

УДК 595.765 : 591.495

© А. С. Просви́ров и В. Ю. Савицкий

**О ЗНАЧЕНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА  
В НАДВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ  
ПОДСЕМ. AGRYPNINAE (COLEOPTERA, ELATERIDAE)**

[A. S. PROSVIROV a. V. Yu. SAVITSKY. ON THE SIGNIFICANCE OF GENITAL CHARACTERS  
IN THE SUPRASPECIFIC SYSTEMATICS OF THE ELATERID SUBFAMILY AGRYPNINAE  
(COLEOPTERA, ELATERIDAE)]

Подсем. *Agrypninae* — одно из самых древних и примитивных в сем. *Elateridae* (Гурьева, 1969; Долин, 1978а). Оно объединяет значительное число видов, большинство из которых населяет тропические области Старого и Нового Света. Несмотря на наличие обобщающих работ, посвященных классификации как подсемейства в целом (Hayek, 1973, 1979), так и его отдельных триб (Arnett, 1952; Costa, 1975; Casari, 2008), систематика *Agrypninae* до сих пор остается недостаточно разработанной. Это связано с тем, что большинство признаков внешнего строения, которые успешно используются для выделения таксонов родового ранга в более продвинутых подсемействах щелкунов, в пределах *Agrypninae* демонстрируют крайне высокую изменчивость как на родовом, так и на видовом уровне. Вместе с тем ряд авторов (Hayek, 1979; Calder, 1996) указывает, что отдельные таксоны этого подсемейства характеризуются довольно своеобразным строением полового аппарата самцов и самок. Таким образом, не исключено, что использование в комплексе как особенностей строения полового аппарата, так и признаков внешнего строения, в том числе и ранее не использовавшихся в систематике подсем. *Agrypninae*, позволит уточнить систематическое положение ряда видов и родов.

Таксономическое значение особенностей строения гениталий и терминалий *Elateridae* обсуждали многие авторы. Большинство специалистов (Vignaghi, 1941а; Becker, 1958; Dajoz, 1962, 1963; Марджанян, 1977, 1987; Гурьева, 1979, 1989а, и др.) полагает, что строение полового аппарата самцов может использоваться лишь для диагностики на видовом уровне. По мнению этих авторов особенности строения склеротизованных образований в совокупительной сумке самок могут быть важными признаками родового ранга. Кисии (Kishii, 1987) и Долин (Долин, 1982) полагают, что гениталии обоих полов имеют признаки, характеризующие как виды, так и роды. Гурьева (1995) в одной из своих последних работ приходит к выводу, что для выделения естественных надвидовых группировок палеарктических *Copoderini* (= *Monocrepidini*, = *Oophorini*) особенно ценны именно признаки строения эдеагуса и совокупительной сумки.

В работах по систематике *Elateridae*, как правило, описывается строение только собственно гениталий самцов и самок, а особенности строения терминалий либо вообще не рассматриваются, либо характеризуются очень кратко. Исключение составляют работы Марджанян (1976, 1980, 1987), в которых этим структурам уделено довольно большое внимание.

Результаты проведенного нами ранее (Просви́ров, 2009) сравнительного анализа морфологии гениталий и терминалий самцов Elateridae на примере видов фауны России и сопредельных стран показали, что признаки строения 9-го стернита и эдеагуса могут характеризовать таксоны не только родового, но и более высоких рангов. Наиболее успешно особенности строения гениталий и терминалий самцов могут быть использованы для выделения надвидовых таксонов в более примитивных подсемействах жуков-щелкунов (Agrypninae, Cardiophorinae и Negastrinae). В настоящей работе мы более подробно рассмотрим особенности строения полового аппарата некоторых представителей триб Agrypnini и Conoderini подсем. Agrypninae и с учетом этих данных обсудим их систематическое положение.

Основой этой работы послужили сборы авторов, интересные материалы, предоставленные коллегами, а также экземпляры редких видов, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ) и кафедры энтомологии МГУ. В список изученного материала включены только те экземпляры, у которых был изучен половой аппарат. *Agrypnus cordicollis* (Cand.) впервые указывается для фауны России.

Авторы выражают искреннюю благодарность Ю. Н. Сундукову (Лазовский заповедник), А. А. Гусакову, С. В. Дементьеву, А. А. Зайцеву, А. В. Компанцеву, В. В. Крутову, К. В. Макарову, И. В. Мельнику, А. А. Полилову, М. Ю. Савицкому, К. П. Томковичу и А. С. Украинскому (Москва) за предоставленные для изучения материалы, а также Б. А. Коротяеву, С. В. Андреевой (ЗИН) и Н. Б. Никитскому (ЗММУ), обеспечившим возможность работы с коллекциями соответствующих учреждений. Мы искренне признательны П. Кейту (Dr. P. Cate, Wien), И. Гуденци (I. Gudenzi, Forli), Х. Макихаре (Dr. H. Makihara, Tsukuba), Тае Ман Хану (Dr. Tae Man Han, Suwon), А. Слипинскому (Dr. A. Ślipiński, Canberra) и К. Коште (Dr. C. Costa, São Paulo) за помощь в получении необходимой литературы, а также своему научному руководителю Р. Д. Жантиеву за внимание к нашей работе.

Исследования авторов были поддержаны Программой «Развитие научного потенциала высшей школы» (РНП.2.1.1.3267).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Препараты терминалий и гениталий готовили по следующей методике. Извлеченные из брюшка структуры помещали на 1 сутки в 10% -ный раствор КОН, затем промывали водой и на 1 сутки помещали в 96% -ный раствор этилового спирта. После этого гениталии и терминалии помещали в микропробирки с глицерином. Все рисунки были выполнены с препаратов, находящихся в глицерине.

Для обозначения различных частей полового аппарата мы используем терминологию Захарука (Zacharuk, 1958), Марджанян (1987), Колдера (Calder, 1996) и Просви́рова (2009). Согласно ей, половой аппарат Elateridae включает собственно гениталии и терминалии.

Эдеагус состоит из базальной пластинки, парамер и пениса (рис. 1—20). В составе пениса можно выделить трубку пениса и отходящие от нее апофизы. Терминалии самца представлены модифицированными 8-м и 9-м сегментами брюшка, образующими полость, в которой расположен эдеагус. 9-й стернит представляет собой умеренно склеротизованную пластинку овальной или удлинённой формы. В его составе можно выделить собственно стернит и отходящие от него отростки, образующие раму стернита (рис. 21—26, 30—34). К раме причленяются вентральные отростки 9-го тергита. На дорсальной поверхности 9-го стернита располагается слабосклеротизованная дорсальная пластинка.

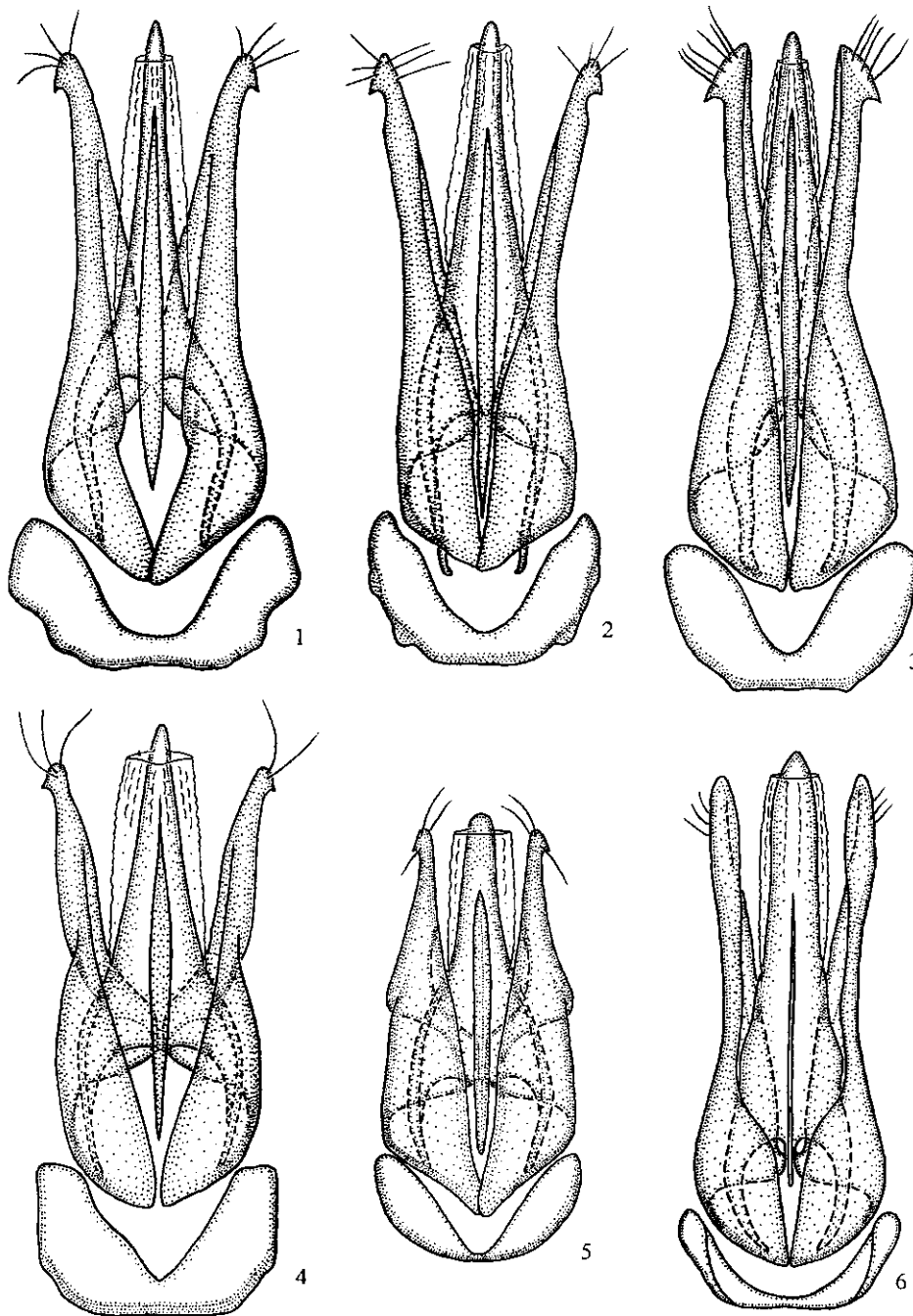


Рис. 1—6. *Agrypnus* Eschscholtz и *Colaulon* Arnett, эдеагус снизу.  
 1, 2 — *A. murinus* (L.); 3 — *A. argillaceus* (Sols.); 4 — *A. binodulus* Motsch.; 5 — *A.* sp.  
 aff. *gypsatus* (Candèze); 6 — *C. rectangularis* (Say).

