

З.А. Федотова

ФАУНА, ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАЛЛИЦ (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE), РАЗВИВАЮЩИХСЯ НА РАСТЕНИЯХ КЛАССА ГНЕТОВЫХ (GNETOPSIDA)

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»

Галлицы выявлены на растениях двух родов: *Ephedra* L. (Ephedraceae) и *Gnetum* L. (Gnetaceae). На 13 видах *Ephedra* развиваются 11 видов галлиц из 4 родов (*Xerephedromyia* Mamaev, 1972, *Ephedromyia* Marikovskij, 1953, *Lasioptera* Meigen, 1818 и *Neolasioptera* Felt, 1908), которые встречаются в Палеарктике и Северной Америке, где сформировались специфические комплексы галлиц. На видах рода *Gnetum* известно только два вида галлиц по листовым галлам из Индии. Приведены данные по биологии, распространению и трофическим связям галлиц.

Ключевые слова: галлицы, галлы, монофаги, олигофаги, *Ephedra*, *Gnetum*

Введение

Галлицы – одно из наиболее слабо изученных семейств двукрылых, представители которого широко известны как галлообразователи. Многие виды являются серьезными вредителями хозяйственно важных групп растений. В последние годы значительно возросла роль инвазивных видов галлиц. Выявлены виды, развивающиеся на редких и эндемичных растениях, особенно в областях мира, где галлицы ранее практически не были известны. Например, появилось много сообщений о нахождении видов, первоначально описанных из Казахстана и сопредельных территорий, в различных странах мира [12]. Специфические виды галлиц из родов *Ephedromyia* Marikovskij, 1953 и *Xerephedromyia* Mamaev, 1972, развивающиеся только на эфедрах, ранее считались среднеазиатскими эндемиками. Массовые находки представителей этих родов в Испании, Франции, Иране показали, что многие из них имеют средиземноморско-туранские ареалы. Также расширилось представление о трофических связях отдельных видов галлиц, так как в типовых местообитаниях они были выявлены на других растениях-хозяевах. Например, в Иране на *Ephedra major* Host были выявлены 3 вида: *Xerephe-*

dromyia mitroshinae Fedotova, 1992, *Ephedromyia debilopalpis* Marikovskij, 1953, которые были описаны и известны пока только из Казахстана, и *X. bipartita* Mamaev, 1972 – только из Узбекистана [24, 37]. *Ephedra major* оказалась новым растением-хозяином для этих видов галлиц.

Цель и задачи исследований

Цель работы – установить видовое разнообразие, выявить пищевую специализацию, особенности галлообразования, распространение и коэволюционные связи галлиц, развивающихся на растениях класса гнетовых (Gnetopsida). На основании этих данных, соотнесенных с филогенетическими группами растений, определить происхождение и особенности формирования фауны на гнетовых. Обилие галлиц-монофагов позволяет устанавливать или опровергать родственные связи между растениями, поскольку галлицы могут быть индикаторами химизма растений.

Объекты и методики исследований

Материалом для работы послужили многолетние оригинальные данные по галлицам и гал-

лам, собранным в горах и пустынях Казахстана, Средней Азии и в некоторых регионах России, а также анализ сведений по галлицам, выявленным в мире на растениях класса Гнетовых.

Результаты исследований и их обсуждение

Класс Gnetopsida включает 112 видов, из которых 41 вид относится к роду *Gnetum* L., 70 видов к роду *Ephedra* L. и 1 вид к роду *Welwitschia* Hook. Эти три рода настолько отдаленно связаны, что их часто разделяют на моногенные порядки [36]. Данные растения представляют особый интерес в связи с их архаичностью по сравнению с цветковыми растениями.

Систематическое положение. Класс гнетовые, или оболочкосеменные (Gnetopsida, Chlamydospermae) – единственный в отделе гнетовидных (Gnetophyta), который вместе с отделами хвойных (Pinophyta), гингковидных (Ginkgophyta) и саговниковых (Cycadophyta) образует надотдел голосеменных (Gymnospermae). В класс гнетовые входят три порядка, каждый из которых состоит из одного семейства и одного рода: порядок вельвичиевые (Welwitschiales), семейство вельвичиевые (Welwitschiaceae), род вельвичия (*Welwitschia* Hook. F.); порядок гнетовые (Gnetales), семейство гнетовые (Gnetaceae), род гнетум (*Gnetum* L.); порядок хвойниковые (Ephedrales), семейство хвойниковые (Ephedraceae), род хвойник (*Ephedra* L.).

О связях этих растений с насекомыми часто говорят при изучении вопросов опыления. Опыление растений насекомыми развилось до появления покрытосеменных. Многие существующие саговники, которые были крупной группой наземных растений в мезозое, опыляются жуками и трипсами, откладывающими яйца на растения. Трипсы являются исключительными опылителями *Macrozamia* Miq. (Cycadales: Zamiaceae), а жуки – растений из родов *Zamia* L. и *Encephalartos* Lehm. этого же семейства. Опыление растений рода *Gnetum* происходит благодаря молям [31, 44].

Разнообразие и систематическое положение галлиц, развивающихся на гнетовых. В настоящее время целый ряд видов галлиц, повреждающих растения из семейства гнетовых, не установлен, но обнаружены их галлы.

Род *Gnetum* представлен лианами, реже кустарниками или деревьями, своими вегетативны-

ми органами похожими на покрытосеменные растения. Представители этого рода распространены во влажных тропических лесах Южной и Юго-Восточной Азии, Океании, Центральной Африки и Америки.

В Индии выявлены галлы галлиц на *Gnetum edule* (Willd.) Blume (= *G. ula* Brongn.) [34], а на островах Фиджи на *G. gnemon* L. – два типа листовых волдыревидных миноподобных галла, очевидно, принадлежащих двум разным видам галлиц [35]. Сообщается о листовых галлах, найденных в Индии и на о. Ява на *Gnetum* [33]. Недавно на *G. edule* в Индии (в районах Калькутты и др.) были найдены галлы галлиц, которые встречаются в сезон муссонов. Представлены их фотографии и дано описание [45]. Листовые паренхимные галлы – плоские, круглые, линзовидные, голые, от зеленого до коричневого (при созревании) цвета, изолированные, сжатые, растрескивающиеся, 6–7 мм в диаметре. В просторной внутренней камере может быть 2–3 личинки. На одном листе развивается 6–10 галлов. Из этих листовых галлов выведен комплекс паразитоидов (Braconidae, Eulophidae, Eupelmidae, Ichneumonidae, Torymidae). Одновременно на растениях гнетума развивались почковые, цветочные и стеблевые галлы неизвестных насекомых.

