

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Arid Zones SSC



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 10. Вып. 2

Vol. 10. No. 2



Ростов-на-Дону
2014

Обзор палеарктических видов рода *Ammocleonus* Bedel, 1907 (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) и место рода в системе долгоносиков трибы Cleonini

Review of Palaearctic species of the genus *Ammocleonus* Bedel, 1907 (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) and place of the genus in the system of weevils of the tribe Cleonini

Ю.Г. Арзанов
Yu.G. Arzanov

Институт аридных зон ЮНЦ РАН, пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону 344006 Россия
Institute of Arid Zones of SSC RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don 344006 Russia. E-mail: arz99@mail.ru

Ключевые слова: Coleoptera, Curculionidae, Lixinae, Cleonini, *Ammocleonus*.
Key words: Coleoptera, Curculionidae, Lixinae, Cleonini, *Ammocleonus*.

Резюме. В работе приводится морфологическое описание рода *Ammocleonus* Bedel, 1907, обсуждается его положение среди представителей псаммофильного комплекса Cleonini Палеарктики и предложен возможный сценарий ранней филогении трибы Cleonini.

Abstract. In the paper morphological description of the genus *Ammocleonus* Bedel, 1907 is given, its position among representatives of psammophilous complex of Cleonini of Palaearctic is discussed, and a possible scenario of the early phylogeny of the tribe Cleonini is proposed.

Введение

Долгоносики подсемейства Lixinae являются украшением аридных зон мира. Широко распространенные на всех континентах, кроме Антарктиды и Австралии, эти крупные жуки являются неотъемлемым компонентом степей и пустынь и часто выступают, наравне с жуками-чернотелками, эдификаторами и доминантами в аридных ландшафтах. Особенно показательны в этом отношении представители трибы Cleonini, ареал которых ограничен степями и пустынями Старого и Нового Света и Африки.

Особый интерес к этим долгоносикам возникает при решении вопросов формирования аридных фаун, освоения этими жуками новых зональных и аazonальных элементов ландшафта, широкого меридионального распространения и в то же время жесткого биотопического предпочтения конкретных местообитаний. В связи с этим особого внимания заслуживают представители рода *Ammocleonus* Bedel, 1907, распространение которых является показательным примером широкого сахаро-гобийского типа ареала.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили богатейшие сборы из коллекционных фондов

Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), Зоологического музея МГУ (Москва, Россия), Московского государственного педагогического института (Москва, Россия) и коллекция автора.

Род *Ammocleonus* включает 5 видов: *Ammocleonus aschabadensis* (Faust, 1884), *A. quadrimaculatus* (Motschulsky, 1860), *A. hieroglyphicus* (Olivier, 1807), *A. ganglbaueri* (Faust, 1904) и *A. ramakrishnai* Marshall, 1943. Последний вид в настоящей работе не обсуждается.

Для определения места рода *Ammocleonus* в системе трибы Cleonini проведен сравнительный анализ морфологических признаков среди таксонов, обитателей пустынных биотопов. Для анализа выбраны следующие виды: *Asproparthenis punctiventris* (Germar, 1824), *Atactogaster inducens* (Walker, 1859), *Cosmogaster dealbata* (Germar, 1834), *Cyphocleonus testatus* (Gyllenhal, 1834), *Epexochus lehmanni* (Ménétriés, 1849), *Gonocleonus insignatus* (Desbrochers des Loges, 1875), *Isomerops fausti* (Petri, 1908), *Koenigius palaestinus* Heyden, 1900, *Leucochromus imperialis* (Zoubkoff, 1837), *Leucomigus candidatus* (Pallas, 1771), *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761), *Liocleonus clathratus* (Olivier, 1807), *Neocleonus sannio* (Herbst, 1795), *Plagiographus cicatricosus* (Hoppe, 1795), *Porocleonus candidus* (Olivier, 1807), *Pycnodactylopsis tomentosa* (Fähræus, 1842), *Rhabdorrhynchus echii* (Brahm, 1790), *Temnorhinus mendicus* (Gyllenhal, 1834), *Trachydemus inquinatus* (Olivier, 1807) и *Trichocleonus leucophylus* (Fischer von Waldheim, 1821).

Построение исходной матрицы проводилось с использованием редактора WinClada (версия 09.99m24) с последующим экспортом в требуемый формат. Для генерации и анализа дендрограмм использована программа Henning86 (версия 1.5) в оболочке TreeGardener (версия 2.2). При использовании WinClada применялся эвристический анализ по методу деления-восстановления при замене ветвей (tree bisection-reconnection method of branch-swapping). Полученные дендрограммы подвергались процедуре консенсуса правила большинства (majority rule consensus). Кладограммы, полученные разными способами, сопоставлялись для получения наиболее объективного результата.

История описания видов рода *Ammocleonus* Bedel, 1907

Виды рода *Ammocleonus* первоначально описывались в разных родах. В первой системе трибы Cleonini, предложенной Мочульским [Motschulsky, 1860], виды, относимые в настоящее время к роду *Ammocleonus*, были распределены в нескольких родах: *A. hieroglyphicus* (= *Curculio hieroglyphicus* Olivier, 1807) был перемещен в род *Leucophyes* Marshall, 1946 (= *Leucosotus* Motschulsky, 1860), а *A. quadrimaculatus* в род *Terminasiana* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999 (= *Isomerus* Motschulsky, 1860). У Шевроля [Chevrolat, 1873] сохранено распределение видов *Ammocleonus* в разных родах, но оба рода помещены в разные группы (= трибы), род *Terminasiana* – в группу *Cossonoderides*, а род *Leucophyes* – в группу *Cleonides vrais*. Фауст [Faust, 1884], следуя системе Мочульского, описал *A. aschabadensis* в роде *Isomerus*. Позже он [Faust, 1904] пересмотрел свои взгляды на систему трибы Cleonini и провел упорядочивание видов, объединив их в самостоятельный род *Dicranotropis* Faust, 1904 (nom. praecursor.). Установленная Фаустом система и объем рода *Ammocleonus* получили поддержку Райттера [Reitter, 1913]. У Чики [Csiki, 1934] род *Ammocleonus* понижен в статусе до подрода в сборном роде *Cleonus* Schoenherr, 1826. В дальнейшем многие исследователи поддержали и восстановили прежнюю систему Фауста, которая признана и в настоящее время [Тер-Минасян, 1988; Meregalli, 2013].

Род *Ammocleonus* Bedel, 1907

(Color plate 9–10: рис. 1–16; Рис. 19, 24, 34, 46, 55, 63)

= *Dicranotropis* Faust, 1904: 186, описан в определительной таблице.

Ammocleonus Bedel, 1907: 42; Bedel, 1909: 95; Reitter, 1913: 40; Aslam, 1963: 56; Тер-Минасян, 1988: 179.

Типовой вид *Lixus hieroglyphicus* Olivier, 1807.

Описание. Крупные жуки 1.8–2.4 мм, с характерной ксероморфной окраской. Головотрубка длинная, равна длине переднеспинки, прямая или слабо изогнута у вершины. Дорсальная сторона с широким, расширенным у вершины плоским медиальным килем, ограниченным по сторонам более или менее глубокими широкими вдавлениями. Эпистом явственный, удлинённый, продолжен до места прикрепления усиков, обособлен по сторонам глубокими бороздками, часто по центру с удлинённым вдавлением, продолженным до медиального киля. Латеральные кили отчетливые по всей длине от переднего края головотрубки до середины глаз. Лоб вдавлен, с боков ограничен от глаз выступающими латеральными киями. Боковые стороны головотрубки отвесные, ограниченные от дорсальной стороны медиальными киями и от вентральной стороны – выступающими валиками наружных сторон усиковых бороздок; ровные или с крупными удлинёнными, часто сливающимися точками. Вентральная сторона ровная, с двумя явственными по всей длине утолщенными швами субментума с широкой бороздкой между ними и глубокими короткими бороздками по наружному краю швов.

Усики длинные с узкой и длинной рукоятью, жгутик с удлинёнными первыми двумя члениками, причем 2-й всегда больше 1-го, 3–5-й членики поперечные, булава удлинённо-

веретеновидная, немного меньше длины жгута.

Прементум удлинённый, его передний край с дуговидным выступом; боковые стороны с широкой выемчатой лопастью, расширенной к дуговидно выступающему основанию, боковой край у середины с 1 хетой. Постментум широкий, удлинённый, зауженный к основанию, слабовыемчатый по переднему краю, длиннее, чем прементум. Ламелла максиллы широкая, ее 6 лацинальных зубцов крупные, крючковидные, галеальный ряд из 4 коротких шиповидных зубцов. Пальпигер широкий и удлинённый, с широким выступом у вершины внешнего края и в длинных щетинках. 1-й и 2-й членики щупика квадратные, 1-й немного шире 2-го, 3-й удлинённый, в 2 раза уже 2-го и немного короче его. Глаза овальные, слабо зауженные книзу.