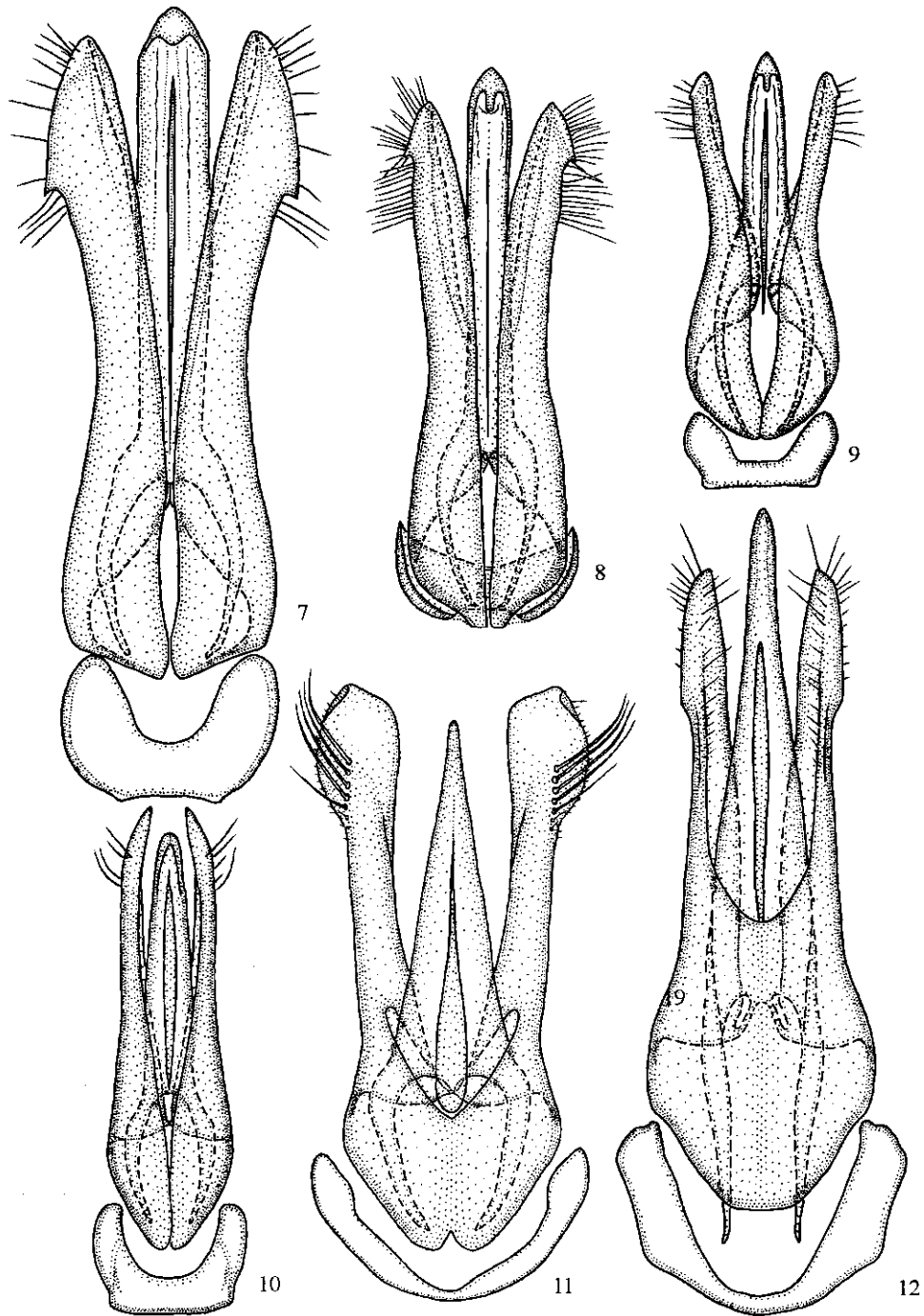


Рис. 7—12. Эдеагус снизу.

7 — *Compsolacon turkestanicus* Schwarz; 8 — *Com. crenicollis* (Mén.); 9 — *Com. sinensis* (Candèze); 10 — *Heteroderes* sp. aff. *albicans* Candèze; 11 — *Conoderus* sp. aff. *malleatus* (Germ.); 12 — *Con.* sp. aff. *scalaris* (Germ.).

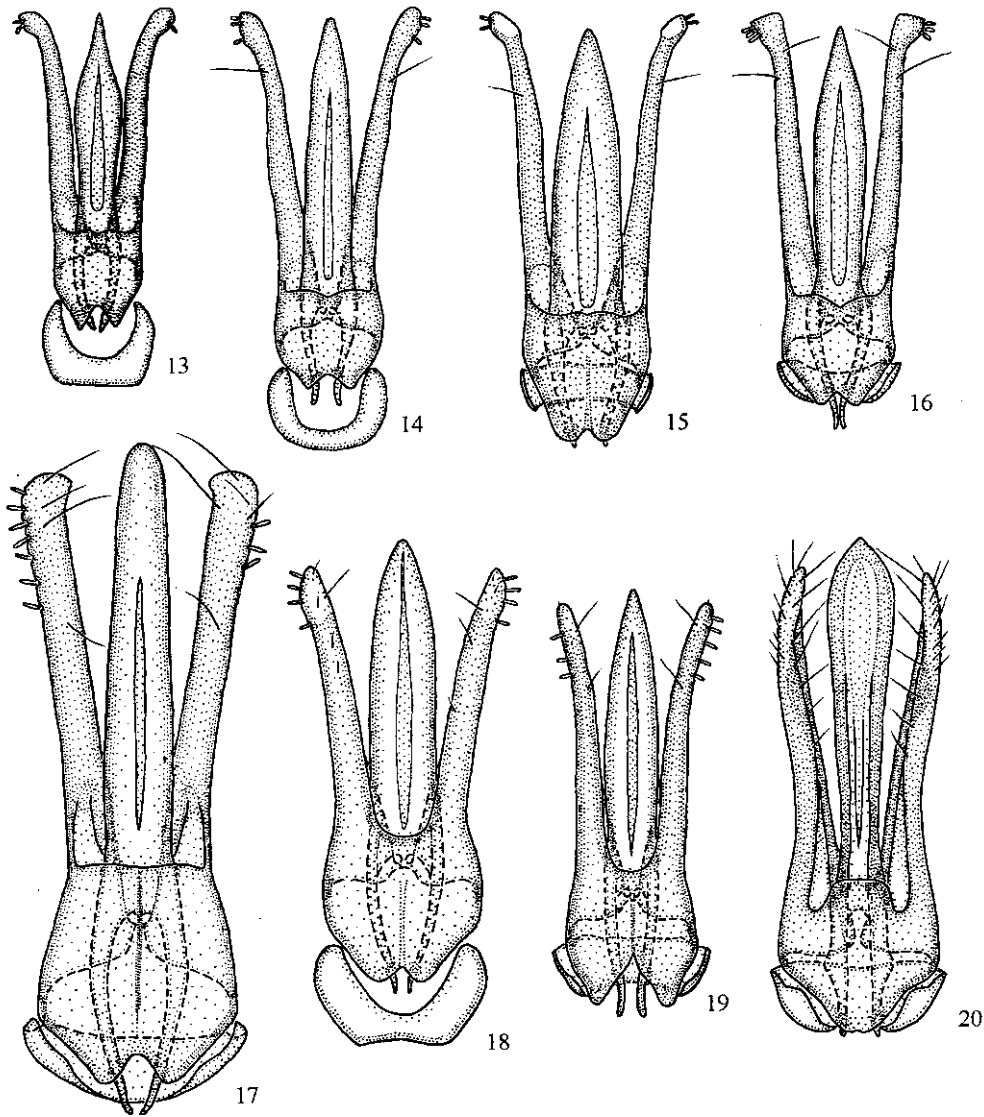


Рис. 13—20. Эдеагус снизу.

13 — *Aeoloderma agnata* (Candèze); 14 — *Aeoloderma crucifer* (Rossi); 15, 16 — *Aeolosomus rossii* (Germ.); 17 — *Drasterius heydeni* (Rtt.); 18 — *D. figuratus* (Germ.); 19 — *D. bimaculatus* (Rossi); 20 — *Aeoloides grisescens* (Germ.).

Терминалии самки представлены модифицированным 8-м сегментом брюшка, в полости которого расположен яйцеклад. Проксимальная часть яйцеклада образована сильно модифицированным 9-м сегментом с умеренно или слабо склеротизованной основной частью. На ее нижней стороне имеются 2 сильно склеротизованных тяжа, которые проксимально продолжают в удлиненные, постепенно расширяющиеся аподемы. Дистальную часть яйцеклада образуют кокситы, которые на вершине или перед вершиной нередко несут стилусы (рис. 35—38). Совокупительная сумка часто имеет хорошо развитое вооружение из сильно склеротизованных шипиков, зубчиков или пластинок (рис. 39—44).

Изучен следующий материал.

Триба AGRYPNINI Candèze, 1857

*Compsolacon crenicollis* (Ménétriés, 1832). 12 ♂, 2 ♀. Россия. Краснодарский край: 20 км СВ Туапсе, долина р. Пшекахо, 200—400 м, 15.06.1993 (В. Ю. Савицкий), 3 ♂, 1 ♀; окрестности пос. Красная Поляна, западная часть хр. Аибга, 1400—1800 м, 24.08.1995 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 1 ♂. Адыгея: окрестности пос. Новопрохладное, долина р. Сахрай, 700—900 м, 15.08.1999 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 3 ♂. Дагестан: хр. Нукатль, ущелье р. Аварское Койсу, близ устья р. Темирор, 1150—1200 м, 30.07.1997 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 1 ♂, 1 ♀. Абхазия. Гагрский хребет, долина р. Гега, 400—750 м, 8.07.2006 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 1 ♂. Азербайджан. С г. Куткашен [ныне Габала], верхнее течение р. Дамир-Апаранчай, 1800—1400 м, 15.07.1994 (В. Ю. Савицкий), 3 ♂.

*Compsolacon turkestanicus* Schwarz, 1902. 3 ♂, 4 ♀. Таджикистан. Кондара, 10.05.1974, 1 ♀; Хорог, Ботанический сад, 27.05.1956, 1 ♀; Дарвазский хр., Висхарь, 1600—1700 м, 5.06 (А. В. Богачев), 2 ♂; «Памир», 1 ♂, 2 ♀.

*Compsolacon lapideus* (Candèze, 1857). Вьетнам. Пров. Ха-Шон-Бинь, окрестности Хоа-Биня, 2.10.1979 (А. В. Компанцев), 1 ♀.

*Compsolacon sinensis* (Candèze, 1857). 3 ♂, 1 ♀. Вьетнам. Верховья р. Черная, 20.12.1961 (Изох), 1 ♂; северо-западная часть хр. Там-Дао, Шон-Зуонг, 200 м, 22.03.1962 (О. Н. Кабаков), 1 ♂; горы СЗ Бай-Туонг, близ д. Ланг-Тянь, 18.04.1963 (О. Н. Кабаков), 1 ♂; провинция Тханьхоа, ЮЗ Байтыонга, 5.01.1963 (О. Н. Кабаков), 1 ♀.

*Agrypnus murinus* (Linnaeus, 1758). 10 ♂, 10 ♀. Украина. Закарпатская обл., Великоберезинский р-н, окрестности пос. Жорнава, 48.972° N, 22.627° E, 15—21.05.2007 (И. В. Мельник), 1 ♂. Россия. Московская обл., Клинский р-н, ~ 25 км СЗ г. Клин, д. Елгозино, 28.06.2007 (А. С. Просви́ров), 1 ♂. Владимирская обл., Киржачский р-н, пос. Першино, 10.06—16.07.2004 (А. С. Шмаков), 1 ♂. Воронежская обл., ~ 10 км ССЗ Борисоглебска, 51°28'35" N, 42°01'40" E, 1.06.2007 (А. С. Просви́ров), 1 ♂. Тамбовская обл., окрестности Мичуринска, 53°02'15" N, 40°33'35" E, 31.05.2007 (А. С. Просви́ров), 1 ♂. Саратовская обл., Татищевский р-н, ~ 2 км ЮЗ пос. Ягодная Поляна, 51°57'30" N, 45°35'45" E, 15.06.2007 (А. С. Просви́ров), 1 ♂, 5 ♀; Красноармейский р-н, ~ 5 км З пос. Белогорское, 50°38'45" N, 45°33'45" E, 15.06.2007 (А. С. Просви́ров), 4 ♂, 3 ♀. Волгоградская обл., Арчединско-Донские пески, ~ 10 км ЮЗ г. Фролово, 49°41'55" N, 43°32'25" E, 2.06.2007 (А. С. Просви́ров), 2 ♀.