Систематическое положение и видовой состав галлиц, развивающихся на эфедрах. В мировой фауне на растениях семейства хвойниковые известно 12 видов галлиц из 4 родов (табл.). Род *Ephedra* представлен кустарниками, полукустарниками, изредка деревьями. Эти растения встречаются в районах с сухим климатом на большей части Северного полушария, включая Южную Европу, Северную Африку, юго-западную и центральную Азию, юго-западную часть Северной Америки; в Южном полушарии – Южную Америку на юг от Патагонии. На юге европейской части России и в степях Западной Сибири широко распространен хвойник двухколосковый (*Ephedra distachya* L.). В межгорных котловинах и продольных долинах на Северном Кавказе и в Дагестане отмечен *E. major* Host (табл.).

В известных сводках Уарда [27, 28] упоминаются галлы с нескольких видов эфедр из Аравии и Африки, но с условным указанием возбудителей, в числе которых приводятся и Cecidomyiidae sp. и Diptera sp. (табл.). Вероятно, описание округлого одревесневшего галла Cecidomyi-

Таблица. Трофические связи, галлообразование и распространение видов галлиц (Diptera: Cecidomyiidae), развивающихся на растениях семейства Ephedraceae

Систематическое положение	Типовое местообитание	Дополнительное место сбора	Галлы	Источники литературы
<i>Xerophedromyia bipartite</i> Мамаев, 1972	<i>Ephedra strobilacea</i> L. Узбекистан: Кульджуктау	<i>E. major</i> Иран	Крупное гладкое мясистое расширение стебля	14, 37
<i>Xerophedromyia issykkulensis</i> (Marikovskij, 1955)	<i>E. intermedia</i> Schrenk et C.A. Mey. Киргизия: Кунгей Алатау, оз. Иссык-Куль	<i>E. intermedia</i> Казахстан: Заилийский и Джунгарский Алатау	Крупное вздутие стебля	4–6, 8, 9, 14
<i>Xerophedromyia mitroshinae</i> Fedotova, 1992	<i>E. strobilacea</i> Туркменистан: Каракумы	<i>E. lomatolepis</i> Schrenk и <i>E. distachya</i> Казахстан; <i>E. major</i> Иран	Скопление маленьких односторонних овальных расширений в основании стебля	37
<i>Xerophedromyia ustjurtensis</i> Fedotova, 1992	<i>E. distachya</i> Казахстан: п-ов Мангышлак	<i>E. distachya</i> Россия, юг Украины, Испания, Италия, Франция, Румыния, Иордания, Туркменистан	Овальное расширение в основании стебля	15, 18, 19, 41, 46, 48, 50
<i>Ephedromyia debilopalpis</i> Marikovskij, 1953	<i>E. lomatolepis</i> Казахстан: Джунгарский Алатау, Чулак	<i>E. lomatolepis</i> Туркменистан; <i>E. major</i> Россия, Иран; <i>E. intermedia</i> Грузия	Крупное вздутие стебля	5, 6, 10, 14, 24
<i>Ephedromyia kazenasi</i> Fedotova, 1993	<i>E. intermedia</i> Казахстан: Заилийский Алатау		Морщинистые однокамерные у основания побегов	13
<i>Ephedromyia kopetdagica</i> Fedotova, 1993	<i>E. equisetina</i> Bunge Туркменистан: Копетдаг		Маленькое расширение в основании стебля	13
<i>Ephedromyia kugitangica</i> Fedotova, 1993	<i>E. intermedia</i> Туркменистан: хребет Кугитанг		Маленькое расширение в основании стебля	13
<i>Ephedromyia strobilaceae</i> Fedotova, 1993	<i>E. strobilacea</i> Туркменистан: Каракумы		Крупное гладкое мясистое расширение стебля	13
<i>Ephedromyia</i> sp.	<i>E. procera</i> Fisch. et Mey Грузия		Округлое или веретенообразное утолщение стебля диаметром 5–10 мм, стенки толстые, внутри крупная центральная камера	49

<i>Lasioptera ephedrae</i> Cockerell, 1898	<i>E. trifurca</i> Torr. ex S. Watson США: Нью-Мексико	<i>E. antisiphilitica</i> Berland. ex С.А. Меу. и <i>E. nevadensis</i> S. Wats. США: Калифорния, Аризона	Полукруглый однокамерный гладкий, одного цвета со стеблем	21
<i>Lasioptera ephedricola</i> Cockerell, 1902	<i>E. trifurca</i> , <i>E. californica</i> S. Wats. и <i>E. nevadensis</i> США: Нью-Мексико	США: Калифорния, Аризона, Нью- Мексико	Морщинистый многокамерный, темнее стебля, 1-3 см длины. В галле одна личинка. Личиночная камера покрыта грибами	21
<i>Neolasioptera</i> sp.	<i>E. sp.</i> США: Аризона		В галлах <i>L. ephedricola</i>	21
Cecidomyiidae sp. 1	<i>E. distachya</i> Румыния		Семена	39
Cecidomyiidae sp. 2	<i>E. nebrodensis</i> Tineo (ныне синоним <i>E. major</i>) Испания		Округлые многокамерные стеблевые	18, 19
Cecidomyiidae sp. 3	<i>E. nebrodensis</i> (ныне синоним <i>E. major</i>) Испания		Веретеновидные стеблевые	18, 19
Cecidomyiidae sp. 4	<i>E. fragilis</i> Desf. Алжир		Веретеновидные, 12 мм в длину, 5 мм в диаметре, однокамерные с 1–5 личинками	28
Cecidomyiidae sp. 5	<i>E. distachya</i>		Яйцевидные, 7 мм в длину, 4 мм в диаметре, толстостенные, древесные	27

idae sp. на *E. distachya*, который был найден в Италии [27], соответствует галлу, приведенному на фотографии [41]. Возможно, диагностика галлиц из этого галла нуждается в уточнении, так как в типовом местонахождении галл не был одревесневшим [15].

Род *Xerophedromyia* Mamaev, 1972 был описан из Киргизии по типовому виду *X. bipartita* Mamaev, 1972. Включает 4 вида, один из которых – *X. issykkulensis* (Marikovskij, 1955) первоначально был описан из Киргизии и отнесен к роду *Ephedromyia* Marikovskij, 1953. Позже этот вид, найденный в Казахстане, был в новой комбинации отнесен к *Xerophedromyia* [16], а позднее были описаны еще 2 вида: *X. mitroshinae* Fedotova, 1992 и *X. ustjurtensis* Fedotova, 1992. В каталоге

мировой фауны галлиц [22] систематическое положение *X. issykkulensis* не уточнено.