Переднеспинка поперечная, выпуклая сверху и по бокам, ее диск в точках и грубых морщинках. Заглазничные лопасти слабые. Межкоксовая полоска заднегрудки и нотостернальный шов явственные. Щиток треугольный.

Надкрылья у основания не шире переднеспинки, параллельносторонние, с явственными точечными бороздками. Передние голени прямые, их внутренний край без шипов. Лапки широкие, без губчатых подошв, 1-й членик задних лапок удлинён, 2-й не длиннее или слегка длиннее 3-го. Коготки сросшиеся от основания до середины, далее к вершине расходящиеся.

Вентриты с крупными темными пятнами.

Эндофаллус. Базальная область сильно увеличена за счет базо-дорсальных бугров, которые сильно клиновидно оттянуты в стороны и вместе с основанием базальной области и базо-вентральными буграми формируют сильно раздутую подушковидную поверхность. Базо-дорсальный выступ не развит, хотя и слабо намечен (*A. aschabadensis* и *A. hieroglyphicus*) или более или менее выступающий (*A. ganglbaueri*). Медиальная область крупная, выпуклая, в ней развиты медио-дорсальные проксимальные бугры и мощные медио-латеральные бугры, но слабо выступающие. Медио-вентральный выступ крупный, подушковидный, с далеко выдающимися в стороны латеральными буграми, у *A. hieroglyphicus* также и с крупным медиальным выступом на подушковидной поверхности. Апикальная область хорошо дифференцирована, по размерам значительно уступает медиальной области, с хорошо развитыми апикально-латеральными буграми, направленными вперед, охватывающими область агнопория, и периагнопорийными буграми. Агнопорий удлинённый, хорошо склеротизирован.

Ламелла вентральной спикеры у *A. aschabadensis* широко обратнотравцевидная, ее длина в 1.5 раза больше ширины, ветви ровные, от середины расширены в ланцетовидные сильно сближенные дистальные лопасти. Примерно такое же строение имеет ламелла и у *A. ganglbaueri*. У *A. hieroglyphicus* и *A. quadrimaculatus* ламелла треугольная, ветви ее резко угловидно расходятся от узла, а дистальные лопасти расположены под прямым углом к ветвям. Узел расхождения ветвей немного оттянут в короткий неясственный манубриум.

Для всех изученных видов характерна сперматека с коротким, слабо выступающим nodulus (лишь у *A. hieroglyphicus* он довольно явственно выступающий), крупным gamus и более или менее слабо дифференцированным collum, cornu широкий и короткий, сильно заострен к вершине; степень его изогнутости, а также диаметр и степень выдвинутости collum могут рассматриваться как более или менее надежные признаки, отличающие виды.

Гонোকситы более или менее однообразные, треугольные, сильно удлинённые, широкие в основании и сильно суженные к вершине, стилус узкий, удлинённый, длина в 3–4 раза больше ширины, с пучком хет (у *A. hieroglyphicus* удлинённый коксит, в дистальной части зауженный в более

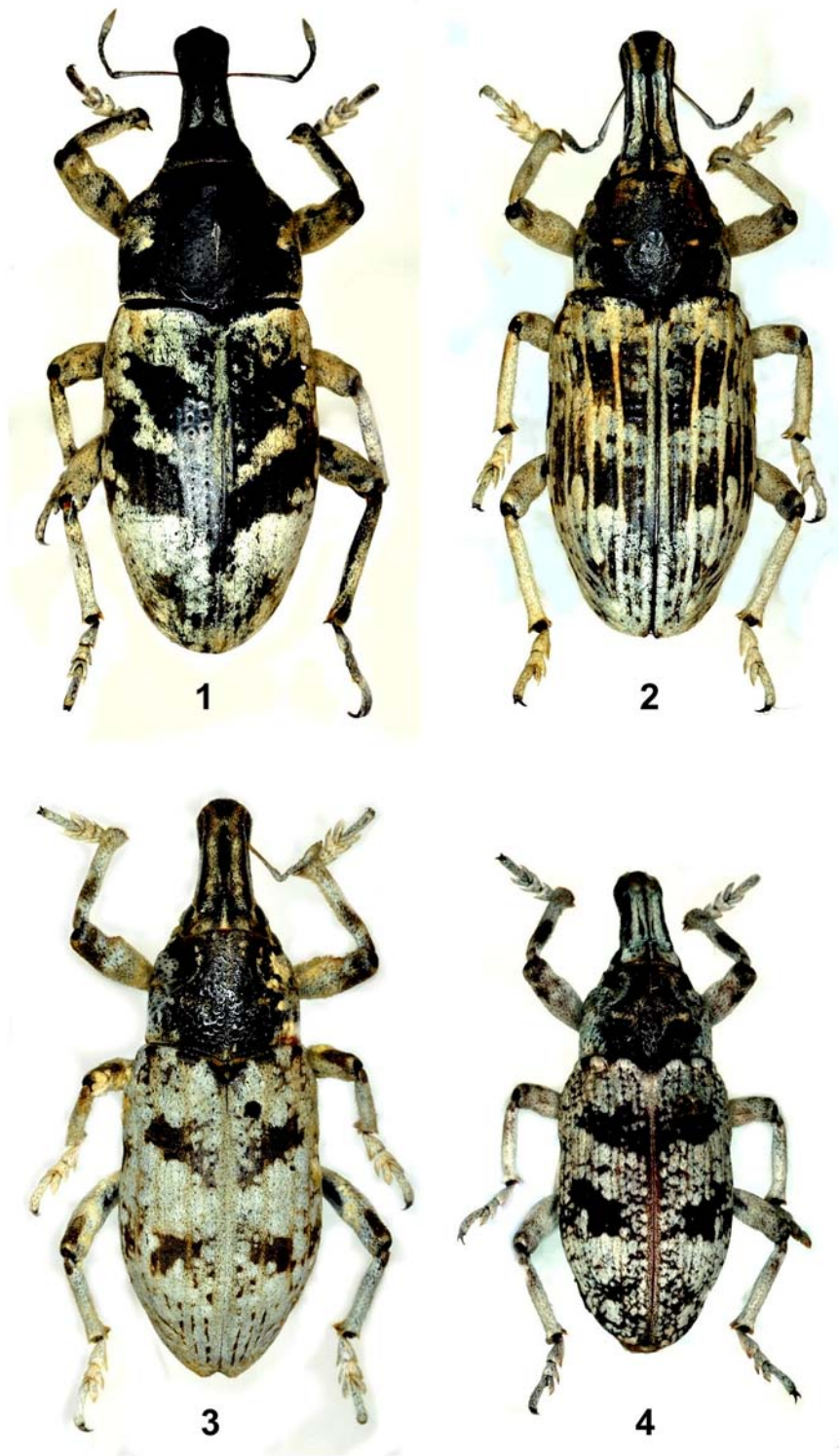


Рис. 1–4. *Ammocleonus* Bedel, внешний вид.

1 – *A. ganglbaueri*; 2 – *A. aschabadensis*; 3 – *A. hieroglyphicus*; 4 – *A. quadrimaculatus*

Figs. 1–4. *Ammocleonus* Bedel, appearance.

1 – *A. ganglbaueri*; 2 – *A. aschabadensis*; 3 – *A. hieroglyphicus*; 4 – *A. quadrimaculatus*