*Agrypnus binodulus* (Motschulsky, 1861). 9 ♂, 3 ♀. Россия. Приморский край, Лазовский заповедник, окрестности пос. Лазо, 7—13.08.2005 (В. П. Шохрин), 2 ♂; там же, 1—3.06.2007 (В. П. Шохрин), 2 ♂; 43°22'43" N, 133°54'01" E, 6.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♀; там же, 29.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♀; там же, 13.08.2007 (К. В. Макаров, А. А. Зайцев), 2 ♂; кордон Проселочный, 43°00'34" N, 134°07'43" E, 17—21.08.2007 (К. В. Макаров, А. А. Зайцев), 1 ♂; кордон Корпадь, 43°15'17" N, 134°07'59" E, 14.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♂; там же, 12—13.07.2006 (С. К. Холин), 1 ♀; С пос. Преображение, 12.08.2007 (К. В. Макаров, А. А. Зайцев), 1 ♂.

*Agrypnus argillaceus* (Solsky, 1871). 9 ♂, 5 ♀. Россия. Приморский край, Лазовский заповедник, окрестности пос. Лазо, 43°22'43" N, 133°54'01" E, 24.07—5.08.2006 (В. П. Шохрин), 1 ♂; там же, ручей Герасимов Ключ, 43°24'08" N, 133°53'25" E, 11.06.2006 (Ю. Н. Сундуков), 1 ♂; кордон Корпадь, 43°15'17" N, 134°07'59" E, 17.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♂; там же, 16—18.06.2005 (Ю. Н. Сундуков, В. П. Шохрин), 1 ♀; пос. Глазковка, 21.06.2005 (В. П. Шохрин), 1 ♀; кордон Америка, 43°16'16" N, 134°03'01" E, 18—24.06.2005 (Ю. Н. Сундуков, В. П. Шохрин), 3 ♂, 3 ♀; кордон Проселочный, 43°00'34" N, 134°07'43" E, 12.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♂; там же, 1—7.07.2006 (Ю. Н. Сундуков), 1 ♂; там же, 3—5.07.2007 (Ю. Н. Сундуков, В. П. Шохрин), 1 ♂.

*Agrypnus cordicollis* (Candèze, 1865). 1 ♂, 2 ♀. Россия. Сахалинская обл.: о. Кунашир, Третьяково, 4.08.1973 (И. М. Кержнер), 1 ♂; там же, 29.06.1973 (И. М. Кержнер), 1 ♀; там же, 21.07.1985 (Ю. Макаров), 1 ♀.

*Agrypnus* sp. aff. *gypsatus* (Candèze, 1891). Вьетнам. Ha-Nung, Song-Lang, 60 km N Ankha, 8—27.11.1979 (А. В. Компанцев), 4 ♂, 3 ♀.

*Colaulon rectangularis* (Say, 1825). «Amer. c., Texas», 2 ♂.

*Colaulon miyamotoi miyamotoi* (Nakane et Kishii, 1955). Япония. Takarajima, 2.07.1960 (M. Sato), 2 ♂.

Триба CONODERINI Fleutiaux, 1919

*Aeoloides grisescens* (Germar, 1844). 8 ♂, 3 ♀. Россия. Астраханская обл.: ж.-д. станция Досанг, Противочумная станция, 22—29.07.1996 (В. Ю. Савицкий), 2 ♂; В станции Басинская, 46°08'05" N, 47°14'40" E, 2—4.07.2010 (А. С. Просвиров), 5 ♂, 3 ♀. Туркмения. 180 км СВ Ашхабада, близ пос. Душак, 10.05.1995 (В. Ю. Савицкий), 1 ♂.

*Aeoloderma agnata* (Candèze, 1873). 1 ♂, 1 ♀. Россия. Приморский край: Лазовский р-н, окрестности пос. Лазо, 43°22'43" N, 133°54'01" E, 30.07.2005 (К. В. Макаров), 1 ♂; там же, 13.08.2007 (К. В. Макаров, А. А. Зайцев), 1 ♀.

*Aeoloderma crucifer* (P. Rossi, 1790). 3 ♂, 3 ♀. Туркмения. 1 ♂. Узбекистан. Голландная степь, 12.06.1920, 2 ♂, 3 ♀.

*Aeolosomus rossii* (Germar, 1844). 16 ♂, 7 ♀. Россия. Волгоградская обл.: Волгоград, Ельшанка, 26.06.1996 (В. Ю. Савицкий), 4 ♂; 3 Волгограда, ~ 3 км В пос. Водный, Песчаная балка, 48°36'35" N, 44°13'55" E, 13.06.2007 (А. С. Просвиров), 1 ♀; СЗ пос. Эльтон, близ оз. Эльтон, 17.05.1992 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 1 ♂, 2 ♀; там же, 15.06.1999 (В. Ю. Савицкий), 2 ♂; 20 км ЮЗ г. Волжский, д. Тумак, 1—5.06.2005 (А. С. Украинский), 2 ♂, 1 ♀. Астраханская обл.: западный берег оз. Баскунчак, 22.05.2007 (А. С. Просвиров), 2 ♂, 2 ♀. Казахстан: Западно-Казахстанская обл.: ЮЗ пос. Джаныбек, 15—28.07.1998 (В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий), 1 ♂, 1 ♀. Туркмения. 180 км СВ Ашхабада, близ пос. Душак, 10.05.1995 (В. Ю. Савицкий), 4 ♂.

*Drasterius bimaculatus* (P. Rossi, 1790). 3 ♂, 6 ♀. Россия. Волгоградская обл.: 20 км ЮЗ г. Волжский, д. Тумак, 9.06.2005 (А. С. Украинский), 2 ♀. Туркмения. 180 км СВ Ашхабада, близ пос. Душак, 10.10.1993 (В. Ю. Савицкий), 3 ♂; там же, 10.05.1995 (В. Ю. Савицкий), 4 ♀.

*Drasterius figuratus* (Germar, 1844). 7 ♂. Туркмения. 180 км СВ Ашхабада, близ пос. Душак, 10.10.1993 (В. Ю. Савицкий), 1 ♂; там же, 10.05.1995 (В. Ю. Савицкий), 6 ♂.

*Drasterius atricapillus* (Germar, 1824). Узбекистан. Окрестности Термеза, г. Кумкурган, пески Каттакум, 27.05.2004 (О. Г. Легезин), 1 ♂, 5 ♀.

*Drasterius heydeni* (Reitter, 1891). Таджикистан. Заповедник «Тигровая балка», 14.05.1988 (А. В. Компанцев), 1 ♂.

*Drasterius* sp. aff. *sulcatulus* Candèze, 1859. India. Bengalìa, Shiliguri Distr., Sevoke Vill., 7.06.2008 (В. Патрикеев), 1 ♂.

*Conoderus* sp. aff. *malleatus* (Germar, 1824). Argentina. Jujuy, 24.01.2008 (М. Boilly), 2 ♂.

*Conoderus* sp. aff. *scalaris* (Germar, 1824). Argentina. Alemania, Salta, 26.01.2008 (М. Boilly), 3 ♂.

*Conoderus* sp. 3. Австралия. Окрестности г. Брум, 25—27.03.1996 (П. С. Томкович), 1 ♂.

*Heteroderes* sp. aff. *albicans* Candèze, 1878. Вьетнам. Провинция Донгнай, Национальный парк Кат-Тиен, 11°25' N, 107°25' E, 7.04.2009 (А. А. Полилов), 1 ♂.

*Heteroderes* sp. 2. Вьетнам. Без точного местонахождения (А. В. Компанцев), 1 ♂.

Подсем. AGRYPNINAE Candèze, 1857

Триба AGRYPNINI Candèze, 1857

Род COMPSOLACON Reitter, 1905

Reitter, 1905 : 6; Fleutiaux, 1918 : 189 (= *Lacon* auct., nec Laporte, 1838); Winkler, 1925 : 579 (*Compsolacon*); Van Zwaluwenburg, 1966 : 298 (*Adelocera* (*Compsolacon*) auct., nec. Latreille, 1829); Hayek, 1973 : 113 (*Agrypnus*); Гурьева, 1977 : 794 (*Compsolacon*); Долин, 19786 : 10 (*Compsolacon*); Марджанян, 1980 : 260 (*Compsolacon*); Долин, 1982 : 86 (*Compsolacon*); Марджанян, 1987 : 39 (*Compsolacon*); Агаев, 1988 : 35 (*Compsolacon*); Гурьева, 19896 : 497 [*Agrypnus* (*Compsolacon*)]; Calder, 1996 : 53 (*Agrypnus*); Cate et al., 2007 : 96 (*Agrypnus*).

Типовой вид *Elater crenicollis* Ménétriés, 1832, по монотипии.

В составе рода описано около 35 видов, преимущественно из Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании. Представители рода внешне сходны с видами рода *Agrypnus* Eschscholtz (типовой вид *Agrypnus murinus* (L.)), но отличаются от них уплощенной переднеспинкой с зазубренными боковыми краями и длинными киями на ее задних углах, доходящими почти до переднего края переднеспинки. Ван Цвалуенбург (Van Zwaluwenburg, 1966) рассматривал *Compsolacon* в качестве подрода рода *Adelocera* auct., который в трактовке этого автора соответствует роду *Agrypnus* в современном понимании.

Ряд исследователей оспаривает самостоятельность рода *Compsolacon*. Флотье (Fleutiaux, 1918) свел *Compsolacon* в синонимы к роду *Lacon* auct., который в его трактовке соответствует роду *Agrypnus* в современном понимании. Хайек (Hayek, 1973, 1979) в ревизии таксонов родовой группы подсем. *Agrypninae* и ряд других исследователей (Calder, 1996; Cate et al., 2007) также рассматривают *Compsolacon* как синоним *Agrypnus*. Х. Хайек пришла к такому выводу главным образом на основании анализа признаков внешнего строения *Agrypninae*. Многие признаки, использовавшиеся ранее для выделения родов в этом подсемействе, она рассматривает как не пригодные для этих целей, поскольку они встречаются у заведомо неродственных представителей *Agrypninae* или сильно варьируют даже на внутривидовом уровне. Вместе с тем Хайек (Hayek, 1979) отмечает, что особенности строения совокупительной сумки могут быть использованы для выделения нескольких групп родов внутри подсемейства. Изучению полового аппарата самцов в работах этого автора практически не уделено внимания, а гениталии обоих полов у видов рода *Compsolacon* вообще не были исследованы.

Гурьева (1977) на основе изучения особенностей строения личинок и полового аппарата самок родов *Agrypnus* и *Compsolacon* пришла к выводу о самостоятельности рода *Compsolacon*. Впоследствии, однако, она (Гурьева, 1989б) рассматривала *Compsolacon* лишь как подрод *Agrypnus* и включала в его состав *Agrypnus argillaceus* (Sols.). Мнения о самостоятельности рода *Compsolacon* придерживались также Долин (Долін, 1982) и Марджанян (1980, 1987). В работах этих авторов приведены схематичные изображения полового аппарата самцов *C. crenicollis*, но отсутствуют какие-либо замечания о таксономическом значении особенностей строения эдеагуса и терминаний этого вида.

Строением полового аппарата самцов и самок виды *Compsolacon* сильно отличаются от представителей рода *Agrypnus*. Для видов рода *Compsolacon* характерны слабо расширенные у основания парамеры с 1 рядом длинных щетинок как в вершинной, так и в предвершинной части ниже их зубца, и почти параллельносторонний пенис, который сужен лишь в вершинной части, где имеет хорошо развитую ламеллу, образующую выступ в сторону препуциального поля (рис. 7—9). У видов рода *Agrypnus* парамеры сильно расширены в основании, несут лишь несколько щетинок в вершинной части выше зубца, пенис постепенно сужен к вершине, без явственной ламеллы, его мембранозная вентральная стенка на боках заметно или значительно выступает за границы сильно склеротизованных боковых частей трубки пениса (рис. 1—5). У видов *Compsolacon* базальная пластинка часто полностью подогнута на дорсальную сторону эдеагуса (рис. 8), что не обнаружено нами у представителей рода *Agrypnus*.