Род *Ephedromyia* Marikovskij, 1953 включает 5 видов. Из них *E. debilopalpis* Marikovskij, 1953, описанный из Казахстана с хвойника окаймленного (*E. lomatolepis*) и *E. strobilaceae* Fedotova, 1993 – из Туркменистана с хвойника шишконосного (*E. strobilacea*) – отмечены в песчаных пустынях, остальные найдены в горах. На хвойнике среднем (*E. intermedia*) обнаружены 2 вида – *E. kazenasi* Fedotova, 1993 в Казахстане и *E. kugitangica* Fedotova, 1993 в Туркменистане, где также найден и *E. kopetdagica* Fedotova, 1993 на хвойнике хвощевидном (*E. equisetina* Bunge).

В целом, палеарктическая фауна галлиц представлена 2 родами, специфическими по отноше-

нию к эфедрам, и 9 видами, развивающихся на 4 видах эфедры (табл.). Неарктическая фауна включает 2 рода – космополитический *Lasioptera* Meigen, 1818 (2 вида) и неарктический *Neolasioptera* Felt, 1908 (1 вид), развивающиеся на 4 видах эфедры, причем последний является инквилином в галлах *L. ephedricola* Cockerell, 1902.

Фауна галлиц, развивающаяся на эфедрах, по видовому составу близка к комплексам галлиц, встречающимся в зоне пустынь, степей и остепенным участкам гор и представлена 3 видами 2 родов трибы Lasiopterini и Alycaulini (Lasiopteridi) и 9 видами 2 родов трибы Rhopalomyiini (Oligotrophidi) подсемейства Lasiopterinae. Несмотря на архаичное происхождение гнетовых, формирование фауны галлиц на этих и других голосеменных растениях происходило в период освоения ими цветковых растений. Комплексы галлиц, развивающиеся на гнетовых, соответствуют таксономическим группам, доминирующим на современных цветковых растениях.

Пищевая специализация, галлообразование и биология галлиц. Галлицы рода *Ephedromyia* являются монофагами, за исключением узкого олигофага *E. debilopalpis*. Среди *Xerephedromyia* могут быть монофаги (*X. ustjurtensis* и *X. issykkulensis*), но известны и узкие олигофаги, имеющие более широкие ареалы (*X. bipartita* и *X. mitroshinae*). Виды *X. ustjurtensis*, *X. mitroshinae*, *E. debilopalpis* и *E. strobilaceae* встречаются на равнинах, в зоне пустынь, остальные виды – на склонах гор.

Галлообразование связано исключительно с разрастанием фотосинтезирующих члеников, из которых состоит растение. Обычно галлы формируются в основаниях отдельных члеников. Все галлы, образованные галлицами – стеблевые, но у разных видов отличаются по расположению, форме и размеру (табл.).

Все виды рода *Xerephedromyia* зимуют в стадии предкуколки в уже сформировавшихся галлах. Галлы обычно маленькие, развиваются скоплениями в основании побегов, но могут быть одиночными, крупными.

Галлы *X. mitroshinae* на *E. lomatolepis*, *E. strobilaceae*, *E. major* – скопление маленьких односторонних овальных 1–4-камерных расширений в основании стебля. В месте его разветвления возникает слабая деформация, галлы светло-зеленые, 3–7 мм в длину и 2–5 мм в ширину. Галлы

перед вершиной с более тонкими стенками, которые покрываются белыми пятнами перед их созреванием. Здесь часто образуются неровные отверстия и трещины еще в то время, когда имаго не покинули галл, иногда даже с осени. Развитие галлов становится заметным к середине октября. В это время часть личинок выходит из галлов в почву на окукливание, но большинство остается в галлах и зимует в стадии предкуколки. Переживавшие галлы кажутся безжизненными из-за иссохшихся и почти разрушившихся наружных стенок, но личиночные камеры остаются плотно закрытыми; одним из концов они плотно примыкают к основанию галла в месте сочленения побегов. В марте-апреле происходит окукливание. Вылет имаго в Туркменистане проходит в конце марта, в Казахстане – во второй половине апреля. Генерация одногодичная. Самка откладывает яйца в узлы члеников, где находятся еще не тронувшиеся в рост вегетативные почки. На первых стадиях развития галлов личинки I возраста оказываются у их основания, где происходит интеркалярный рост. К концу июля галл снаружи уже кажется сформированным, однако внутри его еще нет явственных камер, а личинки по-прежнему первого возраста. Лишь в августе начинается преобразование внутри галлов и происходит интенсивный рост личинок. Галлы встречаются часто, но преимущественно на нижних частях побегов. Личинки ярко-розовые.

Галлы *X. ustjurtensis* на *E. distachya* округлые или слегка сплюснутые в продольном направлении, 10–13 мм в диаметре, гладкостенные, одноцветные – коричневатого или кирпичного цвета. Развитые галлы с крупными личинками были обнаружены в Казахстане в октябре. После зимовки произошло окукливание и вылет имаго. Генерация одногодичная. Особенности созревания галлов такие же, как у предыдущего вида. Встречается часто.

Род *Ephedromyia* включает виды пустынь и гор. Из них *E. debilopalpis*, описанный из Казахстана и *E. strobilaceae* – из Туркменистана – отмечены в песчаных пустынях, остальные найдены в горах: *E. kazenasi* в Казахстане и *E. kugitangica* в Туркменистане, где отмечен и *E. kopetdagica*.

Все виды рода *Ephedromyia* образуют почти одинаковые галлы в основании отдельных члеников побегов. Галлы в виде овальных или шаровидных вздутий, достигающие 8–18 мм в диамет-

ре, окрашены в розовато-оранжевые или бордовые тона. Они формируются весной. Генерация одногодичная. Зимует личинка I возраста или предкуколка.

Галлы *E. debilpalpis* на *E. lomatolepis* в виде продолговато-шаровидных вздутых зеленых стеблей и вначале имеют гладкую поверхность и оранжевый цвет. Длина галлов 5–15 мм, диаметр 4–8 мм. Галл образован нетолстыми стенками и имеет обширную полость, разделенную пристеночными продольными ребрышками. В галле находится 5–15 личинок, обитающих среди перегородок. Зимовка проходит в фазе личинки в галле. Окукливание происходит весной также в галле. Вылет галлиц наблюдается в конце весны. Генерация одногодичная. Перед окукливанием личинки сообщают протачивают в стенке галла один ход, оставляя нетронутым самый поверхностный тонкий слой, а галл слегка сморщивается и на его поверхности образуются продольные ложбинки [10].