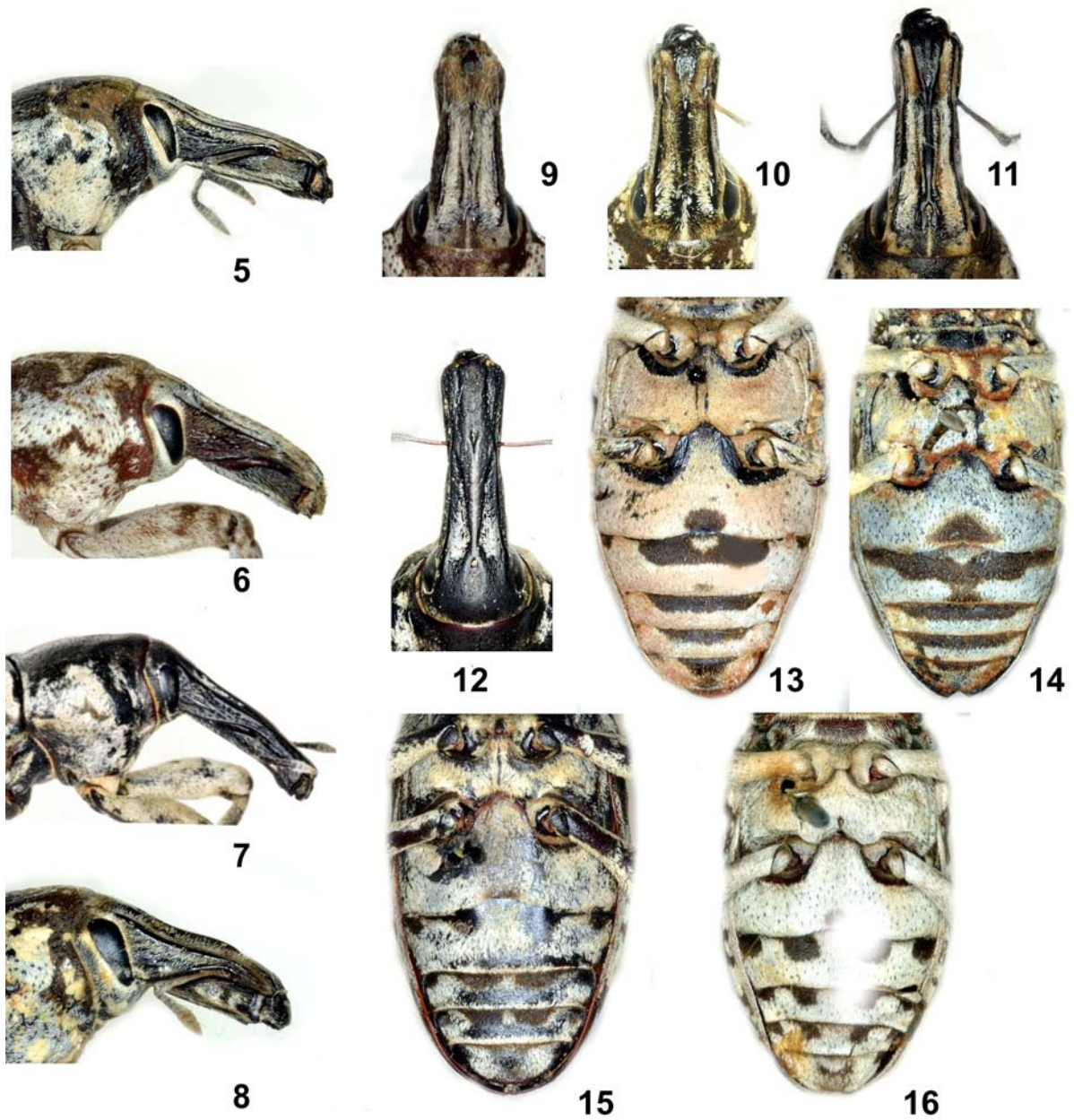


Рис. 5–16. *Ammocleonus* Bedel, голова, вентриты.
 5–8 – голова, вид сбоку; 9–12 – голова, вид сверху; 13–16 – вентриты. 5, 11, 13 – *A. aschabadensis*; 8, 10, 14 – *A. hieroglyphicus*; 7, 12, 15 – *A. ganglbaueri*; 6, 9, 16 – *A. quadrimaculatus*.
 Figs. 5–16. *Ammocleonus* Bedel, head, and ventrits.
 5–8 – head, side view; 9–12 – head, dorsal view; 13–16 – ventrits. 5, 11, 13 – *A. aschabadensis*; 8, 10, 14 – *A. hieroglyphicus*; 7, 12, 15 – *A. ganglbaueri*; 6, 9, 16 – *A. quadrimaculatus*.

узкую лопасть, на вершине с рядом хет и коротким и широким стилусом с пучком хет на вершине).

Распространение. Казахстан, Средняя Азия, Афганистан, Иран, Ближний Восток, Северная Африка, Индия, Пакистан.

Биология. Представители рода развиваются на маревых и бобовых. Отмечено питание побегами черного саксаула, древесной солянки и верблюжьей колючки [Токгаев, Непесова, 1964]. *Ammocleonus aschabadensis* и *A. quadrimaculatus* указаны как второстепенные вредители сахарной свеклы [Арнольд и др., 1974]. *Ammocleonus hieroglyphicus* питается на *Alhagi manniferum* [Bedel, 1909] и *Cornulaca monacantha* [Magnano et al., 2009].

Определительная таблица видов рода *Ammocleonus* Bedel, 1907

- 1(2). Головотрубка узкая и длинная, равна длине переднеспинки. Переднеспинка поперечная, сильно выпуклая на боках, ее основание равно или немного больше ширины надкрылий, дорсальная сторона в двойной слабо углубленной пунктировке, в мелкой густой и более крупной редкой. Прекоксальная часть переднегруди плоская и широкая. 2–4-й вентриты брюшка с 4 крупными пятнами на задней стороне *A. ganglbaueri*
- 2(1). Головотрубка короче. Переднеспинка не выпуклая на боках, в основании всегда уже надкрылий.
- 3(5). Переднеспинка на диске и по сторонам с крупными плоскими блестящими мозолями. Задние тазики окружены по заднему краю широкой голой блестящей черной полосой.
- 4(5). Средние и задние тазики окружены по заднему краю широкой голой блестящей черной полосой. 1-й вентрит в центре у заднего края с овальным темным пятном, 2-й вентрит по переднему краю с поперечной широкой темной полосой, иногда прерванной в центре, и с коротким

- пятном по бокам с каждой стороны, 3-й и 4-й вентриты с поперечной полосой *A. aschabadensis*
- 5(4). Только задние тазики окружены по заднему краю широкой голой блестящей черной полосой. Медиальный киль переднеспинки сильно выступает в передней половине, далее к основанию более или менее сглаженный. 2-й вентрит у переднего края с двумя поперечными темными полосами, расположенными немного проксимальнее середины, или они сливаются в Y-образное пятно, 3–4-й – с поперечной темной полосой в середине у переднего края. Диск переднеспинки по заднему краю и в середине с менее крупными точками, бока со сглаженными мозолями и в многочисленных мелких зернах. Надкрылья с мелкими рядами точек, обычно скрытыми чешуйками *A. hieroglyphicus*
- 5(3). Переднеспинка без блестящих плоских мозолей. 1-й вентрит брюшка без голой черной полосы за задними тазиками, по заднему краю в середине с темным треугольным пятном. Опушение брюшка иное. Медиальный киль головотрубки слабо выпуклый по всей длине. 2–4-й вентриты с 2 крупными квадратными пятнами по переднему краю вблизи середины и по 1 крупному пятну у боковой стороны. Диск переднеспинки в задней половине в крупных точках, боковые стороны в мелких точках. Надкрылья с отчетливыми точечными рядами, явственными по всей длине *A. quadrimaculatus*

Морфологические особенности пустынных родов трибы Cleonini и положение рода *Ammocleonus* в трибе

Для филогенетического анализа пустынных родов трибы Cleonini нами выбраны 37 признаков, составлена матрица с учетом полярности и построена дендрограмма филогенетической близости (рис. 17). Ниже проанализированы наиболее значимые

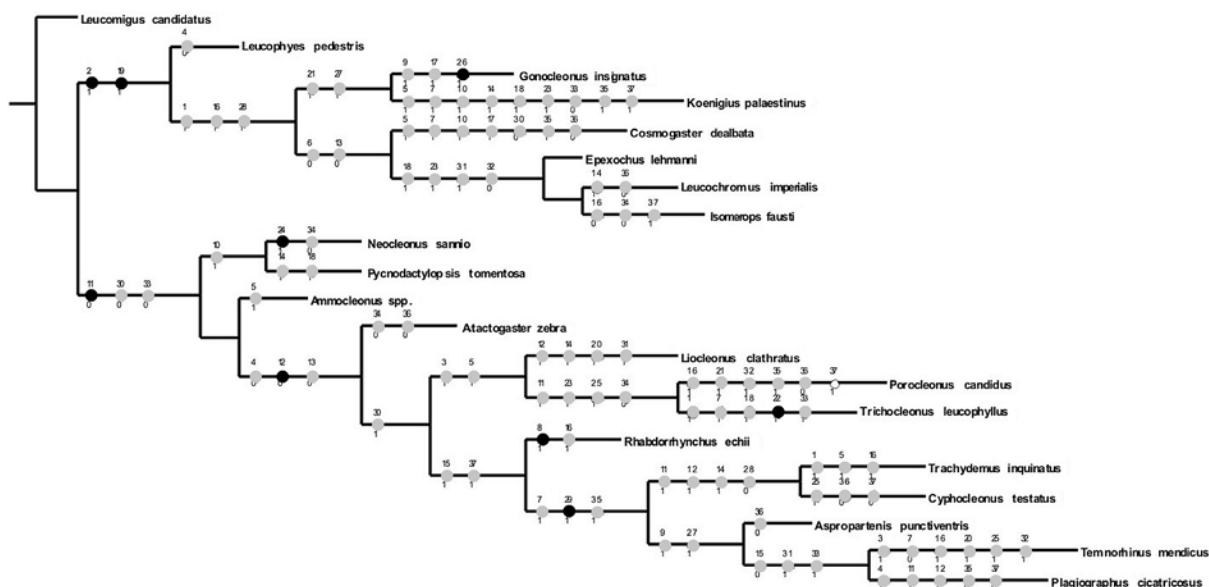


Рис. 17. Дендрограмма родственных отношений в трибе Cleonini.
Figs 17. Denrogramma of phylogenetic relationships in the tribe Cleonini.