Рама 9-го стернита самцов у всех изученных нами видов *Agrypnus* цельная (рис. 21—23), а у всех известных нам видов *Compsolacon* — явственно разделена в основании (рис. 25, 26). Эта особенность строения сближает виды рода *Compsolacon* с представителями трибы *Conoderini*, для которых характерно широкое разделение рамы 9-го стернита в основании (рис. 30—34).



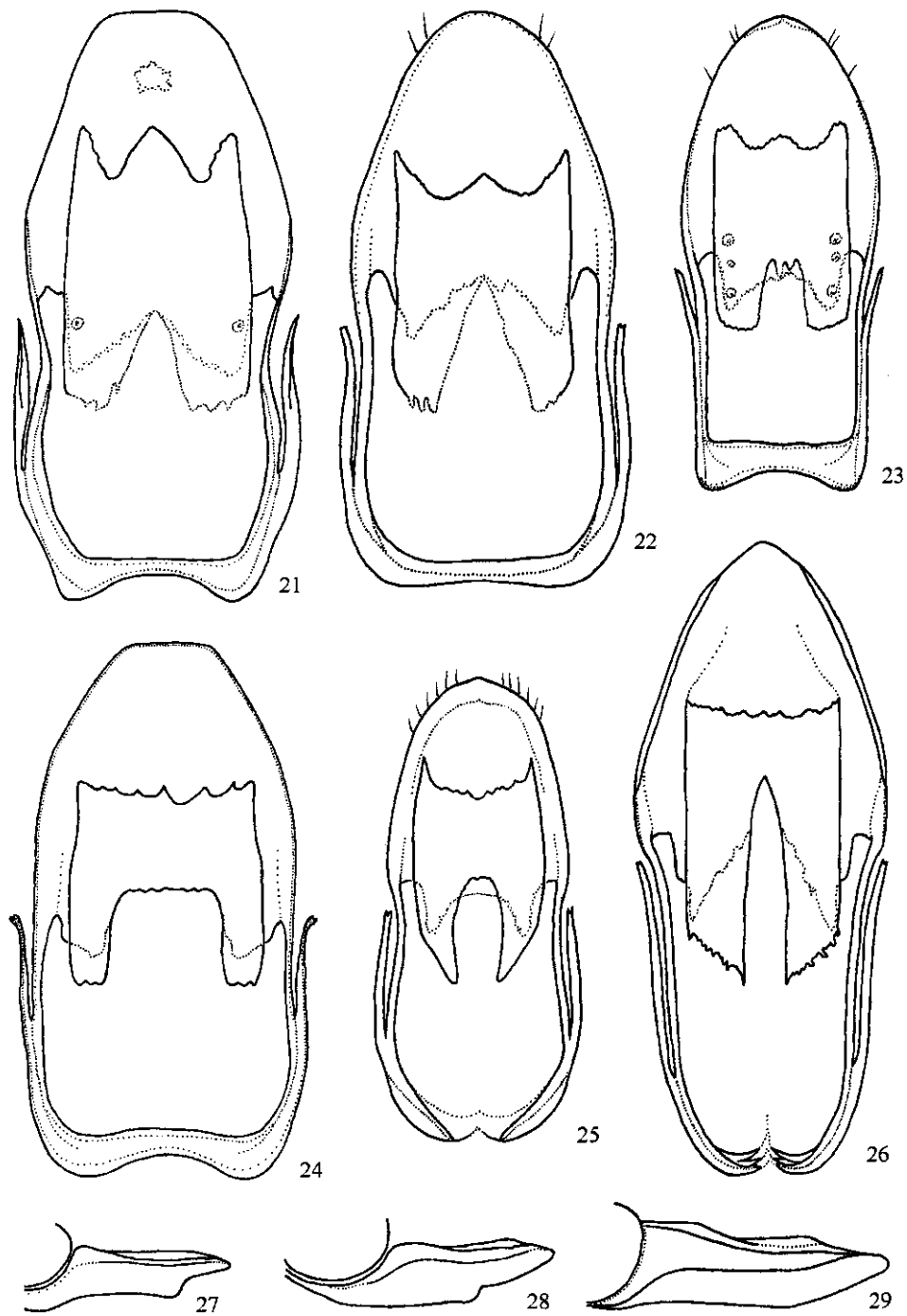


Рис. 21—29. 9-й стернит самца сверху (21—26) и отросток переднегруди сбоку (27—29).

21 — *Agrypnus murinus* (L.); 22, 28 — *A. argillaceus* (Sols.); 23 — *A. sp. aff. gypsatus* (Candèze); 24, 27 — *Colaulon rectangularis* (Say); 25 — *Compsolacon sinensis* (Candèze); 26 — *Com. crenicollis* (Mén.); 29 — *Com. turkestanicus* Schwarz.

Для видов рода *Compsolacon* характерен довольно узкий, слабосклеротизованный яйцеклад. Его кокситы в вершинной части имеют маленькие апикально расположенные стилусы и несколько коротких и длинных щетинок. Аподемы слабосклеротизованы, по длине примерно равны основной части 9-го сегмента (рис. 38). У видов рода *Agrypnus* яйцеклад сильно или умеренно склеротизован, с более широкими кокситами, несущими меньшее число щетинок, и сильно склеротизованными аподемами, которые гораздо длиннее основной части 9-го сегмента (рис. 35—37). Кокситы *A. murinus*, *A. binodulus* (Motsch.) и *A. sp. aff. gypsatus* (Candèze) сильно склеротизованы, без стилусов, на боках в предвершинной части нередко с короткими, по-видимому, базиконическими сенсиллами. Кокситы *A. cordicollis* и *A. argillaceus* умеренно склеротизованы, в вершинной части, как и у *Compsolacon*, с маленькими стилусами.

Вооружение совокупительной сумки *A. murinus*, *A. binodulus*, *A. sp. aff. gypsatus* и *A. cordicollis* образовано 2 параллельными спиралевидными тяжами, состоящим из множества удлинённых шипиков. На одном конце эти тяжи заметно расширены и разделены более широким промежутком, а на другом — соединены между собой, образуя U-образную петлю (рис. 39). В вершинной части этой петли расположена склеротизованная воронковидная структура, укрепляющая дистальную часть протока, который соединяет сперматеку и совокупительную сумку. Вооружение совокупительной сумки *A. argillaceus* такого же типа, но образовано более короткими тяжами из удлинённых шипиков, а воронковидная структура в вершинной части петли слабосклеротизована и почти не различима (рис. 40). У *C. crenicollis* и *C. turkestanicus* Schwarz вооружение совокупительной сумки еще менее развито и представлено умеренно склеротизованной воронковидной структурой, которую огибает U-образная петля из более коротких шипиков (рис. 41, 42). Вооружение совокупительной сумки *C. lapideus* (Cand.) образуют 3 изогнутых тяжа из шипиков разной величины и склеротизованная воронковидная структура (рис. 43), а у *C. sinensis* (Cand.) — умеренно склеротизованная пластинка, покрытая мелкими зубчиками, 3 пластинки из плотно уложенных, сильно склеротизованных длинных шипов и расположенная между ними сильно модифицированная воронковидная структура с тонким протоком (рис. 44).

В качестве диагностических признаков рода *Compsolacon* большинство авторов приводит только уплощенную переднеспинку с зазубренными боковыми краями и хорошо развитые длинные кили на ее задних углах. Однако у некоторых особей *A. argillaceus* и ряда тропических видов *Agrypnus* боковые края переднеспинки также бывают слегка зазубренными. Это, видимо, и послужило причиной того, что Гурьева (1989б) включила *A. argillaceus* в состав *Compsolacon*. Вместе с тем представители *Compsolacon* отличаются от видов рода *Agrypnus* и другими внешними признаками, например особенностями строения отростка переднегруди (Гурьева, 1977). Так, у всех изученных нами видов *Compsolacon* отросток переднегруди прямой или слабо загнутый, без предвершинного выступа на вентральной поверхности (рис. 29), а у всех известных нам представителей *Agrypnus*, в том числе у *A. argillaceus*, переднегрудной отросток на вентральной поверхности имеет более или менее выраженный выступ (рис. 28). Отметим, что по мнению Гурьевой (1979) наличие выступа или зубца на отростке переднегруди характеризует эволюционно более продвинутые таксоны жуков-щелкунов.

Боковой край надкрылий у видов рода *Compsolacon* в передней части явно зазубрен, у *A. murinus*, *A. binodulus*, *A. sp. aff. gypsatus* и *A. cordicollis* он на всем протяжении цельный, килевидный, а у *A. argillaceus* широко прерван над заднегрудью. Помимо этого, у большинства видов *Agrypnus* эпиплевры надкрылий на уровне задних тазиков имеют гладкие, лишенные

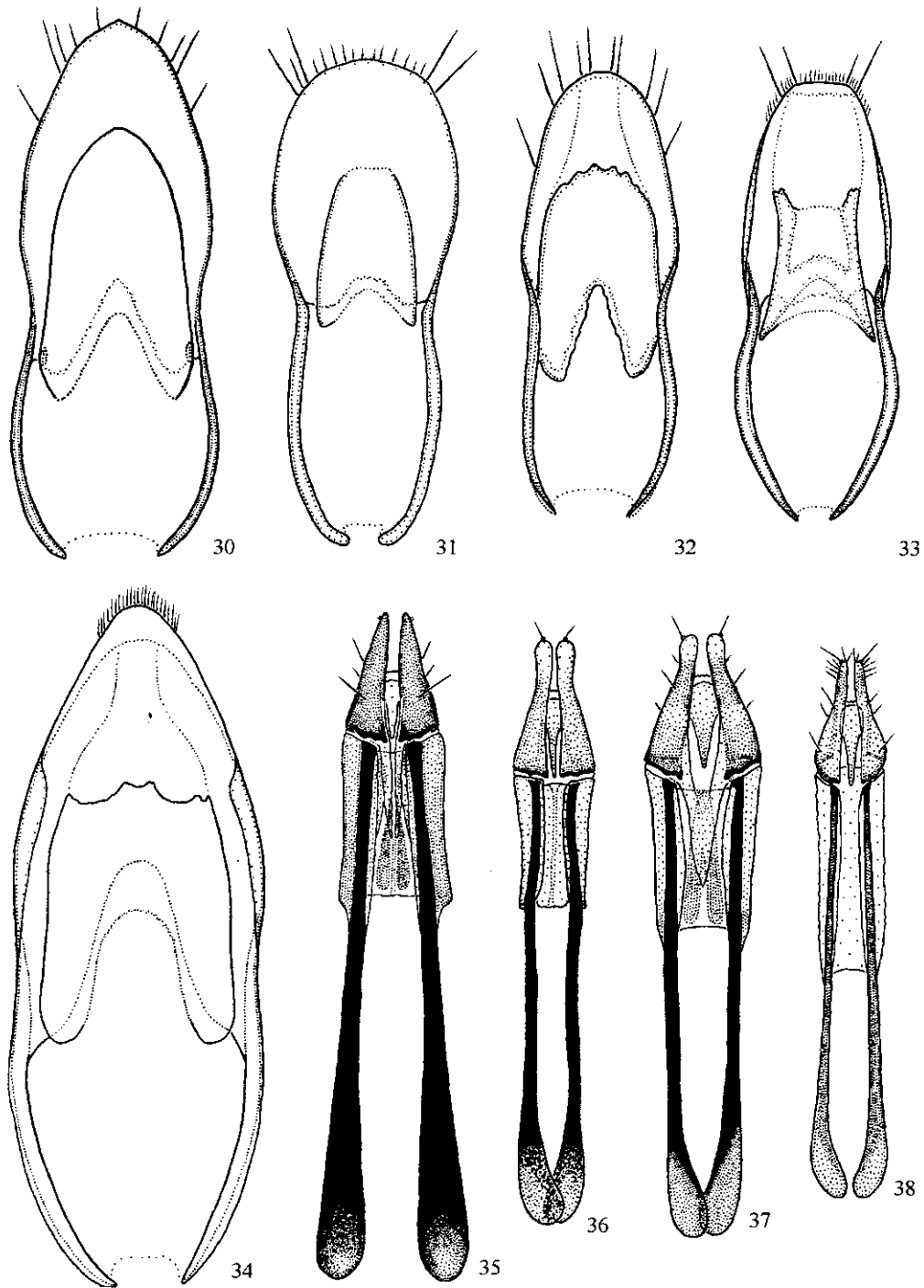


Рис. 30—38. 9-й стернит самца сверху (30—34) и яйцеклад снизу (35—38).  
 30 — *Drasterius bimaculatus* (Rossi), 31 — *Aeoloderma crucifer* (Rossi), 32 — *Aeoloides grisescens* (Germ.), 33 — *Heteroderes* sp. aff. *albicans* Candèze, 34 — *Conoderus* sp. aff. *scalaris* (Germ.), 35 — *Agrypnus murinus* (L.), 36 — *A. cordicollis* (Candèze), 37 — *A. argillaceus* (Sols.), 38 — *Compsolacon crenicollis* (Mén.).