Галлы *E. strobilaceae* на *E. strobilacea*. Личинки ярко-розовые, развиваются по 3–8 в единственной центральной камере. Окукливание происходит в галле, фаза куколки продолжается 12–15 дней. Встречается часто.

Галлы *E. kazenasi* на *E. intermedia*. Личинки ярко-розовые, развиваются по 5–10 в единственной центральной камере. Галлы сильнее расширены в основании, в окраске преобладают темно-бордовые тона на темно-зеленом фоне, наружная поверхность часто продольно-морщинистая. Встречается часто.

Галлы *E. kopetdagica* на *E. equisetina*. Личинки розовато-оранжевые, развиваются по 3–5 в узкой камере толстостенного галла, заметно сплюснутого в продольном направлении, снаружи гладкостенного, изнутри ребристого.

Галлы *E. kugitangica* на *E. intermedia*. Личинки розоватые, развиваются по 2–6 в просторной центральной камере почти округлого, снаружи гладкостенного галла. В окраске галла преобладают желтовато-зеленоватые тона с вкраплением розоватых пятен. Фаза куколки продолжается 8–12 дней.

Галлицы рода *Lasioptera*, развивающиеся на эфедрах на юге Северной Америки в зоне пустынь, являются узкими олигофагами. Для каждого из двух видов выявлено по 3 растения-хозяина, из которых 2 являются общими, но эти виды галлиц легко узнаваемы по форме галлов [21].

Галлы *L. ephedrae* Cockerell, 1898 на *E. trifurca* Torr. ex S. Watson, *E. antisiphilitica* Berland. ex C.A. Mey., *E. nevadensis* S. Wats. представляют крупное полукруглое гладкое утолщение на стебле, с ямочками, того же цвета, как и нормальный стебель, длиной около 10–15 мм и диаметром 5 мм. В однокамерном галле развивается много личинок. Окукливание и вылет имаго происходит весной.

Галлы *L. ephedricola* Cockerell, 1902 на *E. trifurca*, *E. californica* S. Wats., *E. nevadensis* представляют крупное удлиненное морщинистое смолистое утолщение, темнее нормального стебля, длиной 10–30 мм, обычно с несколькими личиночными камерами. Личинки живут в туннелях, покрытых грибом. Гриб становится черным, когда созревает. Взрослые галлицы появляются с февраля по март.

В целом, на эфедрах разнообразие галлов, в которых развиваются галлицы, не велико, несмотря на принадлежность видов галлиц к разным родам и в некоторых случаях – специфичность видов галлиц по отношению к видам эфедры. В некоторых случаях по форме галла сложно определить вид галлообразователя. Например, галлицы *E. kopetdagica*, *E. kugitangica* и *X. mitroshinae* развиваются скоплениями в маленьких однокамерных односторонних галлах в разветвлении стеблей. Галлы других видов этих родов образуют крупные одиночные галлы, преимущественно в основании стеблей, сходные с галлами *L. ephedrae*. Морщинистость, развивающаяся на поверхности галлов *L. ephedricola*, также выявлена на галлах *E. kazenasi*, ямочки – на *E. debilpalpis*, а смолистость – на галлах *X. ustjurtensis*. Небольшое разнообразие галлов на эфедрах, которые возникают в ответ на поражение растения галлицами, принадлежит галлицам из разных родов и видов, что отмечалось нами ранее и в случае с другими родами и видами галлиц [14]. Вероятно, у растений существует ограничение для иного тканеобразования и замедление химических адаптаций при развитии галлиц. Возможно, в процессе коэволюции растения сохраняют устойчивость к широкому спектру воздействий в течение длительного периода адаптации к галлообразователю.

Морфо-анатомическое изучение галлов. Для галлицы *X. ustjurtensis*, найденной на *E. distachya* в Карадагском заповеднике (Крым), было

выявлено два различных морфологических типа галлов – полукруглый и веретенообразный, среди которых преобладает полукруглый [38]. Галлы представляют собой стойкие смолистые утолщения стебля. Зрелые галлы имеют твердую древесную структуру со множеством круглых выходных отверстий на их поверхности. Галлы анатомически похожи, но отличаются от неповрежденных стеблей. Среднее число личиночных камер значительно варьировало у галлов разных типов, но размер личиночных камер был одинаковым. У галлов, образовавшихся на мужских растениях *E. distachya*, плотность тканей была более высокой (в среднем $0,89 \pm 0,15$), чем на женских (в среднем $0,36 \pm 0,04$). Размер галла среди трех выборочных популяций *E. distachya* имел тенденцию к увеличению от мезофильных к аридным условиям произрастания на сходной высоте (250–557 м н.у.м.). Размер галла также варьировал в зависимости от пола растения.

Распространение. Галлы на эфедрах, образованные галлицами, выявлены в разных частях Света, но личинки и имаго многих видов не описаны. Многие условные виды галлиц и других галлообразователей известны только по повреждениям. Все случаи обнаружения галлов на разных видах эфедр связаны с образованием преимущественно крупных округлых многокамерных галлов; мелких асимметричных однокамерных, тонких удлиненных или веретеновидных (табл.).

Наиболее широкое распространение в настоящее время установлено для *X. ustjurtensis* на *E. distachya*, которая была обнаружена в Западном Казахстане, Туркменистане, Иордании, на юге Украины, в Румынии, на севере Испании, на юге Франции и Италии. Такие виды дизъюнктивного распределения могут быть обозначены как средиземноморско-туранские [46–48, 50]. Вероятно, распространение этого вида значительно шире, в соответствии с ареалом растения-хозяина. Другие виды родов *Xerophedromyia* и *Ephedromyia* пока известны только из типовых местобитаний и единичных точек сборов. Недавно два из них (*X. mitroshinae* и *E. debilpalpis*) были обнаружены в Иране [24, 25]. В настоящее время галлицы на эфедрах выявлены только в Палеарктике [14, 22, 33] и в южной части Северной Америки [21, 22]. Распространение галлиц на эфедрах в других частях их ареала пока не установлено в связи со слабой изученностью галлиц в

целом. В Северной Америке наиболее широкий ареал установлен для *L. euphedrae* (США: Калифорния, Аризона, Нью-Мексико). Галлы галлиц отмечены также в Алжире на *E. fragilis* Desf. [28].

Разнообразие, происхождение и систематические группы эфедр в связи с повреждением растений галлицами. Предполагается, что род *Ephedra* возник на грани палеозоя и мезозоя, когда оледенение в южном полушарии привело к повсеместной аридности суперконтинента Пангеи и резкой смене влаголюбивой растительности на ксерофитную. По мере раскола Пангеи на несколько континентов, каждый из них получил свой набор видов эфедр. Дальнейшая их эволюция шла под влиянием изменившихся климатических факторов на разных континентах, что привело к образованию как новых видов, так и самостоятельных секций и подсекций рода *Ephedra* [11].

