

Некоторые закономерности в морфологии жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera)

Some morphological patterns of the superfamily Curculionoidea (Coleoptera)

Ю.Г. Арзанов
Yu.G. Arzanov

Южный научный центр РАН, ул. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия
Southern Scientific Center of RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia. E-mail: arzanov@mmbi.krinc.ru

Ключевые слова: экологическая ниша, морфология, эндофаллус, Curculionoidea.

Key words: ecological niche, morphology, internal sac, Curculionoidea.

Резюме. Проведен анализ связи между экологической нишей, внешней морфологией, формой и вооружением эндофаллуса жуков надсемейства Curculionoidea. Отмечено, что среда, в которой развивается вид, не влияет на форму, но определяет вооружение эндофаллуса.

Abstract. The analysis of relationship between an ecological niche, external morphology, form and arms of internal sac of species of superfamily Curculionoidea is conducted. It is observed, that environment of species develops does not influence on form of internal sac, but determines its arms.

Введение

В процессе изучения морфологии эндофаллуса жуков надсемейства Curculionoidea возникла необходимость проанализировать корреляцию внешней формы и вооружения этого органа с внешней морфологией жуков и экологической нишей, которую они занимают. Как теперь уже очевидно, форма и вооружение эндофаллуса являются одними из наиболее важных признаков в идентификации таксонов группы семейства и могут существенно влиять на филогенетические реконструкции. В связи с этим встает актуальный вопрос выявления полярности ряда признаков эндофаллуса.

Эндофаллус, или внутренний мешок, представляет собой тонкое мембранозное образование, в неактивном состоянии расположенное внутри ствола пениса. В состоянии in copula, в момент проникновения пениса в половое отверстие самки, внутрь пенисной трубки нагнетается гемолимфа, вызывающая выворачивание внутреннего мешка и выпрямление ductus ejaculatorius для подачи спермы в половые пути самки. Основной функцией эндофаллуса следует считать крепезную, или якорную, служащую для надежной фиксации в половых путях самки. На поверхности эндофаллуса для этой цели расположено большое число различных структур в виде выпуклостей поверхности – выступов и бугров – и вооружения – отдельных хет и хетовых полей, крупных склеритных образований в базальной и апикальной областях. Форма эндофаллуса, крупные склериты и хетовые поля являются надежными диагностическими

признаками для таксонов различных уровней [Арзанов, 2003; Давидьян, 1995]. Форма и вооружение эндофаллуса коррелируют со средой и, в первую очередь, с субстратом, на котором осуществляется процесс спаривания, а также с внешней формой имаго и наличием у жуков различных приспособлений для надежной фиксации в процессе in copula.

Материалы и методы

Материалом для настоящих исследований послужили сухие препараты эндофаллусов ряда видов долгоносикообразных жуков (Curculionoidea), изготовленные по ранее предложенной методике [Арзанов, 2002, 2003].

В работе уделено особое внимание внешней морфологии имаго, особенно скульптуре дорсальной стороны переднеспинки и надкрылий (бугры, ребра и кили), строению передних и задних ног, строению вентральной стороны лапки. Специально для каждой группы жуков выделены субстраты, на которых проходит развитие (перемещение и питание) жуков и оценена их надежность как опоры при спаривании.

В работе обсуждаются следующие таксоны:

Семейство Anthribidae: *Anthribus albinus* (Linnaeus, 1758).

Семейство Brachyceridae: *Brachycerus sinuatus* (Olivier, 1807), *B. quadrisulcatus* (Fischer v. Waldheim, 1830).

Семейство Dryophthoridae: *Sphenophorus abbreviatus* (Fabricius, 1787), *Sipalinus gigas* (Fabricius, 1775).

Семейство Eriirhinidae: *Tournotaris bimaculatus* (Fabricius, 1792), *Lepidonotaris petax* (C. Sahlberg, 1829).

Семейство Curculionidae: подсемейство Curculioninae, триба Curculionini – *Curculio nucum* (Linnaeus, 1758), триба Elliscini – *Dorytomus longimanus* (Forster, 1771), триба Mecinini – *Gymnetron aequale* Reitter, 1907, *G. medvedevi* Arzanov, 2001; подсемейство Ceutorhynchinae – *Boraginobius fatidicus* (Gyllenhal, 1837); подсемейство Стурторхynchinae – *Ruteria hypocrita* (Boheman, 1844); подсемейство Entiminae, триба Alophini – *Graptus steppensis* Davidian, Arzanov et Korotyaev, 2004, *Trichalophus maeklini* Faust, 1890, *T.*

sp., триба Brachyderini – *Brachyderes incanus* (Linnaeus, 1758), *Parafoucattia liturata* Stierlin, 1885, триба Nastini – *Nastus fausti* Reitter, 1888), триба Otiiorhynchini – род *Otiiorhynchus* Germar, 1822, триба Phyllobiini – *Phyllobius argentatus* (Linnaeus, 1758), триба Sciaphilini Sharp, 1891 – *Eusomatus taeniatus* (Krynitzky, 1934), триба Polydrusini – *Eudipnus squalidus* (Gyllenhal, 1834), триба Tanymericini – *Tanymericus palliatus* (Fabricius, 1793), *Phacephorus nebulosus* Fåhraeus, 1840, *Chlorophanus sellatus* (Fabricius, 1798); подсемейство Hyperinae – *Donus pissus* (Boheman, 1840), *Hypera postica* (Gyllenhal, 1813); подсемейство Lixinae: трибы Lixini, Rhinocyllini и Cleonini; подсемейство Molytinae, триба Molytini – *Liparus dirus* (Herbst, 1795), триба Hylobiini – *Callirus abietis* (Linnaeus, 1758), триба Lepyrini – *Lepyrus arcticus* Paykull, 1792), триба Plinthini – *Plinthus kippenbergi* Meregalli, 1985, *Minyops carinatus* (Linnaeus, 1767).

Результаты

Надсемейство Curculionoidea Latreille, 1802

Семейство Anthribidae Billberg, 1820

Жуки средних размеров с коротким телом. Дорсальная сторона переднеспинки и надкрылий с короткими, часто острыми бугорками и крупными, глубокими точечными бороздками. Ноги более или менее длинные, с широкими и плоскими голеними со слабо развитым ункусом и мукро, без ряда зубчиков на внутренней стороне. Лапки плоские, 2-й и 3-й членики с короткими щетинками по краям переднего края, 3-й с войлочными подошвами на всех ногах. Коготки не сросшиеся, часто с зубчиком. Пенисная трубка округлая в сечении, с узкой заостренной вершиной. Эндофаллус (рис. 1) шланговидный, с хорошо дифференцированными областями. Базальная область сильно удлиненная, прямая, с кольцом хет на границе с медиальной областью; медиальная область широкая, с крупными латеральными буграми; апикальная область с апикальными буграми и коротким выступом и мощным мембранозным в основании и склеротизированным у вершины ductus ejaculatorius, в основании которого расположены небольшие хетовые пятна. Остии и лициния не выражены. Личинки развиваются в гнилой древесине и под корой сухостойных деревьев и в стеблях трав. Имаго питаются спорами и плодовыми телами древесных грибов, ряд видов питается цветочной пылью, некоторые сухими семенами [Егоров, 1996].

