadleaf's), as well as Mediterranean-Macaronesian and Ortrian (evergreen) regions of the Palearctic. The species of the nominative and most species-rich subgenus occupy most of the range of the genus. Phylogenetically, from the relatively primitive subgenus *Kaplinilis* to the most specialized subgenus *Machilanus*, there is a tendency to shift the ranges of the subgenera from north to south, which is accompanied by a shift in their habitats from the lower mountain belts to the upper ones with a rocky substrate. The center of subgeneric diversity of the genus *Allopsontus* is located in the mountains of the older Ural-Mongolian mountain system, whence its species could have spread to the mountains of the younger Alpine-Himalayan belt.

Keywords: subgenus, species, Palearctic, natural zones, altitudinal belts, mapping, disjunctions