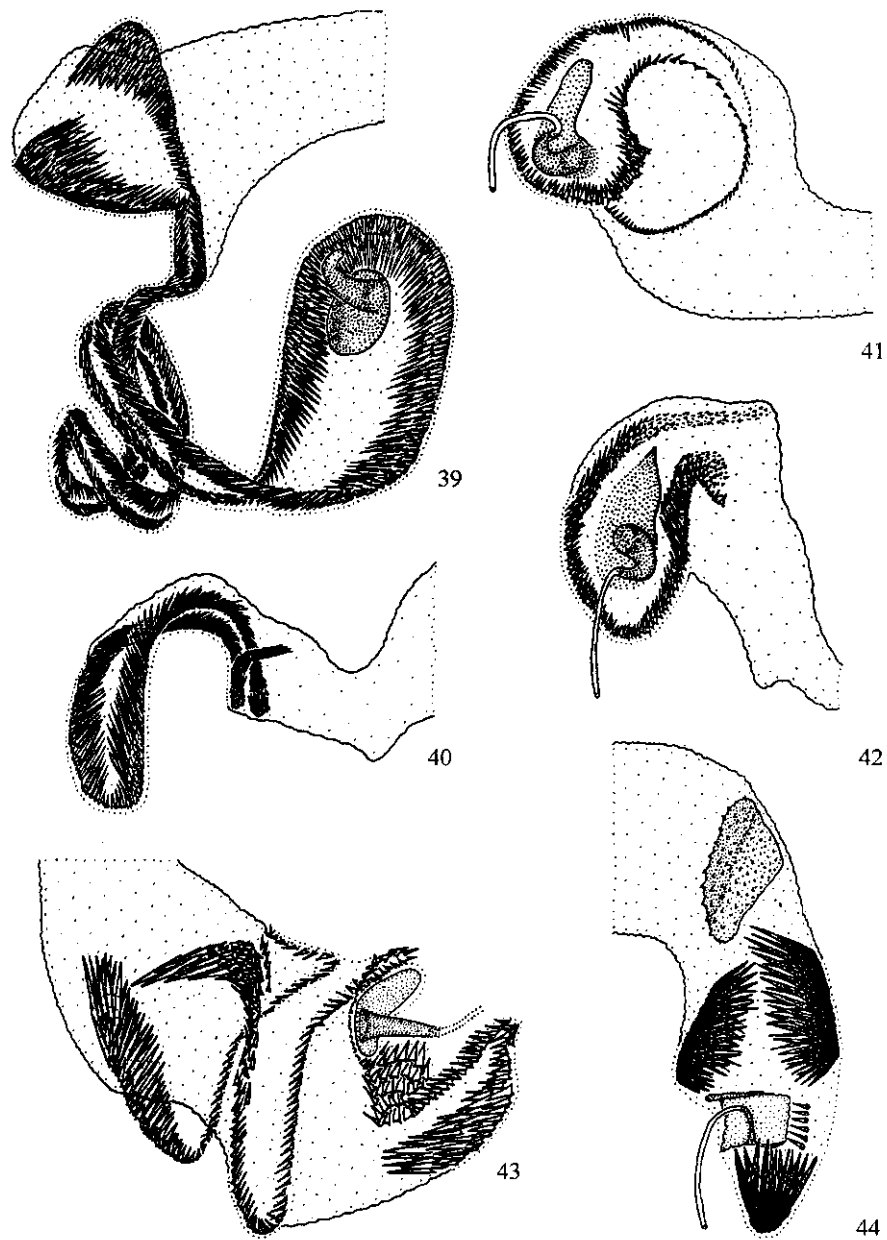


Рис. 39—44. *Agrypnus* Eschscholtz и *Compsolacon* Rtt., вооружение совокупительной сумки.

39 — *Agrypnus murinus* (L.), 40 — *A. argillaceus* (Sols.), 41 — *Compsolacon turkestanicus* Schwarz, 42 — *C. crenicollis* (Mén.), 43 — *C. lapideus* (Candèze), 44 — *C. sinensis* (Candèze).

опущения вдавления, которые спереди обычно ограничены явственным поперечным килем и служат для вкладывания коленной части задних ног. У *A. argillaceus* и видов рода *Compsolacon* эпиплевры без подобного вдавления и равномерно опущены по всей длине. На основании этого признака Рейттер (Reitter, 1905) выделил *A. argillaceus* в самостоятельный род *Paralaccon* Rtt., который, как и многие другие роды, был сведен Хайек (Hayek, 1973) в синонимы к *Agrypnus*.

В строении личинок *Compsolacon* и *Agrypnus* также имеется ряд существенных различий (Долин, 1978б). Так, у личинок *Compsolacon* задняя лопасть лобной пластинки значительно уже, основание диска площадки каудального сегмента гладкое, внутренние ветви урогомф направлены друг к другу, частично замыкая вырезку на заднем крае последнего сегмента. У личинок *Agrypnus* задняя лопасть лобной пластинки гораздо шире, основание диска площадки каудального сегмента с 2 или 3 парами развитых склеротизованных бугорков, внутренние ветви урогомф почти параллельно-сторонние.

Таким образом, самостоятельность рода *Compsolacon* подтверждается морфологическими особенностями как имаго, так и личинок. Помимо этого, представители *Compsolacon* и *Agrypnus* существенно различаются по образу жизни. Личинки видов рода *Agrypnus* развиваются в почве, лесной подстилке или под корой (Долин, Гусакова, 1979), а имаго встречаются на травянистой и древесной растительности. Личинки и имаго видов рода *Compsolacon* обитают на галечниковых отмелях по берегам рек и озер (Hayek, 1973; Гурьева, 1977; Долин, 1982; личные наблюдения авторов). Сильная склеротизация яйцеклада *Agrypnus*, по-видимому, связана с необходимостью формирования самкой полостей для откладки яиц в почву или в гнилую древесину. Удлиненный и слабосклеротизованный яйцеклад *Compsolacon* служит для откладки яиц в естественные полости и трещины грунта, где и происходит развитие личинок.

Интересно отметить, что длинные кили на задних углах переднеспинки, характерные для *Compsolacon*, есть и у других околотовидных Elateridae, например у *Quasimus* Gz., *Yukoana* Kishii, *Thurana* Stibick из подсем. Negastriinae (Stibick, 1971). Околотовидные виды подсемейств Negastriinae и Нурпидиidae имеют также слабосклеротизованный вытянутый яйцеклад. По мнению Долина (Долин, 1982), околотовидные группы — самые примитивные среди Elateridae. Учитывая морфологические и экологические особенности видов рода *Compsolacon*, а также его широкое географическое распространение, можно предположить, что этот род является одним из наиболее архаичных в составе Agrypnini.

Обращает на себя внимание чрезвычайное сходство личинок видов *Compsolacon* с личинками *Colaulon scrofa* (Cand.) (Ohira, 1962; Гурьева, 1977). Род *Colaulon* Arnett был установлен для неарктических видов, ранее относимых к роду *Lacon* auct. (= *Agrypnus*), которые отличаются от *A. murinus*, типового вида рода *Agrypnus*, зазубренным боковым краем переднеспинки и реже расположенными, но более длинными светлыми чешуйковидными волосками, образующими правильные ряды на надкрыльях (Arnett, 1952). Хайек (Hayek, 1973) свела *Colaulon* в синонимы к *Agrypnus*. Гурьева (1977) на основании сходного строения личинок считала название *Colaulon* синонимом *Compsolacon*. Нами был изучен типовой вид этого рода *Colaulon rectangularis* (Say). По ряду признаков он близок к представителям рода *Agrypnus*. Так, у него рама 9-го стернита цельная, боковой край переднеспинки ровный или слабо зазубренный, кили задних углов переднеспинки отсутствуют, отросток переднегруди с выраженным зубцом (рис. 27), эпиплевры надкрылий на уровне задних тазиков с гладкой ямкой. В строении эдеагуса *C. rectangularis* сходен с видами как *Compsolacon*, так и *Agrypnus* (рис. 6).

*Colaulon* занимает промежуточное положение между этими родами, но по совокупности признаков ближе к последнему.

Помимо *C. rectangularis* нами также был изучен *C. miyamotoi miyamotoi* (Nakane et Kishii) из Японии. Этот вид по внешним признакам и по строению полового аппарата самцов очень близок к представителям рода *Compsolacon*. В частности, у *C. m. miyamotoi* боковой край переднеспинки и основная часть бокового края надкрылий зазубрены, эпиплевры равномерно опушены по всей длине и на уровне задних тазиков без ямки, отросток переднегруди без выступа на вентральной поверхности, рама 9-го стернита в основании явственно разделена, penis почти параллельносторонний, параметры со щетинками как в вершинной, так и в предвершинной части ниже их зубца. Судя по работам Кисии (Kishii, 1964) и Охире (Ōhira, 2004), другие японские виды *Colaulon* по строению отростка переднегруди и полового аппарата самцов и самок также сходны с видами *Compsolacon*. Таким образом, таксономическое положение японских *Colaulon* требует дальнейшего уточнения. По всей видимости, они не родственны неарктическим видам *Colaulon* и должны быть выделены в самостоятельный род.

Следует отметить также сборный характер рода *Agrypnus* в трактовке современных авторов (Hayek, 1973; Calder, 1996; Cate et al., 2007, и др.). Так, *A. argillaceus* заметно отличается от *A. murinus* и близких видов строением бокового края и эпиплевр надкрылий, сильнее изогнутой в вентральном направлении вершины пениса и особенностями вооружения совокупительной сумки. Поэтому возможно, что *Paralaccon*, как и *Compsolacon*, был напрасно сведен в синонимы к *Agrypnus*. Нельзя исключить также, что и *Compsolacon* в традиционном объеме является сборной группой. Так, *C. sinensis* отличается от типичных представителей этого рода *C. crenicollis* и *C. turkestanicus* длинными апофизами пениса, формой параметра и в особенности вооружением совокупительной сумки. Однако для обоснованного решения вопроса о таксономическом составе *Agrypnus*, *Compsolacon* и близких родов необходимо изучение дополнительного материала.

