

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

*На правах рукописи*

**Чабаненко  
Елена Владимировна**

**ЖУКИ-ДОЛГОНОСИКИ ПОДСЕМЕЙСТВА LIXINAE  
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)  
АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ  
(ВИДОВОЙ СОСТАВ, МОРФОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ)**

Специальность 03.02.05 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2010

Работа выполнена в Сибирском Зоологическом музее Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук  
**А.А. Легалов**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук,  
профессор  
**Н.Б. Никитский**  
(Зоологический музей МГУ, г. Москва)

кандидат биологических наук, доцент  
**С.А. Кривец**  
(Институт мониторинга климатических  
и экологических систем, г. Томск)

**Ведущая организация:**

Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург)

Защита диссертации состоится «20» апреля 2010 г. в 12.00 часов на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзыв на автореферат просим направлять по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, Диссертационный совет.  
Факс: (383) 217-0973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан «18» марта 2010 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Долгоносикообразные жуки являются крупнейшим надсемейством жесткокрылых. Число описанных на сегодняшний день видов превышает сто пятьдесят тысяч. К надсемейству относятся более 10 семейств, крупнейшим из которых является семейство долгоносиков (Curculionidae), играющее важную роль в биоценозах. Долгоносики образовали огромное число форм, объединяющихся во множество экологических групп.

Подсемейство Lixinae близко к подсемейству Molytinae. С палеоцена известен род *Lixus* F. (Piton, 1940). Это подсемейство насчитывает в мировой фауне свыше 1300 видов. Представители подсемейства распространены практически повсеместно и хорошо представлены в Палеарктике, особенно в ее южных районах. Более примитивная триба Lixini распространена шире, чем остальные трибы. Многие Lixinae многочисленны в природе. Основная масса видов этого подсемейства приурочена к степям и пустыням.

Несмотря на относительно хорошую изученность фауны ликсин азиатской части России, обобщения материала и анализа распределения ликсин по регионам Сибири и Дальнего Востока России, по природным зонам Западной Сибири и котловинам гор Южной Сибири не проводилось. Данная территория уникальна наличием одновременно зональных и островных степей со своеобразной фауной ликсин.

При изучении ликсин стало понятно, что это подсемейство является сложной в систематическом отношении группой, потому что его представители обладают сходными внешними морфологическими признаками из-за сходных условий обитания. В результате чего возникают значительные проблемы с построением системы, основанной на родственных связях. Вследствие этого возникла необходимость поиска новых признаков. Структуры большой функциональной значимости и незначительной вариабельности представляют особую ценность для решения таксономических вопросов.

**Цель и задачи исследований.** Целью настоящей работы является выявление особенностей морфологии и распространения жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae.

Нами поставлены следующие задачи:

1. Установить таксономический состав жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae азиатской части России;
2. Выявить морфологические особенности ликсин и направления трансформации малоизученных признаков;
3. Установить связь строения внутренних структур с условиями обитания и кормовыми растениями;
4. Охарактеризовать распространение ликсин на изучаемой территории;
5. Выявить особенности распределения ликсин в зональных и островных степях.

**Научная новизна работы.** В фауне ликсин азиатской части России выявлено 167 видов из 24 родов. Впервые для фауны России отмечены *Adosomus grigorievi* Suv., известный ранее из Монголии, и *Pachycerus costatulus* Fst., известный ранее из Китая. Впервые изучены и проанализированы особенности строения внутренних структур ликсин, используемых в надвидовой систематике: метэндостернита, жевательного желудка, вентральной спиккулы и яйцеклада. Выделены основные типы и направления трансформации изученных структур в

подсем. Lixinae. Восстановлена самостоятельность рода *Scaphomorphus* Motsch. Впервые выявлен видовой состав ликсин фаун Дальнего Востока России и островных степей Южной Сибири. Выделены три группы фаун: Западной Сибири, Южной Сибири и Дальнего Востока.

**Апробация работы и публикации.** Материалы исследований были представлены на III Всероссийской научно-практической конференции в 2007 г. (г. Оренбург) и на международной научной конференции “Биология: теория, практика, эксперимент” в 2007 г. (г. Саранск). Основные положения диссертации были доложены и обсуждены на научном семинаре Сибирского зоологического музея 17.11.2009 г., на межлабораторном семинаре 12.02.2010 г. в ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). По теме диссертации опубликовано 5 статей, из них 2 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК России.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные данные могут быть использованы для решения таксономических вопросов, в эволюционной морфологии и зоогеографии.

Материалы диссертации могут быть использованы для составления кадастров животных, региональных Красных книг, в службе защиты растений.