Вероятно, древним типом рода являются лазящие растения – *E. alte* (Joint-Pine), *E. foliata* Boiss. ex С.А.Меу. и другие эфедры побережья Средиземноморья, от которых позже произошли представители разных секций. В меловой период эфедры уже были довольно широко распространены как в Старом, так и в Новом Свете. Первичные формы эфедр возникли еще раньше – в юре или триасе. Расселение их из Средиземноморья в Америку и Центральную Азию произошло, вероятно, в нижнем мелу или в юре. Ископаемые образцы эфедр известны из раннего мела (около 120–125 млн лет) исианской формации в Ляонине северо-восточного Китая [1, 52].

В соответствии с молекулярно-генетическими и филогенетическими исследованиями было показано, что все неафриканские виды относятся к кладе, которая, вероятно, возникла в Азии. Из четырех исследованных европейских видов три присутствуют также в Африке (*E. major*, *E. fragilis* и *E. campylopoda* С.А. Меу.) и относятся к базальной кладе африканских видов. Европейский вид *E. distachya* имеет широкое распространение от Испании до России и Китая, но отсутствует в Африке. Установлено, что *E. proceura*, которая обычно считается подвидом *E. major*, в действительности относится к *E. equisetina*. Виды Нового Света монофилетичны и, возможно, произошли из азиатской клады. Они состоят из двух хорошо поддерживаемых групп: южноамериканской и североамериканской клады. Анализ распределения видов по кладам и географиче-

ским регионам показал, что основные группы эфедры возникли после окончательного разлома континента Гондвана. Возможное происхождение эфедры в Африке также интересно, поскольку разнообразие пыльцевых зерен эфедроида особенно велико в раннемеловых палеоэкваториальных районах Африки – Южной Америки [43].

Ранее, в соответствии с традиционными представлениями [1, 11, 51], род *Ephedra* подразделялся на 5 секций: 1) *Scandentes*, 2) *Ephedra*, 3) *Monospermae*, 4) *Asarca*, 5) *Alatae*. Секция *Scandentes* – исключительно средиземноморская, а олиготипная секция *Asarca* – североамериканская. Каждая из 3 остальных секций была разделена на 2 подсекции в соответствии с их распространением в Старом (типовые подсекции) или Новом Свете.

В соответствии с современными исследованиями [29, 30], в систематике рода произошли изменения. Получены последовательности из ядерной рибосомной внутренней транскрибируемой спейсерной области 1 (nrDNA ITS1) и пластидного гена *trp4* из рода *Ephedra* для определения филогенетических отношений, эволюции и исторической биогеографии рода. Полученная филогения поддерживает монофилию эфедры, но не подразделяет ее на традиционные секции *Ephedra*, *Asarca* и *Alatae*. Данные филогении указывают на происхождение клады Нового Света из числа таксонов Старого Света. Среди видов Старого Света признаны три высоко поддерживаемые монофилетические группы, которые в высшей степени согласуются с морфологическими данными. Клада Нового Света включает в себя две основных подклады северо- и южноамериканских видов. На основании новых данных выделены дополнительные подсекции, группы и подгруппа.

Основное развитие растений, населенных галлицами, происходило в плиоцене и миоцене третичного периода, а также параллельно с развитием цветковых растений, что подтверждается наличием нескольких ископаемых галлов галлиц [47].

Вероятно, процессы продолжительного видообразования в роде *Ephedra* и расселение ее видов по разным континентам задолго до появления галлиц-фитофагов привели впоследствии к самостоятельному освоению растений разными группами галлиц, особенно на изолированных территориях. Вероятна преобладание между радиацией видов эфедры и их освоением галли-

цами в пределах сплошных или изолированных ареалов отдельных видов этого рода растений.

Распределение родов галлиц по систематическим группам эфедры. Почти все виды галлиц, развивающиеся на эфедрах Старого Света, выявлены на видах, принадлежащих к секции *Ephedra* (группа *Distachyae*): *E. distachya*, *E. intermedia* (подсекция *Antisyphilitica*, подгруппа *Distachyae*); *E. major* (подгруппа *Leptocladae*), а также к секции *Alatae* (подсекция *Alatae*): *E. strobilacea*. Часто на одном виде растения развиваются виды галлиц разных родов, а в различных местообитаниях – галлицы разных видов этих же родов. Галлица одного вида может развиваться на растениях разных секций. Например, *X. bipartita* и *X. mitroshinae* встречаются на *E. strobilacea* и *E. major*. Причем, в Старом Свете растения секций *Alatae* и *Ephedra* образуют сестринскую группу [30].

В Северной Америке галлицы выявлены на эфедрах секции *Alatae* (подсекция *Trifurcae*) – *E. trifurca* и секции *Asarca* – *E. californica*, *E. nevadensis*. На этих растениях обнаружены разные виды галлиц одного рода: *L. ephedricola* и *L. ephedrae*. Таким образом, галлицы, развивающиеся на эфедрах в Старом и Новом Свете, представлены комплексами видов, принадлежащим к различным родам, и доминируют на растениях из соответствующей географической секции, *Ephedra* или *Asarca*. Среди растений-хозяев галлиц могут быть разные виды из общих секций (*Ephedra* и *Alatae*), которые образуют самостоятельные группы растений в Старом и Новом Свете.

Другие насекомые, развивающиеся на эфедрах. На разных видах эфедр выявлены преимущественно стеблевые галлы, которые могут быть сходными по форме и расположению у разных видов галлиц и других фитофагов. Вероятно, галлицы являются доминирующими среди фитофагов, развивающихся на эфедрах. Известны фитофаги и галлообразователи среди Chalcidoidea (*Pteromalidae*, *Encyrtidae*). Галлицы и *Torimidae* выявлены в семенах, а *Euritomidae* – в стеблевых и корневых галлах. Обычно галлы разных галлообразователей в массе заселены паразитоидами из семейств *Torymidae*, *Ormyridae* и др.

В Испании из семян *E. distachya* были выведены птеромалида (Hymenoptera: Chalcidoidea: *Pteromalidae*) и его паразитоиды *Idiomacromerus pallistigmus* Askew, 2000 (*Torymidae*), *Aprostocetus lutescens* Askew, 1997 (*Eulophidae*) и *Eupelmus* sp.