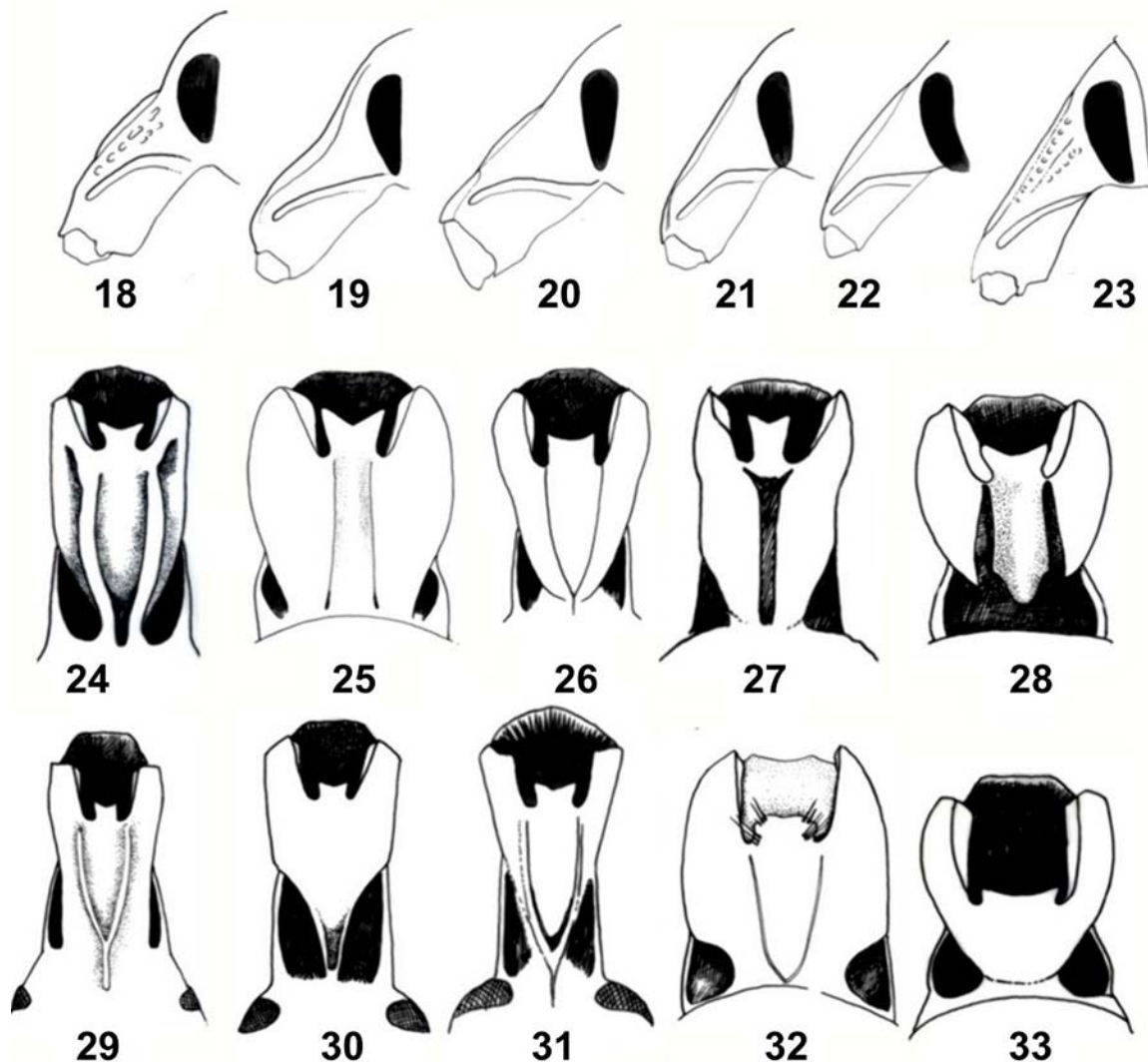


Рис. 18–33. Cleonini, голова.

18–23 – вид сбоку; 24–33 – вид с вентральной стороны.

Figs 18–33. Cleonini, head.

18–23 – lateral view; 24–33 – ventral view.

18, 27 – *Isomerops fausti*; 19, 24 – *Ammocleonus hieroglyphica*; 20, 26 – *Epexochus campsobrinus*; 21, 29 – *Atactogaster zebra*; 22, 30 – *Pycnodactylopsis mitis*; 23, 31 – *Neocleonus sannio*; 25 – *Leucochromus imperialis*; 28 – *Leucophyes pedestris*; 32 – *Liocleonus clathratus*; 33 – *Porocleonus candidus*.

признаки.

Форма тела. Для большинства Lixinae, обитающих на вертикальных поверхностях субстрата и развивающихся в стеблях, характерно удлиненное тело. Для таксонов, развитие которых проходит в замкнутом пространстве соцветия или корня и перемещающихся по поверхности почвы, чаще всего характерно широкое и массивное тело, иногда лишенное крыльев. Большинство из исследованных родов имеет вытянутое и массивное тело, лишь у представителей сахарских родов *Gonocleonus* Marseul, 1866 и *Koenigius* Heyden, 1900 тело короткое и широкое. Для таксонов, лишенных крыльев, характерно выпуклое тело и отсутствие плеч (явление аптерии). Такие роды Арнольди [1960] относил к представителям псаммофильного комплекса фауны пустынь, в нашем материале это роды *Epexochus* Reitter,

1913, *Isomerops* Reitter, 1913 и *Leucochromus* Motschulsky, 1860. В отличие от них таксоны с широким телом и развитыми плечами, встречающиеся на тяжелых почвах или на каменистых поверхностях, часто имеют грубую скульптуру с продольными киями и бороздками (роды *Gonocleonus* и *Koenigius*).

Строение передних голеней. Развитие на внутренней стороне передних голеней ряда более или менее крупных зубцов является надежным признаком для отнесения таксона к группе организмов, перемещающихся по вертикальной поверхности субстрата (*Porocleonus* Motschulsky, 1860, *Trichocleonus* Motschulsky, 1860 и некоторые другие). В ряде случаев этот признак коррелирует с короткими и широкими лапками, а также иногда и с войлочными подошвами на вентральной стороне (*Cyphocleonus* Motschulsky,