### Триба CONODERINI Fleutiaux, 1919

Триба Conoderini включает 17 родов и около 800 видов (Долін, 1982; Kishii, 1987, 1996; Ōhira, 1994; Johnson, 1995; Calder, 1996). В Палеарктике встречается около 90 видов из 13 родов этой трибы (Cate et al., 2007).

В качестве диагностических признаков родов в трибе Conoderini большинство исследователей указывает исключительно особенности внешнего строения имаго. Наиболее часто используемыми признаками являются отсутствие или наличие килей на задних углах переднеспинки, характер ее пунктировки (двойная или простая), особенности строения усиков, а также наличие или отсутствие лопасти на 4-м членике лапок и форма этого членика. Разные авторы неодинаково оценивают таксономическое значение данных признаков, поэтому некоторые виды, например *Aeoloderma agnata* (Cand.), *Drasterius heydeni* (Rtt.) и *D. figuratus* (Germ.), они включают в состав разных родов. Некоторые авторы (Calder, 1996; Platia, Gudenzi, 1997) при выделении родов в трибе Conoderini придают большое значение характеру пунктировки переднеспинки. Другие специалисты полагают, что этот признак непригоден для выделения надвидовых таксонов (Van Dyke, 1932; Гурьева, 1995).

Вместе с тем Гурьева (1995) показала, что для выделения естественных надвидовых группировок палеарктических Conoderini большое значение имеют особенности строения эдеагуса и совокупительной сумки. Использование этих признаков в сочетании с признаками внешнего строения позво-

ляет делать более обоснованные выводы о родовой принадлежности видов, таксономическое положение которых до сих пор остается спорным.

Проведенное нами сравнительно-морфологическое исследование эдеагуса представителей трибы *Conoderini* фауны России и сопредельных стран показало, что некоторые роды этой трибы хорошо характеризуются особенностями строения парамер и формой пениса, что подтверждает выводы, сделанные ранее Гурьевой (1995).

Так, у видов родов *Aeoloderma* Fleutiaux и *Aeolosomus* Dolin парамеры на вершине утолщены, изогнуты кнаружи и имеют на внешней стороне 2 или 3 палочковидных шипика (рис. 13—16). У видов рода *Drasterius* Eschscholtz парамеры почти прямые, в вершинной четверти на внешней стороне с несколькими палочковидными шипиками (рис. 17—19). Для видов рода *Aeoloides* Schwarz характерны изогнутые внутрь парамеры без палочковидных шипиков, но с многочисленными щетинками, длинными на внутренней и более короткими — на внешней стороне (рис. 20). Пенис у представителей родов *Aeoloderma*, *Aeolosomus* и *Drasterius* от основания или только в вершинной трети более или менее равномерно сужен к вершине, а у видов рода *Aeoloides* в вершинной трети образует своеобразное расширение.

Согласно данным Гурьевой (1995), у видов рода *Aeoloides* в совокупительной сумке 2 удлиненные склеротизованные пластинки, а у *Drasterius* она лишена склеротизованных образований либо вооружена многочисленными мелкими шипиками. У представителей рода *Aeoloderma* в совокупительной сумке 1 склеротизованная пластинка (Calder, 1996).

Сопоставление у изученных нами видов особенностей строения полового аппарата и используемых для выделения родов в трибе *Conoderini* признаков внешнего строения показало, что для *Aeolosomus* характерны расширенный 1-й членик усиков, отсутствие килей на задних углах переднеспинки и сильно скошенный 4-й членик задних лапок без лопасти. У видов рода *Aeoloderma* 1-й членик усиков простой или слабо расширен, киль на задних углах переднеспинки отсутствует или сильно сглажен, 4-й членик задних лапок сильно скошен, с лопастиной. Представители родов *Drasterius* и *Aeoloides* имеют простой 1-й членик усиков и слабо скошенный 4-й членик задних лапок без лопастиной. Задние углы переднеспинки у *Aeoloides* с 2 килеями, а у *Drasterius* с 1 килем или, реже, без килей.

Роды *Aeoloderma* и *Drasterius*, характеризующиеся комплексом указанных выше признаков строения гениталий и внешних особенностей, включают виды как с простой (*Ae. agnata*, *D. bimaculatus*), так и с двойной (*Ae. crucifer*, *D. atricapillus*, *D. heydeni*, *D. figuratus*) пунктировкой переднеспинки. Поэтому, как и некоторые другие авторы (Van Dyke, 1932; Гурьева, 1995), мы полагаем, что при выделении надвидовых таксонов в составе трибы *Conoderini* характер пунктировки переднеспинки нельзя использовать в качестве одного из основных диагностических признаков. По-видимому, так считал и Долин (19786), относивший *D. bimaculatus* и *D. figuratus* к одному роду на основании сходства в строении личинок, хотя имаго этих видов различаются по типу пунктировки переднеспинки.

Помимо представителей родов *Aeoloderma*, *Aeolosomus*, *Drasterius* и *Aeoloides* нами в сравнительном плане были изучены также некоторые непалеарктические виды из родов *Conoderus* Eschscholtz и *Heteroderes* Latr.

Все изученные нами виды трибы *Conoderini* имеют более или менее широко разделенную в основании раму 9-го стернита (рис. 30—34). По-видимому, данный признак характерен для этой трибы и имеет значительный таксономический вес, так как крайне редко встречается в других группах *Elateridae*. Подобное строение рамы 9-го стернита обнаружено нами только у видов рода *Compsolacon*, *Colaulon miyamotoi* и представителей подсем. *Diminae*.

Кроме того, у всех изученных нами видов трибы Conoderini, за исключением *Heteroderes* sp. aff. *albicans* Candèze (рис. 10), парамеры на нижней стороне широко сросшиеся в основании (рис. 11—20). Согласно Колдеру (Calder, 1996), подобное срастание парамер характерно для большинства австралийских Conoderini, кроме представителей рода *Pseudaeolus* Candèze и некоторых видов рода *Heteroderes*. Этот признак не отмечен в большинстве известных нам работ (Binaghi, 1941b; Гурьева, 1995; Platia, Gudenzi, 1997, и др.), где эдеагусы разных видов Conoderini изображены с несросшимися парамерами. Лишь в монографиях Марджанян (1987) и Колдера (Calder, 1996) на рисунках эдеагусов видов из разных родов этой трибы показано широкое срастание парамер в основании. Между тем этот признак характерен для большинства видов трибы Conoderini. По-видимому, он имеет существенное таксономическое значение, поскольку такой или иные типы срастания парамер довольно редко встречаются в других группах Elateridae. Так, в результате сравнительно-морфологического изучения эдеагуса у 400 видов из 133 родов жуков-щелкунов разные типы соединения парамер отмечены нами помимо Conoderini лишь у представителей родов *Calais* Laporte (Агрывниновые), *Procrærus* Rtt. (Elaterinae), *Melanotus* Eschscholtz (Melanotinae), *Ascoliocerus* Méquignon, *Berninelsonius* Leseigneur (Hypnoidinae), *Cardiophorus* Eschscholtz и *Dicronychus* Brullé (Cardiophorinae). Согласно Колдеру (Calder, 1996), парамеры соединены также у представителей родов *Austrocalais* Neboiss, *Paracalais* Neboiss (Агрывниновые), *Wynarka* Calder (Pityobiinae), *Anilicus* Candèze, *Melanoxanthus* Eschscholtz, *Simodactylus* Candèze (Elaterinae), *Paracardiophorus* Schwarz, *Patriciella* Van Zwaluwenburg (Cardiophorinae) и *Rivulicola* Calder (Negastrinae).

По-видимому, палочковидные шипики в вершинной части парамер встречаются только у видов трибы Conoderini.

Таким образом, можно выделить по крайней мере 3 особенности строения полового аппарата самца, характерные для видов трибы Conoderini, а именно: разделенная в основании рама 9-го стернита, широкое срастание парамер в основании и наличие палочковидных шипиков в вершинной части парамер. Первые два признака характерны для всех или большинства Conoderini, но иногда встречаются и у представителей других групп щелкунов. Палочковидные шипики парамер есть не у всех родов Conoderini, но, по-видимому, не встречаются у других Elateridae.

Следует отметить явно сборный характер рода *Conoderus*, включающего более 300 видов из Юго-Восточной Азии, Австралии, Северной и Южной Америки. Так, значительные различия в строении эдеагуса у южноамериканских *C.* sp. aff. *malleatus* (Germ.) и *C.* sp. aff. *scalaris* (Germ.) (рис. 11, 12), а также существенные различия между этими видами во внешнем строении позволяют полагать, что они могут принадлежать к разным надвидовым таксонам.

Далее рассмотрено таксономическое положение некоторых палеарктических представителей трибы Conoderini.

#### ***Aeoloderma agnata* (Candèze, 1873) (рис. 13).**

Candèze, 1873 : 8 (*Aeolus*); Winkler, 1925 : 580 (*Conoderus*); Долин, 19786 : 15 (*Aeoloderma*); Kishii, 1987 : 66 (*Aeoloderma*); Гурьева, 19896 : 498 (*Aeoloderma*); Ôhira, 1994 : 229 (*Prodrasterius*); Cate et al., 2007 : 105 (*Drasterius*).

По наличию лопасти на 4-м членике лапок *Ae. agnata* сходен с представителями родов *Aeolus*, *Conoderus* и *Aeoloderma* и отличается от видов родов *Prodrasterius* и *Drasterius*, у которых 4-й членик лапок простой. Отсутствие явственных килей на задних углах переднеспинки у *Ae. agnata* сближает его с *Aeoloderma crucifer* (Rossi), типовым видом рода *Aeoloderma*. У видов родов *Aeolus*, *Conoderus*, *Prodrasterius* и у большинства видов *Draste-*



*rius* кили на задних углах переднеспинки хорошо развиты (Kishii, 1987; Calder, 1996).

Эдеагус у *Ae. agnata* имеет типичное для рода *Aeoloderma* строение (рис. 13), что хорошо отличает этот вид от представителей родов *Drasterius*, *Conoderus*, *Prodrasterius* и *Aeolus*. Так, согласно литературным данным, у *Aeolus* парамеры лишены палочковидных шипиков, а у *Prodrasterius* они, как и у *Drasterius*, несут ряд палочковидных шипиков в вершинной части (Ohira, 1994; Calder, 1996). У видов сборного рода *Conoderus* форма и вооружение парамер весьма разнообразны (рис. 11, 12), но хорошо отличаются от таковых у *Aeoloderma* (Calder, 1996).

Таким образом, и признаки внешнего строения, и особенности эдеагуса дают основания для включения *Ae. agnata* в состав рода *Aeoloderma*.

#### *Aeolosomus rossii* (Germar, 1844) (рис. 15, 16).

Germar, 1844 : 148 (*Cryptohypnus*); Candèze, 1859 : 381 (*Heteroderes*); Reitter, 1891 : 146 (*Aeolus*); Winkler, 1925 : 580 (*Heteroderes*); Долин, 19786 : 15 (*Aeoloides*); Долин, 1982 : 108 (*Aeolosomus*); Марджанян, 1987 : 42 (*Aeoloderma*); Cate et al., 2007 : 104 (*Aeolosomus*).