(Eupelmidae) [20]. В Румынии из заповедника Летеи (дельта Дуная) из семян эфедры этого вида были выведены насекомые 9 видов: *Nikanoria* sp., *Blascoa ephedrae* Askew, 1997 (Pteromalidae), *Idiomacromerus pallistigmus* Askew, 2000 (Torymidae), *Eupelmus vesicularis* (Retzius, 1783), *E. microzonus* Förster 1860, *E. nigricauda* Nikol'skaya, 1952 (Eupelmidae), *Eurytoma* sp. (Euritomidae), *Eulophidae* sp., Diptera (Cecidomyiidae), в том числе галлица [39]. Торимиды *Idiomacromerus pallistigmus* Askew, 2000 (Torymidae) выведены из семян ложноплодов *E. distachya* в Румынии [40]. Торимида *Exopristus trigonomerus* (Masi, 1916) была найдена в Испании в коконе *Bracon* sp. (Hymenoptera: Braconidae) в семенах *E. fragilis* [20].

В Испании на эфедре *E. nebrodensis* были найдены округлые стеблевые галлы, образованные *Eurytoma gallephedrae* Askew, 1998 (Eurytomidae), личинки которых были паразитированы *Ormyrus cupreus* Askew, 1998 (Ormyridae) [23]. Этот же вид паразитирует на *Eurytoma flaveola* (Zerova, 1976), который образует подземные галлы на *E. nebrodensis*. Ранее *E. flaveola* была известна из галлов на корнях эфедры в Азии [7]. Уникальное положение в сообществе паразитоидов *E. gallephedrae* занимает *O. cupreus* [18]. В галлах этого вида эвритомид на *E. nebrodensis* доминирующим видом является *Brasema stenus* (Bouček, 1968) (= *B. ephedricola* Askew, 1998 (Eupelmidae)). *Ormyrus cupreus* является гиперпаразитоидом *Eupelmus* sp. в этом сообществе [18, 19]. Также наблюдается каннибалистическое поведение среди личинок *O. cupreus*. У галлиц, образующих стеблевые галлы на эфедрах в Испании, были выявлены паразитоиды. На *E. tweediana* С. А. Меу. в Аргентине выявлены галлы жесткокрылых [32]. Таким образом, виды эфедры оказались привлекательными не только для галлиц, но и других галлообразователей. На отдельных видах растений образовались комплексы галообразователей, паразитоидов в галлах и инквилинов, среди которых *Neolasioptera* sp. в галлах *L. ephedricola* найдена в Северной Америке.

Особую группу составляют паразитические перепончатокрылые – преромалиды, развивающиеся в личинках галлиц и других галлообразователей. Среди них *Systasis (Systasis) ephedrae* Dzhankmen, 1982 – паразит личинок *X. issykkulensis* и *E. debilopalpis*, известный в Казахстане и Грузии из галлов на *E. intermedia* [4, 5] и *Gastran-*

cistrus ephedrae Dzhankmen, 1994 – паразит личинок *E. kazenasi* в галлах на *E. intermedia*, отмеченный в Юго-Восточном Казахстане [2, 3]. Также из галлов на *Ephedra* sp., хозяева которых не известны, из Юго-Восточного Казахстана описана птеромалида *Monazosa athysanota* Dzhankmen, 1975, другая птеромалида распространена в Европе и Казахстане [6].

Галлы галлиц на эфедрах и грибы. В галлах *L. ephedricola* на *E. trifurca* найдены грибы *Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud [42]. Было установлено, что галлы *L. ephedricola* всегда ассоциируются с этим грибом, образующим черное кольцо мицелия. Заражение галлов другого вида – *L. ephedrae* этим грибом никогда не наблюдалось: личинки и куколки не содержат пропагул *Aureobasidium*, что свидетельствует о том, что личинки не питаются непосредственно грибами. Недавно появившиеся самки не несут грибковых пропагул, что свидетельствует о том, что они не инокулируются при выходе из галла, но собирают гриб с листьев до откладки яиц [26].

Формирование фауны галлиц, развивающихся на эфедрах в Старом и Новом Свете происходило независимо. Палеарктическая фауна состоит исключительно из видов, принадлежащих к родам, специфическим по отношению к эфедрам (*Ephedromyia* и *Xerephedromyia*), что свидетельствует о нахождении центра первичного видообразования на данной территории [17]. Центр вторичного видообразования в Неарктике связан с доминированием видов, принадлежащих к широко распространенным (*Lasioptera*) или аборигенным (*Neolasioptera*) родам, которые встречаются и на других растениях. В обоих случаях галлицы развиваются преимущественно на видах эфедр, которые принадлежат к крупным секциям, доминирующих в этих областях или специфических для них – *Ephedra* в Палеарктике и *Alatae* в Неарктике. Галлицы одного вида, развивающиеся на видах эфедр, принадлежащих к разным секциям, вероятно, косвенно определяют родство этих видов на основании общности их химизма. Напротив, присутствие галлиц-монофагов свидетельствует об обособленности и специфичности их растений-хозяев. В связи с этим особенно интересны виды эфедр, произрастающие на аридных склонах хребтов (Копетдаг, Кугитанг, Кунгей, Заилийский Алатау), на которых сформировалась самостоятельная фауна галлиц-фитофа-

гов. Напротив, галлицы, встречающиеся на эфедрах в зоне пустынь, являются узкими олигофагами, развиваясь на растениях, имеющих перекрывающиеся ареалы. На растениях одного вида в общих или различных местообитаниях в зоне пустынь встречаются галлицы общих или разных родов и видов.

Выводы

Галлицы выявлены на растениях двух родов (*Gnetum* и *Ephedra*), принадлежащих к монотипным семействам архаичного класса гнетовых. Почти все виды галлиц, развивающиеся на эфедрах Старого Света, выявлены на видах, принадлежащих к секции *Ephedra* (группа *Distachyae*). Галлицы Евразии представлены только специфическими эндемичными родами – *Ephedromyia* и *Xerephedromyia*, виды которых описаны из пустынь и аридных предгорий Казахстана и Средней Азии, но широко встречаются в Средиземноморье. Синапоморфии этих родов соответствуют признакам современной аридной фауны галлиц. Неарктическая фауна галлиц формировалась самостоятельно. Здесь выявлены галлицы нерктического рода *Neolasioptera* и крупного широко распространенного – *Lasioptera*. Формирование фауны галлиц в Палеарктике и Неарктике происходило независимо, в период процветания покрытосеменных растений и становления фитофагии у галлиц. Галлы разных видов галлиц на гнетовых слабо отличаются, по форме и расположению на растении соответствуют архаичному галлообразованию в виде паренхимных листовых галлов на гнетумах и преимущественно округлых вздутых на члениках эфедр. В аналогичных галлах на эфедрах развиваются перепончатокрылые и жесткокрылые. Из личинок галлиц выведены паразитические перепончатокрылые. Вероятно, доля монофагов среди галлиц из специфических родов выше, так как диагностика видов, найденных на эфедрах, принадлежащих к разным секциям, нуждается в уточнении. Пока сложно оценить признаки коэволюционных связей галлиц с растениями-хозяевами для реконструкции истории возникновения отдельных специфических родов галлиц. К сожалению, мировая фауна галлиц, развивающаяся на гнетовых, остается пока совершенно неизвестной, так как отдельные территории различных зоогеографических областей в отношении разнообразия галлиц изучены очень слабо, особенно пустыни.