Семейство Brachyceridae Billberg, 1820

Представители семейства крупные с шаровидным или широкоовальным телом, мощными ногами. Дорсальная сторона переднеспинки и надкрылий с более или менее крупными буграми, киями или морщинками, в двойном опушении из прилегающих небольших чешуек и в коротких щетинках, часто собранных в пучки на буграх или киях, в ложбинках между которыми часто скапливаются частички почвы. Ноги у жуков длинные, голени плоские и

широкие, с хорошо развитыми ункусом и мукро, без коротких острых зубчиков по внутренней стороне. Лапки с узкими члениками, с пучками щетинок у вершины члеников, вентральная сторона лапки без войлочных подошв, с длинным коготковым члеником с подкоготковой пластикой, коготки не сросшиеся. Пенисная трубка плоская, ее апикальная часть без вооружения, часто заостренно-треугольной формы. Эндофаллус шланговидного типа, крупный и длинный (длина часто составляет половину длины тела), не дифференцированный на области, с кольцевидными хетовыми полями в средней части. Личинки развиваются в почве, на луковицах различных эфемеров и эфемероидах. Жуки редко взбираются на растения, часто находятся у основания стебля или перемещаются по поверхности почвы вблизи кормовых растений.

Семейство Dryophthoridae Schoenherr, 1825

Тело продолговатое или широкоовальное, гладкое, голое или с рядами коротких щетинок. Ноги более или менее длинные, передние голени часто удлиненные, изогнутые вовнутрь, с хорошо развитым вооружением из мукро, ункуса и ряда зубчиков по внутреннему краю. Лапки более или менее удлиненные, с выпуклыми узкими члениками, 3-й – широкий, треугольный, с вентральной стороны с войлочными подошвами, коготковый членик длинный, с подкоготковой пластинкой и несросшимися коготками. Пенисная трубка овальная в сечении, без вооружения в апикальной части. Эндофаллус *Sphenophorus abbreviatus* (рис. 2) шланговидный, изогнутый, с хорошо выраженными областями. Базальная область прямая, с крупным дорсальным выступом и слабыми остиями; медиальная – изогнутая, с вентральным выступом и крупными выступами на границе с апикальной областью, в густых хетах; апикальная – крупная, с дорсальным выступом, короткими шиповидными склеритами на вершине и крупными листовидными лигуальными склеритами. Эндофаллус *Sipalus gigas* (рис. 3) также шланговидный. Базальная область сильно вытянута; медиальная с крупным вентральным выступом и дополнительными латеральными буграми; апикальная – вытянутая, с апикальными буграми. Вершины всех бугров в густых хетах. Личинки представителей семейства развиваются внутри корней, в древесине усыхающих и гнилых деревьев, семенах злаков. Европейские виды рода *Sphenophorus* часто встречается на стеблях околотовных и луговых злаков.

Семейство Eriirhinidae Schoenherr, 1825

Жуки средних размеров, удлиненной формы. Дорсальная сторона тела без выступов и глубоких точек. Ноги более или менее длинные. Бедра сильно булавовидные, без зубцов. Передние голени изогнуты вовнутрь, вооружены мукро и ункусом, по внутренней стороне с рядом острых зубчиков. Лапки с удлиненными члениками, с вентральной стороны с войлочными подошвами, 3-й членик широкий. Коготковый членик длинный (равен длине лапки), с несросшимися

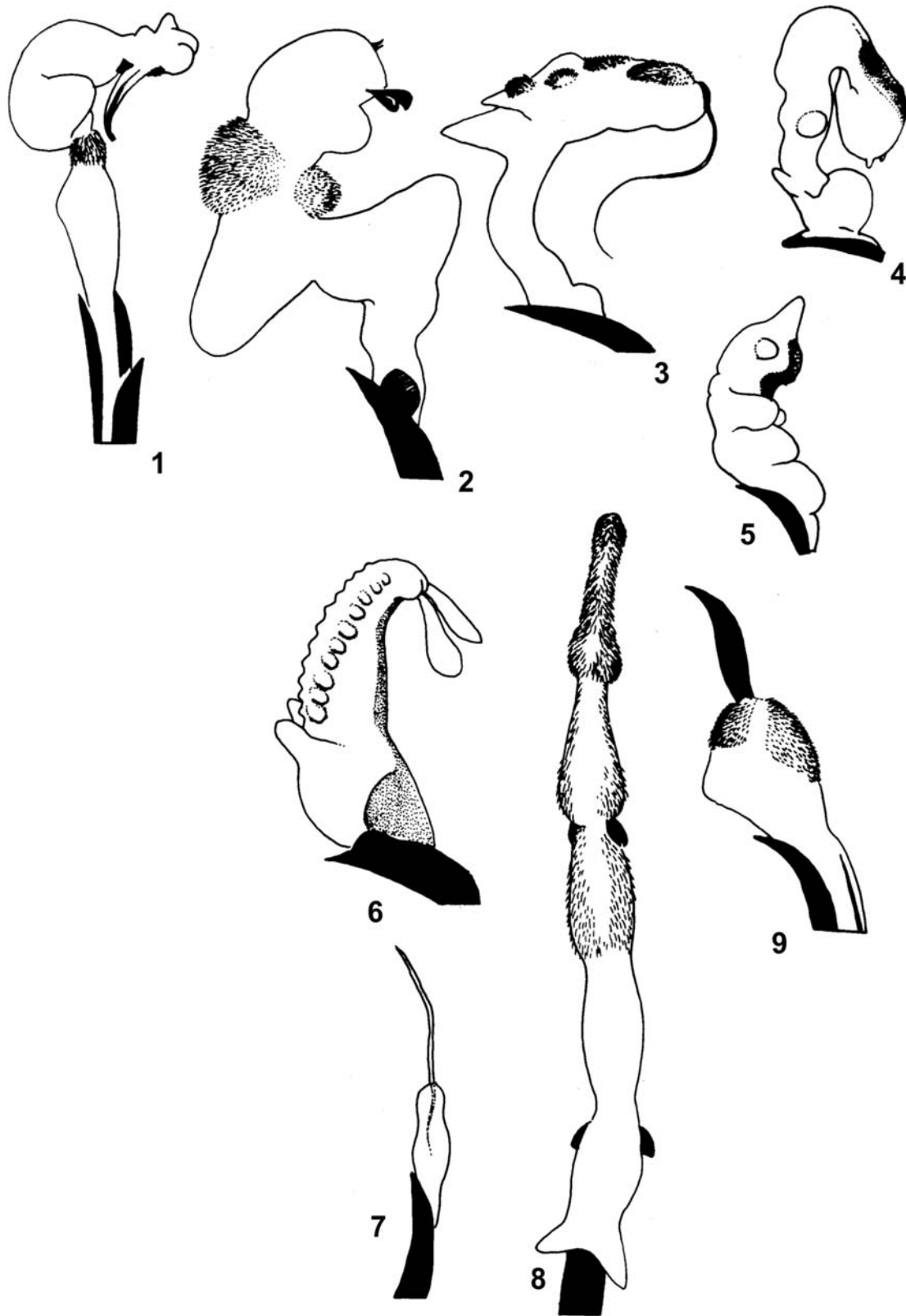


Рис. 1–9. Эндофаллусы представителей семейств Anthribidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae и Curculionidae.
 Fig. 1–9. Internal sac of representatives of families Anthribidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae и Curculionidae.
 1 – *Anthribus* sp.; 2 – *Sphenophorus abbreviatus*; 3 – *Sipalus gigas*; 4 – *Tournotaris bimaculatus*; 5 – *Lepidonotaris petax*; 6 – *Curculio nucum*; 7 – *Dorytomus longimanus*; 8 – *Boraginogius abchasicus*; 9 – *Ruteria hypocrita*.