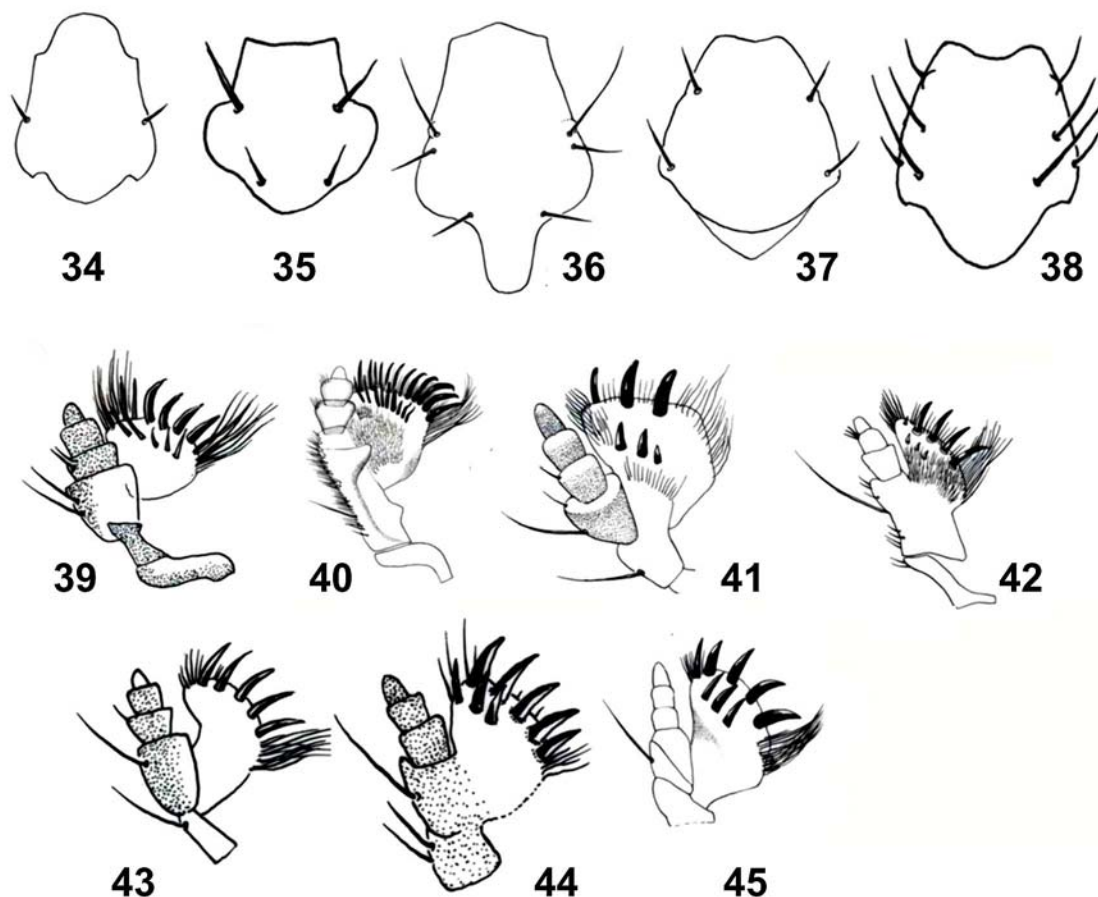


Рис. 34–45. Cleonini, ротовые органы.
34–38 – прементум, 39–45 – максилла.
Figs 34–45. Cleonini, mouthparts.

34–38 – prementum, 39–45 – maxilla. 34 – *Ammocleonus aschabadensis*; 35, 39 – *Isomerops fausti*; 36, 40 – *Leucochromus imperialis*; 37, 41 – *Leucophyes pedestris*; 38, 43 – *Porocleonus candidus*; 42 – *Neocleonus sannio*; 44 – *Trichocleonus leucophyllum*; 45 – *Liocleonus clathratus*.

1860, *Rhabdorrhynchus* Motschulsky, 1860, *Trachydemus* Chevrolat, 1873). Крупные туранские виды *Epexochus*, *Isomerops* и *Leucochromus*, развивающиеся на пустынных кустарниках, и все остальные таксоны, связанные с почвой, не имеют зубцов.

Строение задних лапок. Большинство изученных родов обладает широкими и короткими лапками. Лишь два из них – *Asproparthenis* Gozis, 1886 и *Plagiographus* Chevrolat, 1873 – имеют лапки с удлиненными 1 и 2 члениками. Из таксонов с широкими лапками выделяется довольно большая группа видов с лапками, членики которых с вентральной стороны имеют хорошо развитые войлочные подошвы. Это *Atactogaster* Faust, 1904, *Cyphocleonus*, *Leucomigus* Motschulsky, 1860, *Leucophyes* Marshall, 1949 и *Neocleonus* Chevrolat, 1872, *Pycnodactylopsis* Voss, 1963, *Rhabdorrhynchus* и *Trachydemus*. Ряд видов имеет на вентральной стороне члеников модифицированные пучки щетинок, необходимых для перемещения по сыпучему песчаному грунту. Это *Cosmogaster* Faust, 1904, *Epexochus*, *Isomerops*, *Leucochromus* и *Trichocleonus*. Особой модификации подверглись лапки у *Porocleonus*, *Koenigiuss* и *Gonocleonus*, имеющих на вентральной стороне сильно

утолщенные короткие щетинки. Следует отметить, что короткие лапки с войлочными подошвами характерны для большинства родов трибы Lixini, и в связи с этим их у таксонов Cleonini следует считать плезиоморфным признаком [Арзанов, 2006].

Строение головотрубки является очень важным признаком в таксономических исследованиях (Б.А. Коротяев, личное сообщение). Мной проведено специальное исследование строения головотрубки большинства известных родов трибы Cleonini [Арзанов, 2007]. У большинства родов, выбранных для анализа, имеется крупная массивная головотрубка (рис. 18–23) с хорошо развитыми боковыми кантами, и на дорсальной стороне развит более или менее выступающий киль, лишь у *Liocleonus* Motschulsky, 1860, *Porocleonus* и *Trichocleonus* на его месте имеется продольная бороздка. По форме кия рода делятся на две неравные группы, большинство изученных родов имеет киль, расширенный в апикальной части, у остальных – *Asproparthenis*, *Atactogaster*, *Cyphocleonus* и *Trachydemus* – прямой киль. С вентральной стороны головотрубка большинства родов имеет более или менее развитые кили или бороздки (рис. 24, 28, 30), которые

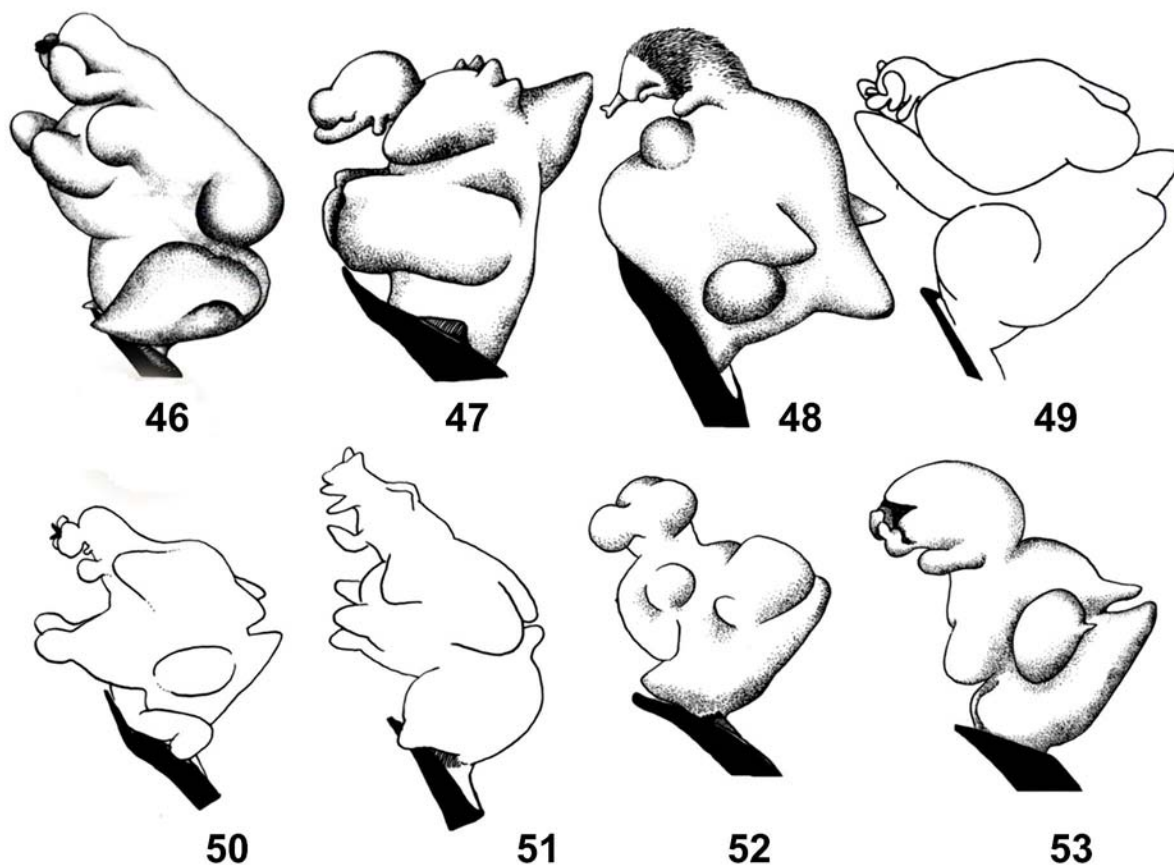


Рис. 46–53. Cleonini, эндофаллус, вид сбоку.
Figs 46–53. Cleonini, endophallus, lateral view.

46 – *Ammocleonus aschabadensis*; 47 – *Epexochus lehmanni*; 48 – *Leucochromus imperialis*; 49 – *Leucophyes pedestris*; 50 – *Pycnodactylopsis mitis*; 51 – *Neocleonus sannio*; 52 – *Porocleonus candidus*; 53 – *Liocleonus clathratus*.

создают дополнительную жесткость головотрубки при выходе имаго из куколочной колыбельки. Лишь у некоторых родов головотрубка с вентральной стороны гладкая – *Leucochromus* (рис. 25), *Epexochus* (рис. 26), *Isomerops* (рис. 27), *Atactogaster* (рис. 29), *Liocleonus* (рис. 32) и *Porocleonus* (рис. 33).