1. Батцэрэн Ц. Распространение и роль *Ephedra sinica* Staff. (Ephedraceae) в степных сообществах Восточной Монголии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 2012. 20 с.
2. Джанокмен К.А. Новые виды птеромалид (Hymenoptera, Pteromalidae) из Казахстана // Энтомологическое обозрение. 1994. Т. 73, N 2. С. 371–384.
3. Джанокмен К.А. Наездники-птеромалиды рода *Mesopolobus* (Hymenoptera, Chalcidoidea Pteromalidae), развивающиеся на галлицах (Diptera, Cecidomyiidae) в Казахстане // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, N 9. С. 106–112.
4. Джанокмен К.А. Новые данные о хозяевах птеромалид (Hymenoptera, Pteromalidae) // Энтомологическое обозрение. 1984. Т. 63, N 2. С. 259–265.
5. Джанокмен К.А. Обзор птеромалид рода *Systasis* Walker (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae) из Казахстана // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, N 2. С. 1787–1802.
6. Джанокмен К.А. Хальцидоидные наездники семейства Pteromalidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) Государственного национального природного парка «Алтын-Эмель» в Юго-Восточном Казахстане // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12, N 2. С. 167–172.
7. Зерова М.Д. Паразитические перепончатокрылые. Эвритомины и Эвдекатомины Палеарктики. Киев: Наукова думка, 1995. 459 с.
8. Мамаев Б.М. Новые галлицы (Diptera, Cecidomyiidae) зоны пустынь // Энтомологическое обозрение. 1972. Т. 51, N 4. С. 886–898.
9. Мариковский П.И. Новые виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) фауны Средней Азии // Труды Института зоологии и паразитологии. 1955. Т. 4. С. 21–26.
10. Мариковский П.И. Новые роды и виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) Юго-Восточного Казахстана // Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая. 1953, N 8. С. 128–139.
11. Пешкова Г.А. Семейство хвойниковые, или Эфедровые (Ephedraceae) во флоре Сибири // Turczaninowia. 2005. Т. 8, N 2. С. 54–68.
12. Федотова З.А. Галлицы (Diptera, Cecidomyiidae), история и перспективы их изучения в Казахстане // Становление и развитие Промышленная ботаника, 2019. Вып. 19, № 3.

- науки по защите и карантину растений в Республике Казахстан. Матер. междунар. научн. конф., посвященной 60-летию основания института и 100-летию научных исследований по защите растений в Казахстане (Алматы, 6 декабря 2018 г.) Алматы, 2018. С. 83–89.
13. Федотова З.А. Галлицы рода *Ephedromyia* (Diptera, Cecidomyiidae) в Казахстане и Туркмении // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, N 4. С. 88–96.
 14. Федотова З.А. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) пустынь и гор Казахстана: морфология, биология, распространение, филогения и систематика. Самара: Самарская ГСХА, 2000. 804 с.
 15. Федотова З.А. Новые виды галлиц с древесно-кустарниковых растений из Казахстана и Туркмении // Зоологический журнал. 1992. Т. 71, N 1. С. 75–87.
 16. Федотова З.А. Определитель галлиц-фитофагов (Diptera, Cecidomyiidae) юго-востока Казахстана по повреждениям. Алма-Ата: Ин-т зоологии АН КазССР. 1986. Деп. ВИНТИ № 5739-И 86. 102 с.
 17. Федотова З.А. Фауна, коэволюционные связи и распространение галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся на Розовых (Rosaceae) // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Матер. II Всеросс. конф. с международным участием (Москва, 22–26 апреля 2019 г.). Москва-Красноярск: ИЛ СО РАН, 2019. С. 180–182.
 18. Askew R., Blasco-Zumeta J. Gall-forming and seed-eating insects, and their associates on joint pines, *Ephedra* spp. in Spain, a rich and newly discovered fauna. The biology of gall-inducing arthropods / Csoka G., Mattson W. J., Stone G.N., Price P.W. (Eds). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 1998. P. 54–56.
 19. Askew R.R., Blasco-Zumeta J. Insects associated with galls of a new species of Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) on *Ephedra nebrodensis* in Spain // Journal of Natural History. 1998. Vol. 32. P. 805–809.
 20. Askew R.R., Blasco-Zumeta J. *Blascoa ephedrae* Askew (Hym., Pteromalidae) and its parasitoids in seeds of *Ephedra distachya* and *E. fragilis* in Spain. Entomologist's Monthly Magazine. 2000. Vol. 136. P. 211–217.
 21. Gagné R.J. The Plant-Feeding Gall Midges of North America. New York: Cornell University Press, 1989. 356 p.
 22. Gagné R.J., Jaschhof M. A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the world. 4th edition. Digital version 3. Available at: http://www.ars.usda.gov/ARSEUserFiles/80420580/Gagne_2017_World_Cat_4th_ed.pdf. Washington: USDA [United States Department of Agriculture]. 2017. 762 p.
 23. Gómez J.F., Nieves M.H., Gayubo S.F., Nieves-Aldrey J.L. Terminal-instar larval systematics and biology of west European species of Ormyridae associated with insect galls (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Zookeys. 2017. Vol. 644. P. 51–81.
 24. Hadi O., Lotfalizadeh H., Kazemi M.-H., Skuhrová M. Presence of ephedra gall midge, *Ephedromyia debilopalpis* Marikovskij (Diptera: Cecidomyiidae) in Iran // Journal of Insect Biodiversity and Systematics. 2018. Vol. 4(2). P. 135–139.
 25. Hadi O., Lotfalizadeh H., Kazemi M.-H. New record of the genus and species of *Ksenoplata quadrata* Bouček (Hym.: Pteromalidae) on *Ephedra major* in Iran // Applied Entomology and Phytopathology. 2017. Vol. 84(2). P. 359–361.
 26. Hermann J.P., Holly G.B., Alexander A.B. Interaction between the black yeast *Aureobasidium pullulans* and the gall midge *Lasioptera ephedricola* in gall formation on the desert shrub *Ephedra trifurca* // Ecography. 1993. Vol. 16. P. 261–268.
 27. Houard C. Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Vols 1+2. Paris, A. Hermann et Fils. 1908–1909. 1247 p.
 28. Houard C. Les zoocécidies du Nord de l'Afrique // Annal. Soc. entomol. Fr. 1912. Vol. 81. P. 1–236.
 29. Huang J., Giannasi D. E., Price R. A. Phylogenetic relationships in *Ephedra* (Ephedraceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. Vol. 35(1). P. 48–59.
 30. Ickert-Bond S.M., Wojciechowski M.F. Phylogenetic Relationships in *Ephedra* (Gnetales): Evidence from Nuclear and Chloroplast DNA Sequence Data // Systematic Botany. 2004. Vol. 29(4). P. 834–849.