Этот вид, выделенный Долиным (Долин, 1982) в монотипический род *Aeolosomus*, ранее включался в состав разных родов *Conoderini*. Отсутствие килей на задних углах переднеспинки, сильно скошенный 4-й членик задних лапок и строение эдеагуса (рис. 15, 16) сближают *Ae. rossii* с видами рода *Aeoloderma*. Кроме того, личинка этого вида наиболее сходна с описанными личинками рода *Aeoloderma* (Долин, 19786). Таким образом, нет сомнений, что эти два рода в составе трибы *Conoderini* наиболее близки. Марджанян (1987) даже включает *Aeolosomus rossii* в состав рода *Aeoloderma* и соответственно рассматривает *Aeolosomus* как синоним *Aeoloderma*. Вместе с тем в отличие от видов рода *Aeoloderma* у имаго *Aeolosomus* отсутствует лопастинок на 4-м членике лапок, а 1-й членик усиков сильно расширен. При этом сильно скошенный 4-й членик лапок не характерен для других представителей трибы *Conoderini*, у которых лапки не имеют лопастинок. Учитывая особое строение 4-го членика лапок и 1-го членика усиков *Aeolosomus rossii*, мы полагаем, что *Aeolosomus* следует рассматривать в качестве самостоятельного рода. Можно также предположить, что 4-й членик лапок у *Aeolosomus* сильно скошен вследствие полной редукции лопастинок, имевшейся у предковой формы.

#### *Drasterius figuratus* (Germar, 1844) (рис. 18).

Germar, 1844 : 148 (*Cryptohypnus*); Winkler, 1925 : 582 (*Drasterius*); Binaghi, 1941b : 183 (*Drasterius*); Cate et al., 2002 : 33 (*Aeoloides*); Cate et al., 2007 : 104 (*Aeoloides*).

— *turkomanus* Candèze, 1889 : 95 (*Heteroderes*); Долин, 19786 : 16 (*Drasterius*); Агаев, 1988 : 40 (*Drasterius*); Гурьева, 1995 : 616 (*Drasterius*).

— *candezei* Reitter, 1891 : 146 (*Aeolus*); Марджанян, 1987 : 43 (*Aeoloderma*).

Включению *Cryptohypnus figuratus* в состав родов *Heteroderes* или *Aeoloderma* противоречит строение лапок: у *C. figuratus* 4-й членик лапок простой, а у видов указанных родов — с лопастилкой. По строению сильно сглаженных килей на задних углах переднеспинки *C. figuratus* сходен с видами рода *Aeoloderma*, однако по строению эдеагуса (рис. 18) он наиболее близок к представителям рода *Drasterius* и хорошо отличается от видов родов *Aeoloides*, *Aeoloderma* и *Heteroderes* (рис. 10). Отметим, что для австралийских видов рода *Heteroderes* характерно наличие небольших шипиков в предвершинной части парамер (Calder, 1996). По особенностям строения личинок *C. figuratus* также наиболее близок к видам рода *Drasterius* (Долин, 19786).

Таким образом, учитывая особенности морфологии имаго и личинки, мы считаем, что *C. figuratus* следует включать в состав рода *Drasterius*.

***Drasterius heydeni* (Reitter, 1891) (рис. 17).**

Reitter, 1891 : 148 (*Aeolus*); Schwarz, 1906 : 106 (*Heteroderes*); Winkler, 1925 : 581 (*Oophorus*); Долин, Атамурадов, 1994 : 33 (*Aeoloides*); Гурьева, 1995 : 617 (*Drasterius*); Cate et al., 2002 : 33 (*Heteroderes*); Cate et al., 2007 : 106 (*Heteroderes*).

— *sericeus* Reitter, 1887 : 512 (*Aeolus*, nom. praeocc., non Candèze, 1859).

Кейт с соавторами (Cate et al., 2002, 2007) включают *D. heydeni* в состав рода *Heteroderes*, поскольку для этого вида характерна двойная пунктировка переднеспинки. Однако 4-й членик лапок у *D. heydeni* простой, а у видов рода *Heteroderes* — с лопастилкой. Отнесение *D. heydeni* к роду *Aeoloides* также недостаточно обосновано, поскольку для видов *Aeoloides* характерно наличие двух килей на задних углах переднеспинки, а у *D. heydeni* киль один. Простой 4-й членик лапок и наличие одного кия на задних углах переднеспинки сближают этот вид с большинством представителей рода *Drasterius*. По строению эдеагуса *D. heydeni* (рис. 17) также наиболее близок к видам этого рода.

Таким образом, учитывая особенности внешних признаков и строение эдеагуса, мы считаем наиболее обоснованным включение *D. heydeni* в состав рода *Drasterius*, как это сделано Гурьевой (1995).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты сравнительно-морфологического исследования полового аппарата видов подсем. Агрурпинае свидетельствуют о возможности использования признаков строения гениталий и терминалий в надвидовой систематике этой группы жуков-щелкунов. Удалось выявить признаки строения полового аппарата самцов, характеризующие не только отдельные роды, но и трибу *Conoderini* в целом. Эти данные опровергают мнение, что строение полового аппарата самцов может использоваться лишь для диагностики на видовом уровне (Binaghi, 1941a; Becker, 1958; Dajoz, 1962, 1963; Марджанян, 1977, 1987; Гурьева, 1979, 1989a, и др.).

Проведенный нами ранее предварительный сравнительный анализ строения гениталий и терминалий самцов *Elateridae* (Просвилов, 2009) позволил выделить также признаки полового аппарата, характеризующие подсемейства *Агрурпинае*, *Cardiophorinae*, *Negastriinae*, *Melanotinae*, *Pleonominae* и трибу *Denticollini* подсем. *Denticollinae* (= *Athoinae*). Он показал также, что для подсем. *Агрурпинае* характерно большее разнообразие строения полового аппарата, чем для *Elaterinae* и *Denticollinae*. Последние (за исключением трибы *Denticollini*) не имеют четких групповых признаков в строении гениталий и терминалий самцов. Поэтому неудивительно, что Гурьева (1979, 1989a) на основании детального изучения именно этих подсемейств пришла к выводу о небольшом значении признаков строения гениталий самцов в надвидовой систематике *Elateridae*. Вместе с тем примечательно, что позже в результате изучения именно видов трибы *Conoderini* Гурьева (1995) сделала заключение, что для выделения естественных надвидовых группировок в составе этой трибы особенно важны признаки строения эдеагуса и совокупительной сумки.

Возможность выделения специфических для группы особенностей строения полового аппарата самцов на фоне общего разнообразия его строения у представителей подсем. *Агрурпинае*, по-видимому, отражает большую древность этой группы жуков-щелкунов по сравнению с относительно молодыми под-

семействами Elaterinae и Denticollinae. Сходные тенденции наблюдаются и у прямокрылых надсем. Acridoidea (Dirsh, 1956, 1961), у которых относительно молодые подсемейства характеризуются гораздо более однообразным строением полового аппарата. При этом особенности строения гениталий у более примитивных саранчовых успешно используются для выделения не только видов, но и таксонов группы рода и семейства.

Как было показано на примере представителей триб Aggurpini и Conoderini, некоторые особенности строения полового аппарата могут хорошо коррелировать с определенными внешними морфологическими признаками имаго и личинок. Однако многие специалисты не придают таким признакам (например, строению бокового края надкрылий и наличию или отсутствию вдавлений на эпиплеврах на уровне задних тазиков у видов трибы Aggurpini) большого таксономического значения или вообще не используют их для диагностики надвидовых таксонов. Напротив, нередко для выделения надвидовых таксонов используются такие особенности внешнего строения, которые плохо коррелируют не только с признаками строения гениталий, но и с другими чертами внешнего строения (например, простая или двойная пунктировка переднеспинки у видов трибы Conoderini).

Вместе с тем следует учитывать, что строение полового аппарата самцов менее жестко, чем особенности внешнего строения, определяется окружающей средой (Dirsh, 1961; Горохов, 1986). Поэтому в отличие от наружных структур, физиологических и поведенческих признаков эволюция полового аппарата самца в значительно меньшей степени определяется адаптивными изменениями организма в ответ на изменение условий окружающей среды. Благодаря этому сходство в строении полового аппарата может в большей степени отражать филогенетическое родство таксонов, чем сходство их внешнего строения, а признаки внешнего строения, коррелирующие с особенностями строения полового аппарата, могут иметь большее таксономическое значение при выделении надвидовых таксонов. Таким образом, особенности строения гениталий и терминалий самца могут быть индикаторами таксономической значимости используемых в диагностике внешних морфологических признаков. Разумеется, подобный подход может быть успешно применен только в отношении групп, у которых половой аппарат имеет сравнительно сложное строение и достаточное разнообразие модификаций его элементов. Использование такого подхода при изучении кавказских видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* позволило выделить естественные группы видов и пересмотреть объем нескольких подродов (Давидьян, Савицкий, 2006; Савицкий, Давидьян, 2007). Полученные нами данные свидетельствуют о возможности применения этого подхода и при выделении надвидовых таксонов в отдельных группах сем. Elateridae.

Согласно мнению большинства специалистов, из всех элементов полового аппарата самки у жуков-щелкунов только вооружение совокупительной сумки может быть успешно использовано для характеристики таксонов родовой группы. Действительно, на примере изученных нами видов родов *Aggurpnis* и *Compsolacon* видно, что тип вооружения совокупительной сумки гораздо лучше, чем особенности строения яйцеклада, коррелирует как с внешними морфологическими признаками, так и с особенностями строения полового аппарата самца. По-видимому, в отличие от эволюции яйцеклада эволюция совокупительной сумки, как и полового аппарата самца, слабо связана с изменениями условий, в которых обитают виды. Поэтому хорошо развитое вооружение совокупительной сумки может быть особенно важным таксономическим признаком в тех таксонах Elateridae, у видов которых гениталии самца имеют довольно однообразное строение.

Обращает на себя внимание сходство в строении 9-го стернита у *Colaulon miyamotoi*, видов рода *Compsolacon* и представителей трибы Conoderini.

Кроме того, для родов *Calais*, *Austrocalais* и *Paracalais* трибы *Hemirhipini* характерно довольно широкое срастание парамер в основании, подобное таковому у *Conoderini*. Эти факты могут являться дополнительными свидетельствами в пользу включения *Conoderini* в состав подсем. *Agrurpinae*.

Судя по всему, характерные для *Conoderini* разделенная в основании рама 9-го стернита, широкое срастание парамер в основании и наличие палочковидных шипиков в вершинной части парамер — апоморфные состояния признаков. Для большинства *Agrurpinae* характерны их плезиоморфные состояния: цельная рама 9-го стернита, свободные парамеры и отсутствие палочковидных шипиков. Эти же плезиоморфные состояния характерны и для большинства других *Elateridae*. При этом палочковидные шипики парамер обнаружены нами только у *Conoderini*. Таким образом, можно заключить, что триба *Conoderini* является наиболее специализированной в подсем. *Agrurpinae*. Этот вывод подтверждают и данные по экологии жуков-щелкунов. Так, в отличие от остальных *Agrurpinae* многие виды трибы *Conoderini* населяют пустыни, степи и другие типы открытых ландшафтов, что характерно для более продвинутых и специализированных таксонов *Elateridae*.

В целом можно заключить, что в строении полового аппарата у представителей подсем. *Agrurpinae* реализованы самые разные сочетания плезиоморфных и апоморфных признаков, а разнообразие вариантов его строения в этой группе выше, чем в других подсемействах жуков-щелкунов. Таким образом, как внешние морфологические признаки имаго и личинок (Долин, 1978а), так и строение полового аппарата демонстрируют характерное для подсем. *Agrurpinae* явление мозаичной эволюции.