коготками. Пенис плоский с тупой вершиной. Эндофаллус (рис. 4–5) шланговидный, с хорошо дифференцированными областями, с развитыми буграми в медиальной и апикальной областях. Жуки встречаются на стеблях околотовных злаков.

Семейство Curculionidae Latreille, 1802
Подсемейство Curculioninae Latreille, 1802

Триба Curculionini Latreille, 1802

Тело широкое, резко зауженное к вершине. Поверхность надкрылий и переднеспинки без выступающих поверхностей и крупных и глубоких точек. Ноги длинные, бедра с зубцами. Передние голени слабо изогнуты вовнутрь, с хорошо развитым мукро и унксом, без ряда зубчиков по внутренней стороне. Лапки широкие, с треугольными плоскими члениками, вентральная сторона их с войлочными подошвами; 3-й членик значительно шире остальных, коготковый членик небольшой, слабо выступает за лопасти 3-го членика. Коготки свободные, с зубчиками. Пенисная трубка узкая и плоская, ее апикальная ламелла с трехзубчатой вершиной. Эндофаллус короткий шланговидный (рис. 6). Базальная область короткая и широкая, с 2 вентральными буграми; медиальная – сильно вытянута, по вентральной стороне с двумя рядами бугров с пучками хет; апикальная – короткая, с крупными листовидными лигуальными лопастями. Остии слиты в единую склеротизованную поверхность и продолжены тонкой полоской по дорсальной стороне эндофаллуса до апикальной области. Личинки развиваются внутри плодов, в сережках соцветий или галлах на листьях. Имаго встречаются на гладких ветвях и плодах кормовых растений.

Триба Ellescini Thomson, 1859

Жуки средних размеров, форма тела удлинённая (род *Dorytomus* Germar, 1817) или овальная (род *Ellescus* Dejean, 1821), дорсальная сторона без явственных выступающих поверхностей, часто с рядами крупных точек. Ноги длинные, особенно передние у самцов. Бедра крупные, булавовидные, с крупным зубцом. Голени плоские, широкие, с крупным тупым зубцом на внутренней стороне. Лапки более или менее короткие, с вентральной стороны с войлочными подошвами, 3-й членик широкий. Коготки не сросшиеся. Пенисная трубка плоская, апикальная лопасть широкая, заостренная на вершине. Эндофаллус шланговидный (рис. 7), не дифференцирован на области, относительно короткий, с длинным склеротизованным ductus ejaculatorius (= flagellum, бич). Жуки встречаются в листовой подстилке и на поверхности стволов и веток деревьев.

Триба Mecinini Gistel, 1856

Жуки небольших размеров без выступающей скульптуры. Ноги более или менее короткие, бедра булавовидные, часто с зубцами, голени прямые, лапки

короткие с широким 3-м члеником, вентральная сторона с войлочными подошвами. Пенисная трубка плоская, ламелла пениса слабо заостренная. На просветленных в глицерине препаратах эндофаллуса *Gymnetrom aequale* и *G. medvedevi* отчетливо видны его шланговидная форма и склеротизованный ductus ejaculatorius, преобразованный во флагеллум [Арзанов, 2001]. Развиваются на травянистых растениях.

Подсемейство Ceutorhynchinae Latreille, 1802

Тело короткое, круглое, сильно выпуклое. Дорсальная сторона переднеспинки и надкрылий иногда с выступающими бугорками или острыми зубцами. Ноги длинные, будра у большинства видов с хорошо развитыми зубцами. Передние голени вооружены мукро и унксом, ряд острых зубчиков по внутреннему краю голени обычно отсутствует. Лапки с удлинёнными первыми двумя члениками и широким 3-м члеником, с хорошо развитыми губчатыми подошвами. Коготки часто свободные, с зубчиками или без них. Эндофаллус длинный, шланговидный (рис. 8), равен половине длины тела самца, со слабо дифференцированными областями. Базальная область с двумя дорсальными буграми и парой выступающих крыловидных остиальных склеритов; медиальная область вытянутая, в основной половине голая, в вершинной с тонкими хетами, по границе с апикальной областью с парой крыловидных склеритов; апикальная – в вершинной половине в густых длинных хетах. Личинки развиваются внутри травянистых растений, имаго встречаются на поверхности стеблей или в розетках листьев.

Подсемейство Cryptorhynchinae Schoenherr, 1825

Жуки средних и мелких размеров с сильно выпуклым, почти шаровидным телом. Переднеспинка и надкрылья со слабо выступающими поверхностями с крупными частыми точками. Ноги короткие, бедра, голени плоские с крупным унксом и мукро, без ряда острых зубчиков по внутреннему краю. Лапки короткие и широкие, с крупным 3-м члеником, их вентральная сторона с войлочными подошвами. Пенисная трубка плоская, часто с заостренной вершиной, иногда копьевидно расширена. Эндофаллус бочонковидный на более или менее тонкой ножке, на вершине с хетовыми полями, агнопорий преобразован в крупную заостренную на вершине спикуну (рис. 9). Развиваются в сухой древесине, встречаются на стволах, ветвях деревьев и в листовом опаде.

Подсемейство Entiminae Schoenherr, 1823

Триба Alophini LeConte, 1874

Жуки средних размеров. Дорсальная сторона тела без выступающих поверхностей. Ноги длинные, бедра не булавовидные, без зубца. Передние голени слабо изогнуты в апикальной части, с мукро и унксом, без ряда зубчиков по внутренней стороне. Передние лапки более