**Структура и объем диссертации.** Работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, и 4 приложений. Текст диссертации содержит 199 страницы, из них основная часть – 132. Список литературы включает 108 источников, в том числе 44 – иностранных. Основной текст содержит 92 рисунка и 6 таблиц. В 4 приложениях на 55 страницах представлены: список изученных ликсин, видовой состав ликсин Амурской области и горных котловин Южной Сибири, фотографии и рисунки внутренних структур ликсин: метэндостернита, провентрикулюса, вентральной спиккулы и яйцеклада.

**Благодарности.** Искреннюю признательность и благодарность за помощь, поддержку и руководство автор выражает своему научному руководителю д.б.н. А.А. Легалову.

Автору особенно приятно выразить слова благодарности своему первому учителю в энтомологии – д.б.н., проф. Т.М. Брагиной (Костанайский государственный педагогический институт, Казахстан).

Пользуясь случаем, автор выражает особую признательность за помощь при работе над данной темой: д.б.н., проф. В.Г. Мордковичу, к.б.н. С.Э. Чернышеву, д.б.н. С.А. Бахвалову, к.б.н. Р.Ю. Дудко (г. Новосибирск), а также сотрудникам лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН и Зоологического музея Московского государственного университета, кураторам зарубежных музеев (Копенгаген, Брюссель, Будапешт) за предоставление типов и материалов для изучения. Автор выражает искреннюю благодарность коллегам энтомологам (Россия: г. Иркутск, г. Кемерово, п. Лазо, г. Новосибирск, г. Оренбург, г. Ростов-на-Дону, г. Томск, г. Чита; Германия: г. Дрезден) за помощь при написании диссертации и всем исследователям за предоставленный материал.

Автор выражает сердечную благодарность сотрудникам института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ) за помощь в проведении экспедиционных работ в Забайкалье.

Особую признательность автор выражает Л.И. Чабаненко (г. Новосибирск) за участие и поддержку на всех этапах работы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. История изучения ликсин**

В главе дается подробный анализ истории изучения систематики, внутренней морфологии, биологии ликсин, фауны Lixinae азиатской части России. Подчеркивается, что подсемейство Lixinae в плане фауны и систематики изучено не достаточно, специальных исследований по изучению состава и распределения ликсин в азиатской части России, в том числе в горных котловинах Южной Сибири не проводилось. Практически не изучены внутренние структуры ликсин. Существующая надродовая структура подсемейства нуждается в пересмотре.

### **Глава 2. Материал и методы**

#### ***2.1. Объем и места сбора материала***

Основой для настоящей работы послужили сборы автора во время трех экспедиций в 2007–08 гг. в степных районах Бурятии и Забайкальского края; в 2009 – в аридных районах Республики Казахстан. Помимо собственных сборов были обработаны материалы Сибирского зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН, Зоологического института РАН, Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, Читинского педагогического института, Бельгийского института естественной истории. Использованы также литературные данные. Изучены типы М.Е. Тер-Минасян, Г. Суворова, Э. Райтера (E. Reitter), Ж. Фабрициуса (J.C. Fabricius) из музеев Копенгагена, Будапешта, Брюсселя и Санкт-Петербурга. Всего изучено свыше 15000 экземпляров ликсин из всех зоогеографических областей.

При определении ликсин использовались определители и ревизии отечественных авторов (Лукьянович, 1958; Тер-Минасян, 1958, 1967, 1979, 1988), а также сравнение с типовым материалом.

В разделе перечислены пункты сбора материала автором и по литературным данным в Республике Бурятия и Забайкальском крае.

#### ***2.2. Районы исследований***

Автором исследован фаунистический состав ликсин Западно-Сибирской равнины и котловин Алтае-Саянской горной системы и Забайкалья. Для анализа фауны котловин Алтае-Саянской горной системы были использованы результаты геоэкологических исследований Н.Н. Михайлова, К.В. Чистякова, М.И. Амосова (1992) (рис. 1). Островные степи Забайкалья приняты по работе А.В. Куминовой, Е.В. Вандакуровой (1949) (рис. 2).

#### ***2.3. Методы анализа фауны Lixinae***

Для анализа и сравнения фаун использовались коэффициенты Шимкевича-Симпсона и Чекановского-Сьеренсена, индекс видовой общности по Жаккару. Для оценки сходства зональных фаун, фаун горных котловин, фаун различных регионов и построения дендрограмм применялся кластерный анализ (на основе коэффициентов Шимкевича-Симпсона и Чекановского-Сьеренсена). При построении дендрограммы использовался метод объединения невзвешенных парных групп по средним величинам.