Ротовые органы. Форма прементума является довольно стабильным признаком для большинства родов, размеры – сильно варьируют и, судя по всему, связаны с условиями внешней среды. Для обитателей аридных зон в большинстве случаев характерны широкие и сильно поперечные прементумы, прикрывающие с вентральной стороны ротовое отверстие [Тер-Минасян, 1988]. Число хет по боковому краю прементума (рис. 34–38) также является устойчивым таксономическим признаком. Следует отметить, что число хет по боковому краю прементума не коррелирует с условиями обитания вида и может быть одинаковым как у видов аридных (*Isomerops* (рис. 35), *Leucochromus* (рис. 36), *Porocleonus* (рис. 38)), так и гумидных местообитаний (*Asproparthenis*, *Rhabdorrhynchus*, *Leucophyes* (рис. 37)) или насчитывать лишь одну пару (*Ammocleonus* (рис. 34)). Строение и вооружение максиллы – конвергентный признак, который определен степенью доступности кормовой ткани. Соотношение длин зубцов галеального и

лациального рядов также достаточно ненадежный признак (рис. 38–44). Относительная стабильность у родов наблюдается с числом хет по боковому краю пальпигера. Большинство родов имеет пальпигер с 1 хетой, лишь у *Isomerops* (рис. 39), *Leucochromus* (рис. 40), *Neocleonus* (рис. 42) и *Liocleonus* (рис. 45) на пальпигере находится несколько крупных хет или одна крупная с множеством небольших.

Скульптура дорсальной поверхности тела. Поверхность надкрылий и переднеспинки у большинства таксонов более или менее ровная, без каких-либо выступающих валиков и ребер, лишь у некоторых встречаются сильно выступающие ребра (*Gonocleonus* и *Koenigius*) или междурядья, обычно на темноокрашенных участках, несколько углублены по сравнению с соседними (*Porocleonus*, *Trichocleonus* и *Plagiographus*). У большинства таксонов скульптура дорсальной поверхности тела представлена крупными или мелкими точками или гладкая, лишь у некоторых Cleonini в структуре наблюдаются выступающие блестящие зерна или валики, окружающие точки, или плоские гладкие участки (мозоли). Интересно, что зерна на дорсальной поверхности характерны в большинстве случаев для средиземноморских видов (*Cyphocleonus*, *Rhabdorrhynchus*, *Leucomigus* и *Trachydemus*), мозоли часто развиты у туранских и африканских видов

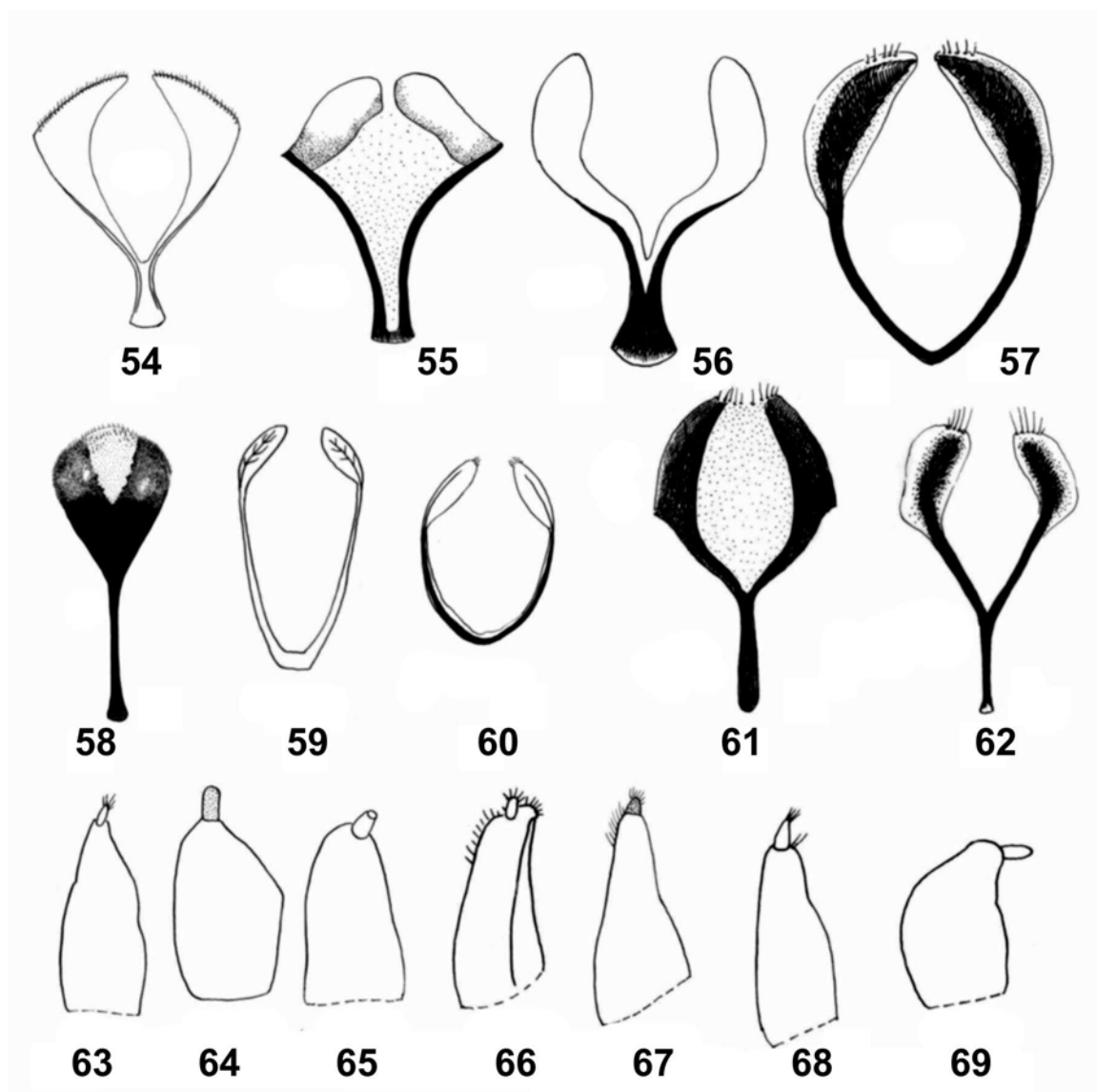


Рис. 54–69. Cleonini, гениталии самки.

54–62 – вентральная спикула; 63–69 – гонококсит.

Figs 54–69. Cleonini, genitalia of female.

54–62 – ventral specula; 63–69 – gonocoxit. 54, 64 – *Isomerops fausti*; 55 – *Epexochus lehmanni*; 56, 65 – *Leucochromus imperialis*; 55, 63 – *Ammocleonus aschabadensis*; 58, 66 – *Leucophyes pedestris*; 59 – *Pycnodactylopsis tomentosum*; 60 – *Neocleonus sannio*; 61, 67 – *Porocleonus candidus*; 62, 68 – *Trichocleonus leucophyllum*; 69 – *Liocleonus clathratus*.

(*Asproparthenis*, *Epexochus*, *Leucochromus*, *Liocleonus*).

Опушение дорсальной части. Для большинства изученных таксонов опушение представлено цельными удлинненно-овальными или щетинковидными чешуйками. Лишь у некоторых туранских (*Epexochus*, *Isomerops*, *Leucochromus*, *Temnorhinus* Chevrolat, 1872 и *Trichocleonus*) и средиземноморских родов оно состоит из лопастных чешуек. Специально изучив ультратонкое строение чешуек долгоносиков трибы Cleonini [Арзанов, Валов, 2011], мы пришли к выводу, что форма чешуйки не является адаптивной особенностью, возникшей из-за обитания в тех или иных условиях биотопа [Карасев, 1991], и не может рассматриваться как модификация, сформировавшаяся в результате обитания в аридных условиях.

Эндофаллус. Форма выдутого внутреннего мешка (эндофаллуса) является, наравне с формой вентральной спикулы, надежным признаком для идентификации родов [Арзанов, 2003]. Очень информативными в эндофаллусе являются форма и размеры базодорсального выступа и размеры апикальной области. Базодорсальный выступ хорошо развит у большинства таксонов, причем у родов *Asproparthenis* и *Cyphocleonus* он раздвоен на вершине, и практически не выражен или слабо развит у *Leucophyes* (рис. 49), *Atactogaster*, *Trichocleonus*, *Koenigius*, *Neocleonus* (рис. 51), *Porocleonus* (рис. 52), *Liocleonus* (рис. 53), *Isomerops*, *Gonocleonus* и Крупные размеры апикальной области характерны для большинства изученных таксонов, она небольшая лишь у *Leucomigus*, *Isomerops*, *Koenigius*, *Trachydemus*,

Temnorhinus, *Rhabdorrhynchus* и *Porocleonus*.