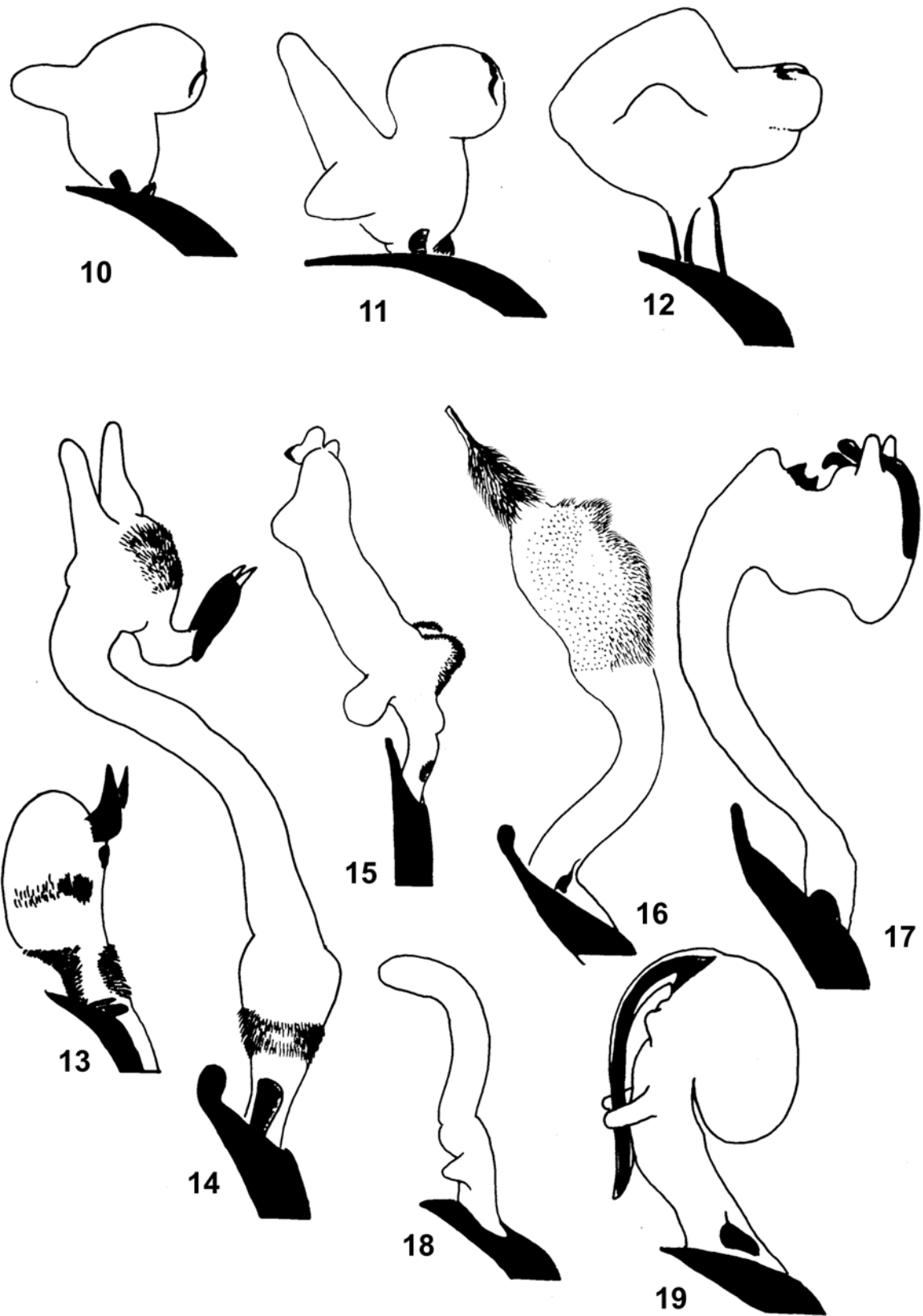


Рис. 10–19. Эндофаллусы представителей семейства Curculionidae.

Fig. 10–19. Internal sac of representatives of family Curculionidae.

10 – *Trichalophus maeklini*; 11 – *T. sp.*; 12 – *Graptus steppensis*; 13 – *Parafoucattia liturata*; 14 – *Brachyderes incanus*; 15 – *Eudipnus squalidus*; 16 – *Eusomatus taeniatus*; 17 – *Tanymecus palliatus*; 18 – *Phyllobius argentatus*; 19 – *Phacephorus nebulosus*.

или менее широкие, средние и задние – удлиненные, их вентральная сторона с войлочными подошвами. Коготковый членик длинный, коготки не сросшиеся. Пенисная трубка плоская, ламелла пениса часто широкая и удлиненная, с прямоугольной вершиной. Эндофаллус *Graptus steppensis* бочонковидный, на более или менее тонкой ножке [Арзанов, 2003], у *Trichalophus maeklini* и *T. sp.* – также бочонковидный, но сидячий, с крупным выступом по вентральной стороне или дополнительными буграми в базальной области (рис. 10–12). Развиваются на многолетних травянистых растениях.

Триба Brachyderini Schoenherr, 1826

Жуки средних и крупных размеров. Дорсальная сторона тела без выступающих поверхностей. Ноги более или менее длинные. Бедря крупные, сильно булавовидные, без зубцов, средние и задние бедра с группой коротких зубчиков в средней части. Передние голени сильно изогнуты вовнутрь, по внутренней стороне с рядом зубчиков. Лапки широкие и плоские с войлочными подошвами. Коготки сросшиеся. Пенисная трубка овальная в сечении, ламелла пениса заостренная с бугорком на вершине. Эндофаллус у *Brachyderes incanus* шланговидный (рис. 14), сильно удлиненный. Базальная область широкая, рюмковидная, с кольцом хет в средней части; медиальная – удлиненная, более или менее прямая, без хет; апикальная – расширенная, с двумя высокими вентральными буграми, небольшим хетовым полем между ними и крупными листовидными лигулальными склеритами. У *Parafoucartia liturata* эндофаллус (рис. 13) бочонковидный на короткой ножке, с хетовым поясом, слабыми хетовыми полями в средней части и крупными лигулальными склеритами. Личинки развиваются на корнях трав и деревьев, имаго встречаются на почве и кормовых растениях.

Триба Nastini Reitter, 1913

Средних размеров жуки с коротким овальным телом. Дорсальная сторона тела гладкая, без выступающих поверхностей и крупных и глубоких точек. Ноги длинные. Бедря крупные, сильно булавовидные, с крупными зубцами. Голени тонкие, слабо изогнутые вовнутрь, с хорошо развитым мукро и унксом. Лапки плоские, с короткими треугольными члениками, 3-й членик самый широкий, с вентральной стороны с хорошо развитой войлочной подошвой. Коготковый членик узкий, не более чем на половину выступает за лопасти 3-го членика, со сросшимися коготками. Пенисная трубка плоская, ее апикальная ламелла слабо заостренная. Эндофаллус шланговидный, не поделен на отдельные области, без выступов, бугров и поясов хет [Арзанов, 2003]. Личинки на корнях, имаго на стеблях и листьях травянистых растений.

Триба Otiorhynchini Schoenherr, 1826

Жуки средних размеров с выпуклым телом. Дорсальная сторона переднеспинки и надкрылий без

выступающих поверхностей. Ноги обычно длинные, бедра сильно булавовидные, с хорошо развитым одним или несколькими зубцами; голени вооруженные, с крупным мукро и унксом и рядом острых зубчиков по внутренней стороне, часто более или менее изогнуты вовнутрь. Лапки короткие, с широким 3-м члеником, их вентральная сторона с войлочными подошвами. Пенисная трубка плоская, ламелла пениса слабо заострена, обычно округленная. Эндофаллус у видов рода *Otiorhynchus* шланговидный, однако, как отмечено ранее [Арзанов, 2003], имеет два основных типа строения: удлиненный невооруженный и короткий, с мощным вооружением в апикальной и базальной областях. Первый тип эндофаллуса характерен для подродов рода *Otiorhynchus*, развитие которых проходит в защищенных от ветра условиях (под пологом леса, в листовой подстилке, в кроне деревьев). Второй тип обычен для видов открытых участков, хорошо продуваемых ветром (альпийские луга, склоны степных балок и т. п.).