31. Kato M., Inoue T., Nagamitsu T. Pollination biology of *Gnetum* (Gnetaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak // American Journal of Botany. 1995. Vol. 82. P. 862–868.
32. Maia V.C., Oliveira J.C. Coleoptera associated with galls from South America with new records // Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro. 2004. Vol. 62(2). P. 179–184.
33. Mani M.S. Ecology of Plant Galls (Monogr. Biol. Vol. XII). 434 u. XII S., 164 Abb., 9 Taf. The Hague 1964: Dr. W. Junk Publishers. 434 p.
34. Mani M.S. Plant galls of India (Second edition). New Hampshire, USA: Science Publishers, 2000. 477 p.
35. Mani M.S., Jayaraman P. On some plant galls from the Fiji Islands // Proceedings of the Indian Academy of Sciences: Animal Sciences. 1987. Vol. 96(2). P. 81–115.
36. Minelli A. Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology // Annals of Botany. 2016. Vol. 117(5). P. 781–794.
37. Moeinadini A., Madjdzadeh S.M., Skuhrová, M. First records of two species of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) from Iran // Journal of Insect Biodiversity and Systematics. 2017. Vol. 3(4). P. 309–318.
38. Patra B., Bera S., Molchanoff S., Wang Y., Yang J., Li C.S. Morpho-anatomy of *Xerophedromyia ustjurtensis* (Diptera: Cecidomyiidae) induced galls and intersexual variation of gall density in *Ephedra distachya* L. (Ephedraceae) from Ukraine // Acta Botanica Hungarica. 2012. Vol. 54(3–4). P. 377–389.
39. Popescu I. Insect community from seeds of *Ephedra distachya* from Dobrogea, Romania // International conference on zoology «50 years department of zoology». University of Plovdiv «Paisii Hilendarski» Faculty of Biology, Department of Zoology. Programme & Abstracts (8–10 October 2012). Hissar, Bulgaria Plovdiv University Press. 2012. P. 82.
40. Popescu I.E. Contributions to the knowledge of the Torymid Wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae) from the Maritime Dune Natural Reserve from Agigea (Constanța, Romania). Analele Științifice ale Univ. «Al. I. Cuza» Iași (Serie Nouă). Supplement, 2002. P. 274–280.
41. Popescu I.E., Gostin I.N. First record of the genus *Xerophedromyia* in Romania, with *Xerophedromyia ustjurtensis* (Diptera: Cecidomyiidae) from galls on stems of *Ephedra distachya* (Ephedrales: Ephedraceae) / Popa L. O., Adam C., Chișamera G., Iorgu E., Murariu D., Popa O. P. (eds). International Zoological Congress of «Grigore Antipa» Museum. Book of abstracts. Bucharest, 2017. P. 56–57.
42. Rohfritsch O. Plants, gall midges, and fungi: a three-component system // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2008. Vol. 128(1). P. 208–216.
43. Rydin C., Pedersen K.R., Friis E.M. On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules // PNAS. 2004. Vol. 101(47). P. 16571–16576.
44. Sakai S. A review of brood-site pollination mutualism: plants providing breeding sites for their pollinators // J. Plant Res. 2002. Vol. 115. P. 161–168.
45. Saleem U.K.A., Nasser M. Insect-induced galls of the Malabar bioregion, Southern India. Oriental Insects. 2015. Vol. 49(3–4). P. 165–197.
46. Skuhrová M., Blasco-Zumeta J., Pujade-Vilar J. Cecidomyiidae. P. 21–25. In: Carles-Tolrà Hjorth-Andersen (coordinador): Catálogo de los Diptera de España, Portugal y Andorra (Insecta) // Monografías Sociedad Entomológica Aragonesa. 2002. Vol. 8. 323 p.
47. Skuhrová M., Skuhrový V. Species richness of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) in Europe (West Palaearctic): biogeography and coevolution with host plants // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2010. Vol. 73 (2009). P. 87–156.
48. Skuhrová M., Skuhrový V., Blasco-Zumeta J., Pujade-Villar J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of the Iberian Peninsula. 2. Zoogeographical analysis of the gall midge faun // Boletín de la Asociación española de Entomología. 2006. Vol. 30(1–2). P. 93–159.
49. Skuhrová M., Skuhrový V., Buhr H. J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Georgia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2013. Vol. 77. P. 99–137.
50. Skuhrová M., Skuhrový V., Dauphin P., Coutin R. Gall midges of France (Diptera: Cecidomyiidae) // Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux. 2005. T. 5. 212 p.
51. Stäpf O. Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschrift der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften // Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. 1889. B. 56. 112 s.

52. Yang Y., Wang Q. The Earliest Fleshy Cone of *Ephedra* from the Early Cretaceous Yixian Formation of Northeast China // PLoS ONE. 2013. Vol. 8(1). 7 p.

Поступила в редакцию: 25.07.2019

UDC 582.49:595.771

FAUNA, TROPHIC CONNECTIONS AND DISTRIBUTION OF GALL-MIDGES (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE), DEVELOPING ON CLASS GNETOPSIDA

Z.A. Fedotova

Federal State Budget Scientific Institution «All-Russian Institute of Plant Protection»

Gall midges were found on plants of two genera: *Ephedra* L. (Ephedraceae) and *Gnetum* L. (Gnetaceae). On 13 species of *Ephedra*, develop 11 species of gall midges from 4 genera (*Xerephedromyia* Mamaev, 1972, *Ephedromyia* Marikovskij, 1953, *Lasioptera* Meigen, 1818 and *Neolasioptera* Felt, 1908), which are found in the Palearctic and North America, where specific complexes of gall midges were formed. On *Gnetum* 2 species of gall midges are known only from India by leaf galls. The data on the biology, distribution and trophic relations of gall midges are given.

Key words: gall-midges, galls, monophagous, oligophagous, *Ephedra*, *Gnetum*