Вентральная спикула. Этот признак достаточно надежный для идентификации таксонов родового и более высокого ранга. Как отмечено ранее [Арзанов, 2008б], вентральные спикулы у долгоносиков подсемейства Lixinae бывают двух типов – лировидные (рис. 57, 59–60) и рюмковидные (рис. 54–56, 58, 61–62). Среди изученных родов лировидная вентральная спикула рассматривается нами как плезиоморфная. Такой тип вентральной спикулы характерен для *Ammocleonus*, *Asproparthenis*, *Atactogaster*, *Cyphocleonus*, *Neocleonus* и *Pycnodactylopsis*, для остальных – она с более или менее развитым манубриумом.

Яйцеклад. Форма и размеры гонококсита и стилуса являются адаптивными, хорошо коррелирующими с субстратом (грунт или растительная ткань корня), в который самки откладывают яйца. Для большинства обитателей аридных областей характерны короткие гонококситы и более или менее длинный стилус (*Erexochus*, *Isomerops* (рис. 64), *Leucochromus* (рис. 65) для таксонов, обитающих на тяжелых или каменистых почвах (*Leucophyes* (рис. 66), *Gonocleonus*, *Neocleonus*, *Pycnodactylopsis*, *Temnorhinus*, *Porocleonus* (рис. 67), *Koenigiuss*, *Cosmogaster*).

Положение рода *Ammocleonus* вызывало споры как у классиков (Мочульского и Шевроля), так и у последующих исследователей. Значительно определенной указывает положение рода *Ammocleonus* И. Фауст, однако располагает его между *Tetragonothorax* Chevrolat, 1872, *Ephimeronotus* Chevrolat, 1872 и *Pachycerus* Schoenherr, 1823. У Райттера [Reitter, 1913] *Ammocleonus* стоит между *Eurycleonus* Bedel, 1907 (= *Epilectus* Faust, 1904) и *Leucomigus*. У Аслама [Aslam, 1963] этот род находится между *Lixocleonus* Marshall, 1923, *Mecaspis* Schoenherr, 1823 и *Neocleonus*. У Тер-Минасян [1988] между *Leucophyes* и *Leucomigus*. Такое неопределенное положение места рода *Ammocleonus* побудило нас изучить морфологию ряда палеарктических родов – обитателей аридных биотопов, определить место рода среди представителей палеарктической фауны и провести кладиственный анализ.

Дендрограмма (рис. 17), сгенерированная в ходе анализа, показывает разброс таксонов на два мощных кластера: первый включает ирано-туранские (*Erexochus*, *Leucochromus* и *Isomerops*) и сахаро-аравийские (*Cosmogaster*, *Koenigiuss* и *Gonocleonus*) таксоны и *Leucophyes* (несомненно, в прошлом имеющий южные корни, но в настоящее время распространенный в степях Европы), второй содержит довольно сложный набор таксонов от восточно-африканских (*Neocleonus* и *Pycnodactylopsis*), ориентальных (*Atactogaster* и *Rhabdorrhynchus*), ирано-туранских (*Ammocleonus*, *Liocleonus*, *Trichocleonus*) до средиземноморских (*Asproparthenis*, *Trachydemus*, *Plagiographus* и *Cyphocleonus*) и сахаро-аравийского (*Porocleonus*).

На дендрограмме положение рода *Ammocleonus* оказывается в центре, в окружении восточно-африканских *Neocleonus* и *Pycnodactylopsis* и ориентального *Atactogaster*. Род *Ammocleonus*, имея в

целом сахаро-иранский тип ареала, не характеризуется морфологической близостью ни к сахаро-аравийским, ни к ирано-туранским таксонам. В некотором смысле по полученному рисунку можно судить, хотя и достаточно осторожно, о более древнем происхождении рода, не подвергшегося глобальной специализации и сохранившего ряд архаических черт.

Ранняя филогения долгоносиков трибы Cleonini и распространение рода *Ammocleonus*

Ближайшей родственной группой к долгоносикам подсемейства Lixinae следует считать, по авторитетному мнению ряда исследователей [Тер-Минасян, 1963; Aslam, 1963; Жерихин, Егоров, 1990], представителей подсемейства Molytinae из ориентальной трибы Paipalesomini, ареал которой ограничен Юго-Восточной Азией. Современные природно-климатические условия Юго-Восточной Азии довольно близки к субтропическим условиям позднего олигоцена и в истории Земли представляли первые безлесные пространства, на которых могли развиваться долгоносики Lixinae. Прародителя современных долгоносиков трибы Cleonini, по всей видимости, также следует искать среди примитивных представителей ориентальной фауны. Одним из таких таксонов может считаться род *Atactogaster*, олигоценовых предков которого можно рассматривать как родоначальников всего родового разнообразия трибы. Для этого рода характерен ряд плезиоморфных структур – широкая, вытянутая форма тела, широкие лапки с хорошо развитыми войлочными подошвами, прямой киль головотрубки, отсутствие зерен и мозолей в структуре внешней поверхности и упрощенная форма эндофаллуса без крупного базо-дорсального выступа, но с мощной медиальной областью. По наблюдениям коллекторов (А.В. Наполов и И.В. Мельник), в Таиланде и во Вьетнаме жуки встречаются в тропическом лесу на поверхности почвы. Однако, судя по особенностям строения ног, жуки могут обитать на вертикальных поверхностях стволов или стеблей растений и совершают минимальные миграции по поверхности почвы.

Согласно гипотезе В.В. Жерихина и С.М. Разумовского (по Еськову [1984]), в позднем мезозое и раннем кайнозое климатическая зональность на Земле отсутствовала и климатический градиент не выходил за пределы современных субтропических и теплоумеренных зон. В связи с этим существование в течение раннего кайнозоя всего двух ландшафтных зон – теплоумеренной и субтропической – в каждом из полушарий Земли позволило большинству таксонов иметь практически панконтинентальные ареалы. Такие примеры есть и среди долгоносиков трибы Cleonini. Мерегалли и Сильвестро (Meregalli, Silvestro, 2008) указывают роды *Xanthochelus* Chevrolat, 1873 и *Pachycerus* Schoenherr, 1823, распространенные как в Ориентальной, так и в Афротропической области.

Появление с начала миоцена зональности с резко

контрастными климатическими зонами послужило для архаичных форм Cleonini позднего мезозоя и раннего кайнозоя сигналом к бурному формообразованию и перестройке биологического ритма в новых условиях. При этом освоение новых местообитаний шло в нескольких направлениях согласно сценарию формообразования аридной биоты [Арнольди, 1960; Емельянов, 1972]. По этому сценарию приспособления к меняющимся условиям происходили через освоение пространств, сохранивших сначала гумидный, а затем умеренно аридный тип растительности, свойственный песчаным надпойменным и пойменным отложениям с их биоценозами.

Таким образом, от первоначально неспециализированного, судя по всему, гумидного рода *Atactogaster* в ходе появления зональных ландшафтов с большим спектром разнообразных местообитаний появились специализированные роды, которые вне пределов своих местообитаний жить не могут. По обоим берегам пересыхающего Паратетиса в результате ранних фаз альпийского орогенеза произошло заметное изменение климатической обстановки в разных частях ранее не дифференцированной муссонной субтропической зоны. В этих условиях формировался большой спектр специфических местообитаний, в которых шел бурный идиоадаптивный процесс с формированием узких эндемиков определенных зоогеографических выделов. Неспециализированные таксоны, имеющие плезиоморфные черты, обладают большой экологической пластичностью и возможностью выживать в контрастных местообитаниях, при этом отдавая предпочтение некоторым из них. Обычно они широко распространены, часто проникают в климатические зоны, резко отличные от их первоначальных мест обитания.

К числу таких таксонов относятся и представители рода *Ammocleonus*. Сложно судить о степени специализации только по морфологическим признакам. Так, некоторые особенности строения конечностей, общий фон окраски и ряд других признаков подчеркивают его явно аридный псаммофильный облик (в понимании Л.В. Арнольди), однако форма тела и особенности строения головотрубки, а также строение гениталий самцов и самок сближают его с самыми примитивными таксонами трибы. Кроме того, широкая пищевая специализация и экология хорошо изученных видов (*A. aschabadensis* и *A. quadrimaculatus*) [Бруннер, 1954] позволяют рассматривать род как неспециализированный таксон.