Триба Phyllobiini Schoenherr, 1826

Жуки мелких и средних размеров, удлиненной формы, дорсальная сторона тела без выступающих поверхностей, крупных ямок и точек. Ноги длинные. Бедря сильно булавовидные, с крупным зубцом. Голени прямые, на внутренней стороне с рядом коротких острых зубчиков. Лапки длинные, с войлочными подошвами, 1-й и 2-й членики узкие и удлиненные, 3-й – широкий. Пенисная трубка плоская, ее апикальная часть с центральной острой вершиной и закругленными выступами по краям. Эндофаллус (рис. 18) шланговидный, слабо дифференцированный на области, с более или менее обособленной базальной областью с двумя латеральными буграми, без хетовых полей. Развиваются на травянистых растениях и деревьях.

Триба Polydrusini Schoenherr, 1823

Жуки мелких и средних размеров, более или менее удлиненной формы, без выступающих возвышенных поверхностей. Ноги длинные. Бедря слабо булавовидные, без зубца. Голени прямые, без ряда острых зубчиков на внутренней стороне. Лапки широкие, с крупным 3-м члеником, коготковый членик узкий, короткий, коготки сросшиеся. Пенисная трубка овальная в сечении, с острой вершиной. Эндофаллус *Eudipnus squalidus* (рис. 15) длинный шланговидный с узкой базальной областью, длинной медиальной, с дорсальными буграми и вентральным выступом и короткой апикальной областью с агнопоральными буграми. Жуки *Eudipnus squalidus* питаются цветами и листьями древесных розоцветных, активно перемещаются по стволу и ветвям.

Триба Sciaphilini Sharp, 1891

Жуки средних размеров, с удлиненной формой тела. Ноги более или менее длинные, бедра часто с зубцами,

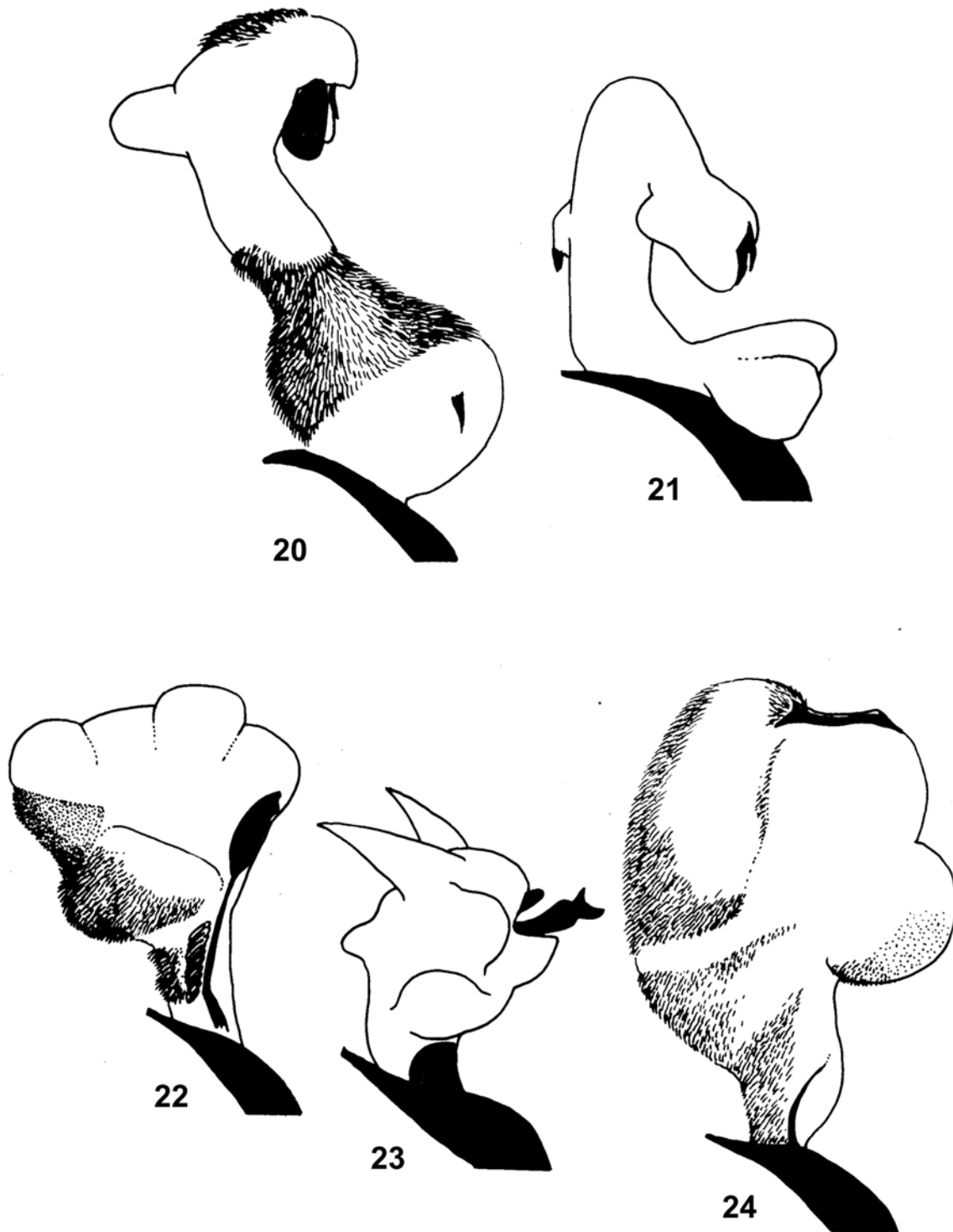


Рис. 20–24. Эндофаллусы представителей семейства Curculionidae.
Fig. 20–24. Internal sac of representatives of family Curculionidae.
20 – *Donus spissus*; 21 – *Hypera postica*; 22 – *Plinthus kippenbergi*; 23 – *Lepyryus arcticus*; 24 – *Minyops carinatus*.

лапки узкие, 3-й членик округленный, с войлочными подошвами. Пенисная трубка округлая в диаметре, ламелла пениса с заостренной вершиной. Эндофаллус *Eusomatus taeniatus* (рис. 16) шланговидный, с длинной базальной областью, лишенной хет; медиальная область с широким хетовым поясом и невысокими буграми на дорсальной стороне; апикальная – в густых хетах и с коротким флагеллумом. Развиваются на корнях трав.