В заключение обсудим некоторые методические проблемы, возникающие при изучении полового аппарата жуков-щелкунов. Мы уже отмечали, что в работах многих авторов (Binaghi, 1941b; Гурьева, 1995; Platia, Gudenzi, 1997, и др.) рисунки эдеагуса видов трибы *Conoderini* не отражают некоторые важные особенности его строения, например широкое срастание парамер в основании. Это может объясняться особенностями приготовления препаратов, с которых выполнены рисунки. Так, некоторые детали строения могут быть неразличимы или не вполне отчетливыми на сухих или постоянных препаратах, например в канадском бальзаме. В частности, срастание парамер можно не заметить, если эдеагус приклеен или помещен в препарат дорсальной стороной кверху. Избежать подобных ошибок можно при работе с препаратами в глицерине, позволяющими изучать объект с любой стороны. Отметим также, что для диагностических целей рисунок вентральной стороны эдеагуса *Elateridae* в целом более информативен, чем рисунок его дорсальной стороны.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаев Б. И. Жесткокрылые щелкуны в биоценозах Азербайджана. Баку: Азерб. гос. изд-во, 1988. 120 с.
- Горохов А. В. О морфологических критериях рода у сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. Л.: Наука, 1986. Т. 68. С. 17—19.
- Гурьева Е. Л. Некоторые направления эволюции семейства жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48, вып. 2. С. 263—272.
- Гурьева Е. Л. Личинка *Compsolacon turkestanicus* (Schw.) (Coleoptera, Elateridae) // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 5. С. 793—795.
- Гурьева Е. Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсем. Elaterinae. Трибы Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachiliini // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 12, вып. 4. Л.: Наука, 1979. 453 с.

- Гурьева Е. Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсем. Athoinae. Триба Stenicerini // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 12, вып. 3. Л.: Наука, 1989а. 295 с.
- Гурьева Е. Л. Сем. Elateridae — Щелкуны // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука, 1989б. С. 489—534.
- Гурьева Е. Л. Роды *Aeoloides* Schw. и *Drasterius* Esch. (Coleoptera, Elateridae) фауны России и сопредельных стран // Энтомол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 3. С. 611—618.
- Давидьян Г. Э., Савицкий В. Ю. К познанию долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа и сопредельных регионов // Russ. Ent. J. 2006. Vol. 14 (2005), N 4. P. 283—328.
- Долин В. Г. Филогения жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Вестн. зоологии. 1978а. № 3. С. 3—12.
- Долин В. Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978б. 124 с.
- Долин В. Г. Жуки-ковалики. Агрипнины, негастриины, димини, атоини, естодини // Фауна Украины. Т. 19. Жуки. Вып. 3. Киев: Наукова думка, 1982. 288 с.
- Долин В. Г., Атамуратов Х. И. Жуки-щелкуны (Elateridae) Туркменистана. Киев: Изд-во ин-та зоологии НАН Украины, 1994. 177 с.
- Долин В. Г., Гусакова Т. В. Новые ксилофильные личинки жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) с Дальнего Востока // Насекомые — разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979. С. 236—238.
- Марджанян М. А. Обзор жуков-щелкунов рода *Melanotus* Esch. (Coleoptera, Elateridae) фауны Кавказа // Энтомол. обозр. 1976. Т. 55, вып. 3. С. 625—633.
- Марджанян М. А. Изменчивость хитинизированных структур гениталий щелкунов рода *Cardiophorus* (Coleoptera, Elateridae) // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 11. С. 1629—1636.
- Марджанян М. А. Обзор жуков-щелкунов подсемейства *Agrypninae* фауны Армянской ССР (Coleoptera, Elateridae) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 3. С. 257—264.
- Марджанян М. А. Щелкуны (Elateridae) // Фауна Армянской ССР. Насекомые жесткокрылые. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. 204 с.
- Просви́ров А. С. Использование признаков строения мужского полового аппарата в систематике жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Тр. Ставроп. отд. Рус. энтомот. общ-ва. Ставрополь: Агрус, 2009. Вып. 5. С. 30—33.
- Савицкий В. Ю., Давидьян Г. Э. Новые данные по таксономии, распространению и экологии жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа // Энтомол. обозр. 2007. Т. 86, вып. 1. С. 185—217.
- Arnett R. H. Jr. A review of the Nearctic Adelocerina (Coleoptera: Elateridae, Pyrophorinae, Pyrophorini) // Wasmann J. Biol. 1952. Vol. 10, N 1. P. 103—126.
- Becker E. C. The phyletic significance of the female internal organs of reproduction in the Elateridae // Proc. Tenth Internat. Congr. Entomology, Montreal, 1956. Vol. 1. Ottawa, 1958. P. 201—205.
- Binaghi G. Gli apparati genitali dell' *Agrypnus notodonta* Latr. e descrizione di una nuova specie di *Agrypnus* dell' Africa settentrionale // Boll. Soc. Entomol. Ital. 1941a. Vol. 73, N 4—5. P. 68—74.
- Binaghi G. Il *Drasterius bimaculatus* Rossi in Italia con note di sistematica sui *Drasterius* Palearctici. Variazioni, geonimia, apparati genitali, e loro pertinenza tra i Conoderini // Mem. Soc. Entomol. Ital. 1941b. Vol. 20, fasc. 2. P. 162—183.
- Calder A. Click beetles: genera of the Australian Elateridae // Monographs on Invertebrate Taxonomy. Vol. 2. Collingwood, Victoria: CSIRO Publishing, 1996. 401 p.
- Candèze E. Monographie des Élatérides. Tome second // Mém. Soc. Roy. Sci. Liège. 1859. T. 14. 543 p.
- Candèze E. Élatérides. Insectes, recueillis au Japon par M. G. Lewis pendant les années 1869—1871 // Mém. Soc. Roy. Sci. Liège. Sér. 2. 1873. T. 5, N 2. P. 1—32.
- Candèze E. Élatérides nouveaux, IV // Ann. Soc. Entomol. Belg. 1889. T. 33. P. 67—123.
- Casari S. A. Cladistic analysis of Hemirhipini with establishment of *Propalaus* gen. nov. (Coleoptera, Elateridae, Agrypninae) // Papéis Avulsos de Zoologia. 2008. Vol. 48, N 16. P. 139—180.

- Cate P. C., Platia G., Schimmel R. New species and records of click beetles (Coleoptera: Elateridae) from Iran, with a checklist of known species // *Folia Heyrovskiana*. 2002. Vol. 10, N 1. P. 25—68.
- Cate P. C., Sánchez-Ruiz A., Löbl I., Smetana A. Elateridae // Löbl I., Smetana A. (eds). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 2007. P. 89—209.
- Costa C. Systematics and evolution of the tribes Pyrophorini and Heligmini, with description of Campyloxeninae, new subfamily (Coleoptera, Elateridae) // *Arq. Zool.* 1975. Vol. 26, fasc. 2. P. 49—191.
- Dajoz R. Les espèces françaises du genre *Ampedus*, morphologie, biologie, systématique (Coleoptera, Elateridae) // *Rev. franç. Entomol.* 1962. T. 29, fasc. 1. P. 5—26.
- Dajoz R. Note préliminaire sur la classification des Cardiophorinae d'Europe et de la région Méditerranéenne // *Rev. franç. Entomol.* 1963. T. 30, fasc. 3. P. 164—173.
- Dirsh V. M. The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy // *Trans. R. entomol. Soc. London*. 1956. Vol. 108, N 7. P. 223—356.
- Dirsh V. M. A preliminary revision of the families and subfamilies of Acridoidea (Orthoptera, Insecta) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Ser. entomol.* 1961. Vol. 10, N 9. P. 351—419.
- Fleutiaux E. Nouvelles contributions à la faune de l'Indo-Chine Française // *Ann. Soc. Entomol. France*. 1918. Vol. 87. P. 175—278.
- Germar E. F. Bemerkungen über Elateriden // *Zeitschr. Entomol.* 1844. Bd 5, H. 1—2. S. 133—192.
- Hayek C. M. F. von. A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera: Elateridae) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Ser. entomol.* 1973. Suppl. 20. P. 1—309.
- Hayek C. M. F. von. Additions and corrections to «A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae)» // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Ser. entomol.* 1979. Vol. 38, N 5. P. 183—261.
- Johnson P. J. A new genus of Conoderini, with new generic classification for *Ctenicera sleepei* Becker and *Ctenicera pilatei* (Champion), and a new species from Jamaica (Coleoptera: Elateridae) // *Coleopt. Bull.* 1995. Vol. 49, N 1. P. 59—71.
- Kishii T. Elateridae of Islands Awa-shima, Hegura-jima and Nanatsu-jima. The Snap-pers of Islands (IV) // *Bull. Heian High School, Kyôto*. 1964. N 8. P. 1—38.
- Kishii T. A taxonomic study of the Japanese Elateridae (Coleoptera), with the keys to the subfamilies, tribes and genera. Kyoto: T. Kishii private publishing, 1987. 262 p.
- Kishii T. A study on the Elaterid-beetles of Shibata Collection from Taiwan, III. (Coleoptera: Elateridae). On the subfamily Conoderinae // *Entomol. Rev. Japan*. 1996. Vol. 51, N 2. P. 89—96.
- Ôhira H. Morphological and taxonomic study on the larvae of Elateridae in Japan (Coleoptera). Okazaki, 1962. 179 p.
- Ôhira H. Notes on the genera and species of Conoderinae (Coleoptera: Elateridae) from Japan // *Spec. Bull. Essa Entomol. Society*. 1994. N 2. P. 217—234.
- Ôhira H. Notes on morphological structures of *Agrypnus* species from Japan (III) (Coleoptera: Elateridae, Agrypninae, *Agrypnus*, *Colaulon* group) // *Misc. Rep. Hiwa Mus. Nat. Hist.* 2004. N 43. P. 67—89.
- Platia G., Gudenzi I. Revisione delle specie del genere *Drasterius* Eschscholtz della regione orientale (Coleoptera Elateridae, Conoderini) // *Lambillionea*. 1997. Ann. 97, N 3. P. 402—416.
- Reitter E. Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten // *Deutsche Entomol. Zeitschr.* 1887. Bd 31, H. 2. S. 497—528.
- Reitter E. Uebersicht der Arten des Coleopteren-Gattung *Aeolus* Esch. aus Europa und Russisch-Asien // *Wien. Entomol. Ztg.* 1891. Jg. 10, H. 4. S. 145—148.
- Reitter E. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. H. 56. Elateridae, Elaterini, Subtribus Athouina aus der palaearctischen Fauna // *Verh. Natur-hist. Ver. Brünn*. 1905. Bd 43. S. 3—122.
- Schwarz O. Coleoptera, Fam. Elateridae // *Genera Insectorum*. Bruxelles: P. Wytsman, 1906. Fasc. 46A. S. 1—112.
- Stibick J. N. L. The generic classification of the Negastrinae (Coleoptera: Elateridae) // *Pacific Insects*. 1971. Vol. 13, N 2. P. 371—390.

- Van Dyke E. C. Miscellaneous studies in the Elateridae and related families of Coleoptera // Proc. Calif. Acad. Sci. 1932. 4 Series. Vol. 20, N 9. P. 291—465.
- Van Zwaluwenburg R. H. *Adelocera nesiotis*, new name for *Adelocera cognata*, 1957, preocc. // Pacific Insects. 1966. Vol. 8, N 1. P. 289.
- Winkler A. Elateridae // Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Bd 1. Wien: Verlag von A. Winkler, 1925. S. 578—616.
- Zacharuk R. Y. Structures and functions of the reproductive systems of the prairie grain wireworm, *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown) (Coleoptera: Elateridae) // Can. J. Zool. 1958. Vol. 36. P. 725—751.

Биологический факультет  
Московского государственного  
университета.

Поступила 31 I 2011.

#### SUMMARY

The genital characters of certain click-beetles from the tribes Agrypnini and Conoderini of the subfamily Agrypninae are reviewed. It was shown that structural features of male 9th sternite, aedeagus and bursa copulatrix have great diagnostic value for supraspecific taxa. Based on these characters, the distinctness of the genus *Compsolacon* Rtt. was confirmed, and taxonomic position of a number of species from the tribe Conoderini was clarified. *Agrypnus cordicollis* (Cand.) is recorded for the Russian fauna for the first time.