Род *Ammocleonus* распространен как в африканской, так и в евразийской части Палеарктики, в связи с этим интересен вопрос о месте формирования рода – африканском или евразийском? Ряд исследователей жуков-чернотелок рода *Blaps* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae) [Богачев, 1968; Condamine et al., 2013], изучавших пустынную палеарктическую фауну, считают северо-африканскую часть Палеарктики вторичным, по сравнению с евразийским, центром формообразования. В то же время есть мнение [Meregalli, Silvestro, 2008], что ряд родов Cleonini мог возникнуть в Сахеле, на границе Палеарктики и Афротропической области,

за счет предков из Эфиопской подобласти и затем широко распространиться в Северной Африке и продвинуться на восток до Ирана. При этом считается, что афротропическая фауна явилась ядром формирования первых Cleonini. В дальнейшем через Сахель, где произошли морфологическая и экологическая перестройки таксонов, они проникли в Азию, приобрели облик степных и пустынных групп и широко распространились в восточном направлении, осваивая пустыни и степи до Центральной Азии. Это суждение в некоторой степени подтверждает и наша дендрограмма (рис. 17), в которой роды *Neocleonus* и *Pycnodactylopsis* стоят в непосредственной близости к *Ammocleonus*. В то же время это противоречит здравому смыслу.

Если принять сценарий, предложенный Мерегалли, то необходимо допустить, что все многообразие трибы Cleonini, включающей более 600 видов [Meregalli, 2013], возникло лишь в позднем миоцене и даже позже в силу того, что связь между Азией и Африкой стала возможна лишь после схода вод Западного Паратетиса и обнажения предгорий и равнин Аравии и Ближнего Востока. Логичней, на наш взгляд, обратный ход проникновения в Африку из Азии, где к началу миоцена уже более или менее сформировались специализированные формы представителей трибы Cleonini, а неспециализированные формы, типа рода *Ammocleonus*, из Ирана по узкому сухопутному аравийскому мосту проникли в Африку. Род *Ammocleonus* имеет достаточно широкий ареал, не выходящий за пределы Палеарктики, ограниченный пустынными и полупустынными местообитаниями субтропического пояса. Все виды рода встречаются в Иране, некоторые проникают на север в пустыни Средней Азии (*A. aschabadensis* и *A. quadrimaculatus*), и лишь один вид – *A. hieroglyphicus* – распространен в узкой полосе от пустынь севера Африки до Ирана. Несомненно, род сформировался в Иране, где насчитывается наибольшее число его представителей, и затем распространился на север к южным границам умеренного пояса (*A. quadrimaculatus*), а после исчезновения препятствия в виде Тургайского моря между Евразией и Африкой проник в Сахару (*A. hieroglyphicus*) и широко расселился по южному побережью Средиземного моря до Марокко.

Благодарности

Я очень признателен Б.А. Коротяеву, который предоставил в мое распоряжение богатейшие материалы коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия). Мне приятно отметить дружеское участие Л.А. Фридмана (Тель-Авив, Израиль), Г. Гахари (Тегеран, Иран), А.В. Наполова (Рига, Латвия), А.М. Шаповалова (Санкт-Петербург, Россия), М.Л. Данилевского, И.В. Мельника (Москва, Россия) и Я.Н. Коваленко (Белгород, Россия), предоставивших в мое распоряжение интересные материалы. Хочу выразить также благодарность М.В. Набоженко (Ростов-на-Дону, Россия), разыскавшему для меня интересные публикации по биogeографии жесткокрылых

Средиземноморья.

Я также очень обязан А.Ф. Емельянову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия) за внимательное обсуждение данной проблемы.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле РАН № 13 «Географические основы устойчивого развития РФ и ее регионов»: «Фауна антропогенных биотопов юга европейской части России: современное состояние и динамика».

Литература

- Арзанов Ю.Г. 2003. Использование признаков внутреннего мешка эдеагуса в систематике долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae). *Энтомологическое обозрение*. 82(3): 701–719.
- Арзанов Ю.Г. 2006. Адаптивные особенности строения конечностей у жуков долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato). В кн.: Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных): Тезисы докладов международной научной конференции (Азов, 5–8 сентября 2006 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН: 20–22.
- Арзанов Ю.Г. 2007. Особенности морфологического строения головотрубки и кормовые связи долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 3(1): 51–62.
- Арзанов Ю.Г. 2008. Некоторые закономерности в морфологии долгоносиков надсемейства Curculionoidea. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 4(3): 337–347.
- Арзанов Ю.Г., Валов Г.В. 2011. Чешуйки надкрылий долгоносиков трибы Cleonini sensu lato (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) – опыт типизации. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 7(2): 197–209.
- Арнольди Л.В. 1960. О долгоносиках трибы Mesostyliini в связи с вопросом о формировании фауны песчаных пустынь Средней Азии. В кн.: Труды Зоологического института АН СССР. Т. 27. Фауна и экология насекомых Туркменской ССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР: 276–292.
- Арнольди Л.В., Тер-Минасян М.Е., Солодовникова В.С. 1974. Сем. Curculionidae – Долгоносики. В кн.: Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 2. Жесткокрылые. Л.: Наука: 218–293.
- Богачев А.В. 1966. Среднеазиатские элементы в фауне жуков-чернотелок Северной Африки. В кн.: Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе: Дониш: 131–139.
- Бруннер Ю.Н. 1954. Видовой состав и формирование комплексов насекомых – вредителей сахарной свеклы. *Зоологический журнал*. 33(6): 1236–1244.
- Емельянов А.Ф. 1972. Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь. В кн.: Насекомые Монголии. Вып. 1. Л.: Наука: 11–49.
- Еськов К.Ю. 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии. В кн.: Фауногенез и филогенез. М.: Наука: 24–92.
- Жерихин В.В., Егоров А.Б. 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. 164 с.
- Карасев В.П. 1991. К типологии чешуйчатого покрова жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae). *Энтомологическое обозрение*. 70(2): 316–319.
- Тер-Минасян М.Е. 1963. О филогенетических связях жуков подсемейства Cleoninae в семействе Curculionidae (Coleoptera). *Энтомологическое обозрение*. 42(4): 782–792.
- Тер-Минасян М.Е. 1988. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Корневые долгоносики (триба Cleonini). Л.: Наука. 232 с.
- Токгаев Т., Непесова М. 1964. Материалы к фауне и экологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) юго-восточной Туркмении. *Известия АН Туркменской ССР. Серия биологических наук*. 1: 53–59.
- Aslam N.A. 1963. On the genera of Indo-Pakistan Cleoninae and Hylobiinae (Coleoptera: Curculionidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*. 13(3): 47–66.
- Bedel L. 1907. Liste des coléoptères du Sinai. *L'Abeille, Journal d'Entomologie*: 1–48.
- Bedel L. 1909. Catalogue des Cléoniens (Col. Curculionidae) de l'Égypte et du Haut-Nil. *Bulletin de la Société Entomologique d'Égypte*. 2: 89–107.
- Chevrolat L.A.A. 1873. Mémoire sur les Cléonides. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège*. 5: 1–118.
- Condamine F.L., Soldati L., Clamens A.-L., Rasplus J.-Y., Kergoat G.J. 2013. Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Biogeography*. 40: 1899–1913.
- Csiki E. 1934. Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio. Pars 134. Curculionidae: Subfam. Cleoninae. Berlin: W. Junk. 152 p.
- Faust J. 1884. Russische Rüsselkäfer. *Entomologische Zeitung*. 45: 449–472.
- Faust J. 1904. Revision der Gruppe Cléonides vrais. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 1: 177–284.
- Magnano L., Colonnelli E., Caldara R. 2009. Order Coleoptera, superfamily Curculionoidea Families Anthribidae, Brentidae, Apionidae, Nanophyidae, Curculionidae and Dryophthoridae: 216–266. In: Arthropod fauna of the UAE 2. (Harten A. van, cd.) UAE Insect Project. Abu Dhabi: Dar Al Ummah. 786 p.
- Meregalli M. 2013. Tribe Cleonini Schoenherr, 1826. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 8. Curculionoidea II. (I. Löbl, A. Smetana eds.). Leiden – Boston: Brill: 437–456.
- Meregalli M., Silvestro D. 2008. Assessing relationships between Mediterranean and Afrotropical taxa of Cleonini (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae): survey based on Bayesian analysis and lineage geohistory reconstruction. *Biogeographia*. 29: 117–132.
- Motschulsky V. 1860. Coléoptères rapportés en 1859 par M. Sévertsef des Steppes méridionales des Kirghises et énumérés par V. de Motschulsky. *Bulletin Physico-Mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg*. 2(8): 513–544.
- Reitter E. 1913. Bestimmungs-Schlüssel der mir bekannten europäischen Gattungen der Curculionidae mit Einschluß der mir bekannten Gattungen aus dem palaearctischen Gebiete. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*. 51: 1–90.