Триба Tanymecini Lacordaire, 1863

Жуки средних размеров с удлинённой формой тела, без выступающих поверхностей и крупных точек или ямок. Ноги длинные. Бедрала слабо булавовидные, без зубца. Передние голени слабо изогнутые вовнутрь, по внутреннему краю с выступом и рядом коротких острых зубчиков или без них, средние и задние голени с апикальным гребнем щетинок по наружному краю. Лапки широкие и плоские, с войлочными подошвами. Коготки свободные. Пенисная трубка округлая в сечении или более или менее плоская, ламелла пениса с оттянутой вершиной. Эндофаллус шланговидный, длинный у *Tanymecus palliatus* (рис. 17) или короткий у *Phaeophorus nebulosus* (рис. 19) и *Chlorophanus sellatus*, с крупной крючковидной спиколой, внутри которой расположен ductus ejaculatorius [Арзанов, 2003]. Развиваются на корнях травянистых растений или деревьях.

Подсемейство Huperinae Lacordaire, 1863

Жуки средних размеров, без выступающих поверхностей и глубоких точек. Ноги средней величины, голени без вооружения из ряда зубцов по внутреннему краю, с более или менее развитым мукро и унксом. Лапки короткие и широкие, с хорошо развитой войлочной подошвой, коготки не сросшиеся. Пенисная трубка плоская, с заостренной вершиной. Эндофаллус шланговидный, хорошо поделен на области (рис. 20–21). Базальная часть крупная подушковидная, медиальная – цилиндрическая с вентральным выступом, апикальная – небольшая, с крупными лигулальными склеритами. Развиваются на травах и кустарниках, жуки свободно перемещаются на поверхности стеблей и листьев, личинки развиваются эндогенно.

Подсемейство Lixinae Schoenherr, 1823

Жуки среднего и крупного размера. Поверхность переднеспинки и надкрылий у некоторых родов с крупными выступающими буграми, киями и ребрами, частоглубокими ямками или морщинками. У обитателей кустарников и крупных многолетников, т. е. связанных с перемещением по вертикальным поверхностям субстрата, обычно ноги с длинными бедрами и короткими голени, часто голени по внутренней стороне с рядом острых зубчиков; лапки обычно широкие и короткие, с хорошо развитыми войлочными подошвами. У родов, связанных главным образом с поверхностью почвы, ноги с пропорциональными бедрами и голени, голени по внутренней стороне без

ряда зубчиков, лапки узкие и длинные, без войлочных подошв. Пенисная трубка плоская или округлая, с заостренной или закругленной ламеллой. Эндофаллус бобовидный, хорошо дифференцированный на области, с множеством выступов и бугров, обычно с хорошо развитой лигулой (аггонопориальным комплексом), обращенной на вентральную сторону, и небольшими остиями [Арзанов, 2003]. Жуки развиваются на прямостоящих многолетниках и кустарниках или связаны с поверхностью почвы.

Подсемейство Molytinae Schoenherr, 1823

Триба Molytini Schoenherr, 1823

Жуки средних и крупных размеров с сильно выпуклым телом без выступающих поверхностей и крупных глубоких точек. Ноги длинные. Бедрала крупные, булавовидные, обычно без явственных зубцов. Голени длинные, прямые, с явственным мукро и унксом, часто с апикальной копательной лопастью, их поверхность в крупных неглубоких точках, внутренний край с рядом острых зубчиков. Лапки широкие, особенно передние, с более или менее поперечными члениками, с вентральной стороны с войлочными подошвами. Коготки несросшиеся. Пенисная трубка плоская, широкая, с закругленной вершиной. Эндофаллус бочонковидный, без явственной ножки, с множеством бугров и выступов, без крупных склеритов и хетовых полей [Арзанов, 2003]. Личинка развивается на корнях луговых травянистых зонтичных. Имаго встречаются на поверхности почвы.

Триба Nylobiini W. Kirby, 1837

Жуки средних и крупных размеров с широким выпуклым телом, дорсальная поверхность тела в глубоких ямках и многочисленных выступающих зернах. Бедрала булавовидные, длинные (в 1.5 раза больше голени), с крупным зубцом. Голени с выступом по внутреннему краю и острыми зубчиками в передней половине, с мукро, унксом. Лапки широкие с войлочными подошвами, коготки свободные. Пенисная трубка плоская, широкая. Эндофаллус бочонковидный, с хорошо выраженной ножкой, с большим числом бугров и выступов, без наружного вооружения [Арзанов, 2003]. Жуки развиваются на древесной и травянистой растительности.

Триба Lepyrini W. Kirby, 1837

Жуки средних размеров с удлинённым телом, дорсальная поверхность переднеспинки и надкрылий в морщинках, бугорках и глубоких точках. Ноги длинные. Бедрала слабо булавовидные, с небольшим острым зубцом. Голени прямые, с унксом и мукро. Лапки широкие, войлочные подошвы развиты на 3-м и, частично, на 2-м членике. Коготковый членик длинный, коготки свободные. Пенисная трубка плоская со слабо заостренной ламеллой. Эндофаллус бочонковидный, с хорошо выраженной ножкой, множеством бугров и

выступов и крупными остиальными и лигуальными склеритами (рис. 23). Жуки встречаются на ветвях и стволах тополей и ив.

Триба Plinthini Lacordaire, 1863

Жуки крупных и средних размеров. Дорсальная поверхность в многочисленных глубоких точках, морщинках, зернах, часто расположенных на слабо выступающих киях. Ноги длинные. Бедря слабо булабовидные, без зубца. Голени прямые, вооружены мукро и унксом и слабыми острыми зубчиками по внутренней стороне. Лапки у видов рода *Plinthus* Germa, 1817 широкие, с войлочными подошвами, у *Minyops carinatus* – короткие, выпуклые, без войлочных подошв, 3-й членик не шире предыдущего. Коготки свободные. Пенисная трубка плоская, ламелла пениса слабо заострена, иногда с бугорком на вершине. Эндофаллус (рис. 22) видов рода *Plinthus* в достаточно подробном виде изучен в просветленных глицериновых препаратах [Давидьян, 1995] и в выдutom состоянии [Арзанов, 2003]. Обращает на себя внимание то, что, в зависимости от экологической ниши, в которой развивается вид, в строении эндофаллуса могут быть или отсутствовать крупные лигуальные склериты. Эти лигуальные склериты являются надежным диагностическим признаком для видов внутри рода. Кроме того, они могут являться векторами в филогенетических построениях внутри рода [Давидьян, 2008]. При этом плезиоморфное состояние эндофаллуса имеют виды с крупной лигулой и апоморфное – с редуцированной. Эндофаллус *Minyops carinatus* бочонковидный, с хорошо выраженной ножкой, с редуцированными остиальными и лигуальными склеритами (рис. 24). Долгоносики рода *Plinthus* развиваются на многолетних травянистых щавелях и колючниках, в альпийской и субальпийской зонах или под пологом леса, встречаются на стеблях и листьях кормовых растений. *Minyops carinatus* развивается в корневой системе многолетних травянистых растений, встречается на поверхности почвы.

Обсуждение

Корреляция между внешней морфологией имаго и экологической нишей. Традиционно считается, что внешняя форма должна соответствовать конкретной экологической нише, в которой развивается организм. На этом принципе основано выделение жизненных форм животных. Однако в отношении долгоносикообразных жуков этот принцип не всегда достаточно явственно проявляется. Между внешней формой имаго и экологической нишей обычно не наблюдается прямая связь. Так, сильно выпуклые жуки – *Brachycerus* Olivier, 1790 и *Ruteria* Roudier, 1954, относящиеся к различным семействам, занимают сильно различающиеся экологические ниши. Одни живут на поверхности почвы и редко взбираются на растения, другие встречаются на ветках деревьев и достаточно свободно перемещаются по вертикальным поверхностям. Также и в пределах

одной трибы Cleonini в подсемействе Lixinae выпуклые жуки из родов *Leucochromus* Motschulsky, 1860, *Brachycleonus* Faust, 1904 и *Leucophyes* Marshall, 1946 занимают различные среды, представители первых двух живут на пустынных кустарниках, последнего – на корнях травянистых растений. В крупном роде *Otiorynchus*, представители которого обладают однотипным внешним видом, также наблюдаются существенные различия в занимаемых экологических нишах. Так, одни из них предпочитают селиться в слабо продуваемых участках под пологом леса или в лиственной подстилке, другие являются обитателями альпийских и субальпийских лугов, хорошо продуваемых ветром травянистых растений.

Существенная связь морфологического строения имаго с экологической нишей проявляется в размерах и вооружении конечностей [Арзанов, 2006]. Так, у видов, развивающихся на вертикальных или гладких поверхностях субстрата (ветвях, стеблях), бедра обычно длиннее голеней, часто несут крупный зубец; голени обычно загнуты вовнутрь и хорошо вооружены рядом зубцов на внутренней стороне и снабжены мукро и унксом. Лапка у этих видов короткая и плоская, с широким 3-м члеником и с густой войлочной подошвой. У видов, развивающихся в более стабильных условиях или на поверхности почвы, ноги длинные, голени и бедра соразмерные, бедра и голени обычно без зубца или ряда зубчиков по внутреннему краю, лапки с длинными и узкими члениками без войлочных подошв, коготки часто не сросшиеся.

Следует иметь в виду, что у ряда видов изогнутость передних и задних голеней и наличие на передних лапках, в отличие от остальных, густых войлочных подошв, определены необходимостью надежной фиксации на теле самки и опоры о субстрат во время спаривания (к примеру, у видов рода *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860 трибы Cleonini). Эти дополнительные фиксирующие особенности во внешней морфологии часто приводят к упрощению внешнего вооружения эндофаллуса и обычно не изменяют его форму у близких видов.

Корреляция между морфологией имаго, формой и вооружением эндофаллуса. Внешняя форма имаго обычно не определяет форму эндофаллуса. Так, для уже упомянутых достаточно выпуклых жуков из родов *Brachycerus* и *Ruteria* формы эндофаллусов различны. Для первых характерен шланговидный тип, без вооружения на внешней поверхности, для второго – бочонковидный, с сильным вооружением. Таким образом, можно предположить, что тип его эндофаллуса не определяется внешней формой жука и, скорее всего, напрямую зависит от экологической ниши, в которой осуществляется спаривание жуков. Так же в роде *Otiorynchus*, представители которого имеют шланговидный тип эндофаллуса, для видов, развитие которых происходит в относительно стабильных условиях (под пологом леса и в подстилке), характерен сильно удлинённый невооружённый эндофаллус, а у видов альпийских лугов или степных кустарников (субстрат, на котором осуществляется спаривание,

относительно нестабилен) эндофаллус укорочен, с крупными лигулами и хорошо развитыми остиями [Арзанов, 2003].

Форма эндофаллуса. Как отмечалось ранее [Арзанов, 2003] для долгоносикообразных жуков характерно 3 типа формы эндофаллуса. В трансформационном ряду эволюционных преобразований эндофаллуса базальным следует считать эндофаллус бочонковидного типа, в дальнейшем преобразованный в шанговидный и бобовидный типы. Надежная фиксация за счет особенностей формы эндофаллуса осуществляется у долгоносиков двумя различными путями. Первый из них связан с сильным удлинением эндофаллуса, сглаживанием выступов и бугров с наружной стороны для более глубокого проникновения в половые пути самки и второй – с его укорочением и раздуванием, особенно в базальной области, и появлением большого числа бугров и выступов.

Форма эндофаллуса является достаточно устойчивым и надежным критерием для дифференциации таксонов на уровне подсемейства, трибы и рода. Стабильность формы эндофаллуса в пределах трибы и даже рода определяется единым процессом формирования таксона в определенной экологической нише и отступлений от этого правила, по всей видимости, не существует, или же «близкие морфологически» виды следует рассматривать в разных таксонах. Так, замеченные резкие отличия в строении эндофаллусов двух исследованных родов в трибе *Brachyderini* – *Brachyderes* Schoenherr, 1823 и *Parafooucartia* Solari, 1948 – позволяет предположить их неверное отнесение к одной трибе.

Трансформация формы внутри таксона обычно связана с удлинением или расширением некоторых областей, с появлением или исчезновением ряда выступов или бугров, но не ведет, как правило, к резкому изменению формы. Так, даже у видов, у которых якорная функция распределена также и на ламеллу пениса, с появлением на ней выростов, увеличенных боковых лопастей, сильно заостренной вершины (как у некоторых видов рода *Stephanocleonus*) форма эндофаллуса остается общей для рода, хотя и сильно уменьшенной в размерах.

Вооружение эндофаллуса. В апикальной и базальной областях сформирован значимый ступок склеритов, основная функция которых связана с надежной фиксацией в половых путях самки. Это парное образование состоит из более или менее удлиненных лопастей (лигула) различной степени склеротизации. Иногда лигула приобретает вид бича (флагеллума), крупной спикеры или серповидного отростка. Замечено, что наибольшее развитие апикального склеритного комплекса характерно для таксонов, развитие которых происходит в нестабильных средах. Кроме того, если исходить из того, что наиболее примитивные таксоны в надсемействе *Curculionoidea* связаны с достаточно нестабильными условиями, то и сильное развитие апикального склеритного комплекса следует рассматривать в сравниваемых таксонах как плезиоморфное состояние признака.

Предположительно можно считать, что наиболее сильное развитие этого комплекса характерно для более архаичных групп, редукция его или слабое развитие – у более продвинутых групп. Так, для ряда примитивных долгоносикообразных *Anthribidae*, *Eirrhynidae* и некоторых других характерно сильное развитие лигулы, окруженной крупными хетовыми полями и отдельными крупными хетами. Для надежной фиксации в половых путях самки, кроме сильно развитого апикально-склеритного комплекса, появляются дополнительные бугры или выступы в апикальной области.

Такое же явление наблюдается у видов, развитие которых проходит на деревьях с более или менее гладкой корой и разреженными узлами отхождения ветвей (род *Otiiorhynchus*). Похожее явление наблюдается у видов, которые развиваются на травянистых альпийских растениях с гладким стеблем и разреженными узлами ветвления побегов (роды *Rumex* и *Carlina*) в условиях постоянных сильных ветров, у которых в момент *in copula* есть опасность ненадежной фиксации.

В пределах трибы *Tanymecini* (подсемейство *Entiminae*) наблюдается постепенная редукция апикальной спикеры (= лигулы) при переходе от обитателей деревьев (род *Chlorophanus* Sahlberg, 1823) к герпетобионтам (род *Tanymecus* Germar, 1817 и *Phacophorus* Schoenherr, 1840), при этом у видов-герпетобионтов эндофаллус значительно удлинен.

Строение эндофаллуса полностью подтверждает обособленность трибы *Lerygini* в подсемействе *Molytinae*. Характерные для представителей трибы *Lerygini* крупные серповидные лигуальные склериты и конусовидные бугры вентральной стороны не найдены ни в одном другом из исследованных родов подсемейства.

На наш взгляд, достаточно показателен пример видоизменения формы и вооружения эндофаллуса в подсемействе *Molytinae*. Так, в трибах *Molytini* и *Hylubiini*, развитие которых осуществляется хотя и в различных экологических нишах, но в относительно стабильных условиях, наблюдаются невооруженные бочонковидные эндофаллусы. Для триб *Lerygini* и *Plinthini* (первые развиваются на деревьях, вторые – на альпийских многолетниках) характерны бочонковидные эндофаллусы с сильным вооружением лигулы и крупными буграми и выступами.

Род *Minyops* Schoenherr, 1823, ранее рассматриваемый в подсемействе *Rhithirrhinae* [Арзанов, 2003; Жерихин, Егоров, 1999] должен быть возвращен в подсемейство *Molytinae* в трибу *Plinthini*, как это предложено в последнем каталоге *Curculionoidea* [Alonso-Zarazaga, Lyaal, 1999]. Основанием для этого служит строение эндофаллуса *Minyops carinatus*, которое по форме близко к таковому в роде *Plinthus*, но не имеет крупных лигуальных склеритов. Изучение представителей подрода *Plinthomeles* Reitter, 1913 рода *Plinthus*, развитие которых проходит в тех же средах, что и видов *Minyops*, показало аналогичное вооружение лигулы, по всей видимости, вторично утраченное. Изначально представители подсемейства *Molytinae* развивались на древесной растительности или вертикальных поверхностях субстрата, и переход

их к обитанию на поверхности почвы привел к изменению и упрощению вооружения эндофаллуса. Все эти переходы хорошо прослеживаются на строении лигулального склерита у представителей рода *Plinthus* [Давидьян, 2008] – от сильно вооруженного до почти полностью редуцированного.

Благодарности

Автор выражает свою сердечную благодарность Р.Т. Томпсону (Dr. R.T. Thompson, London), К.В. Макарову (Москва), Г.С. Медведеву, Б.А. Коротяеву и Г.Э. Давидьяну (Санкт-Петербург) за дружескую поддержку, консультации и помощь на всех этапах работы.

Литература

- Арзанов Ю.Г. 2001. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Gymnetron* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) из Крыма // Энтомологический обзор. 80(3): 673–679.
- Арзанов Ю.Г. 2002. Использование признаков строения эндофаллуса в систематике долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) // XII съезд Русского энтомологического общества. Тезисы докладов. СПб: 18–19.
- Арзанов Ю.Г. 2003. Использование признаков внутреннего мешка эдеагуса в систематике долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологический обзор. 82(3): 701–719.
- Арзанов Ю.Г. 2006. Адаптивные особенности строения конечностей у жуков долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato) // Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных). Ростов-на-Дону. С. 20–22.
- Давидьян Г.Э. 1995. К познанию долгоносиков рода *Plinthus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) с Кавказа // Тр. зоол. ин-та. Т. 258. С. 96–115.
- Давидьян Г.Э. 2008. Жуки-долгоносики рода *Plinthus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа // Автореферат ... канд. дисс. СПб. 19 с.
- Егоров А.Б. 1996. 108 Сем. ANTHRIBIDAE – ЛОЖНОСЛОНИКИ // Определитель насекомых Дальнего Востока России в шести томах. Том 3. Жесткокрылые, или жуки. Часть 3. (Под общей редакцией чл.-корр. РАН П.А. Лера). Владивосток: Дальнаука: 166–199.
- Жерихин В.В. Егоров А.Б. 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). – Владивосток: ДВО АН СССР. 164 с.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal Ch.H.C. 1999. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis. 315 p.

References

- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal Ch.H.C. 1999. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (excepting Scolytidae and Platypodiidae). Barcelona: Entomopraxis. 315 p.
- Arzanov Yu.G. 2001. A New Species of the Weevil Genus *Gymnetron* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) from the Crimea. *Entomologicheskoe obozrenie*. 80(3): 673–679 (in Russian).
- Arzanov Yu.G. 2002. Use of the internal sac characters in the systematics of superfamily Curculionoidea (Coleoptera). *In*: XII S'ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Sankt-Peterburg, 19–24 avgusta 2002 g. Tezisy dokladov [XII Congress of Russian Entomological Society. St. Petersburg, August, 19–24, 2002. Abstracts]. St. Petersburg: Zoological Institute of RAS: 18–19 (in Russian).
- Arzanov Yu.G. 2003. Use of the Endophallus Characters in the Systematics of the Rhynchophorous beetles (Coleoptera, Curculionidae). *Entomologicheskoe obozrenie*. 82(3): 701–719 (in Russian).
- Arzanov Yu.G. 2006. Adaptive features of limb structure of weevil beetles of the tribe Cleonini (sensu lato). *In*: Sovremennye klimaticheskie i ekosistemnye protsessy v uyazvimykh prirodnykh zonakh (arkticheskikh, aridnykh, gornykh). Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii [Current climatic and ecosystem processes in vulnerable natural areas (arctic, arid, mountainous). Abstracts of the International Scientific Conference (Azov, Russia, September 5–8, 2006)]. Rostov-on-Don: Southern Scientific Centre of Russian Academy of Sciences: 20–22 (in Russian).
- Davidian G.E. 1995. To the knowledge of the weevil genus *Plinthus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) from the Caucasus. *In*: Trudy Zoologicheskogo instituta RAN [Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences]. Vol. 258. St. Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences: 96–115 (in Russian).
- Davidian G.E. 2008. Zhuki-dolgonosiki roda *Plinthus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) Kavkaza [The weevils of the genus *Plinthus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) of the Caucasus. PhD Abstract]. Saint Petersburg. 19 p. (in Russian).
- Egorov A.B. 1996. 108. Family Anthribidae. *In*: Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. Tom 3. Zhestkokrylye, ili zhuki. Chast' 3 [Key to the insects of the Far East of the USSR. Vol. 3. Coleoptera, or beetles. Part 3]. Vladivostok: Dal'nauka: 166–199 (in Russian).
- Zherikhin V.V., Egorov A.B. 1990. Zhuki-dolgonosiki (Coleoptera, Curculionidae) Dal'nego Vostoka SSSR (obzor podsemeystv s opisaniem novykh taksonov) [The weevils (Coleoptera, Curculionidae) of the USSR Far East (review of subfamilies with descriptions of new taxa)]. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Academy of Sciences of the USSR. 164 p. (in Russian).