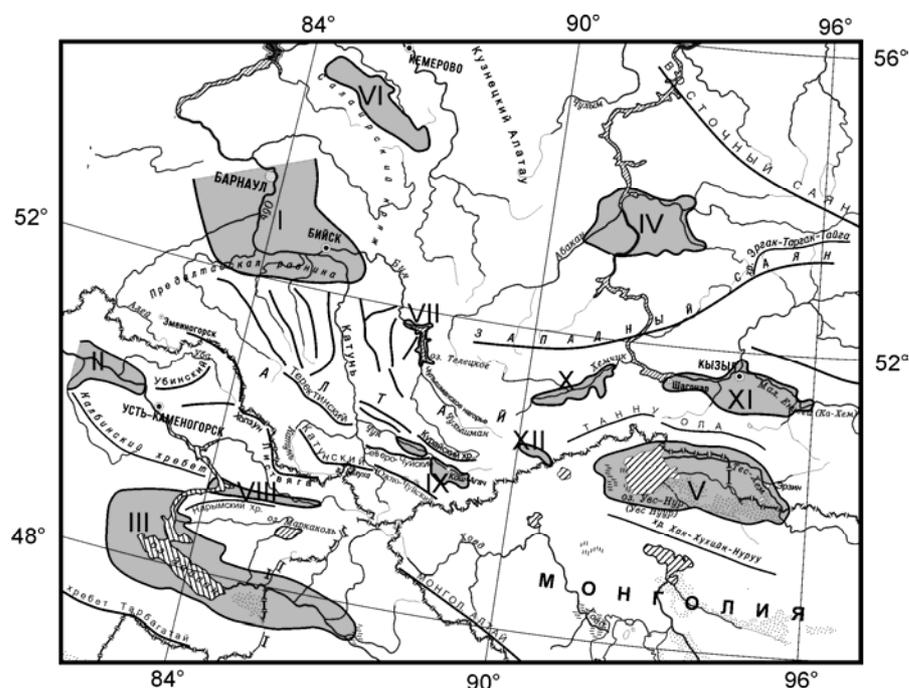


Рис. 1. Котловины Алтае-Саянской горной области: I – Предалтайская, II – Прииртышская, III – Зайсанская, IV – Минусинская, V – Убсунурская, VI – Кузнецкая, VII – Телецкая, VIII – Нарымская, IX – ЮВ Алтая, X – Хемчикская, XI – Центрально-Тувинская, XII – Каргинская.

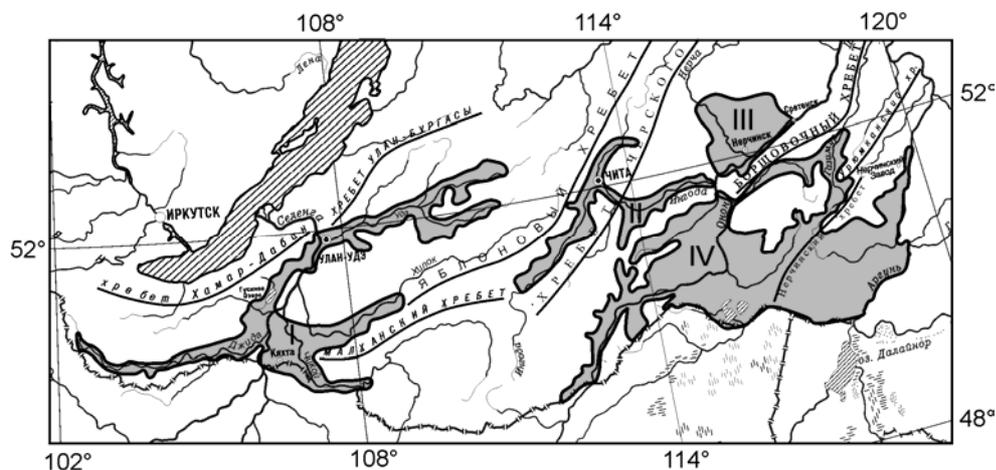


Рис. 2. Степи Забайкалья: I – Селенгинская, II – Читино-Ингодинская, III – Нерчинская, IV – Приаргунско-Ононская фауна.

#### **2.4. Методика исследования внутренних структур**

Значительная часть диссертационной работы посвящена изучению провентрикулюса, метэндостернита, гениталий самки (вентральной спикулы и яйцеклада). Строение провентрикулюса изучено у 103 видов 35 родов, метэндостернита – 103 видов 38 родов, вентральной спикулы – 168 видов 47 родов, сперматеки – у 137 видов 43 родов, яйцеклада – 162 видов 47 родов подсем. *Lixinae*. Данные структуры также были изучены во всех подсемействах *Circulionidae* и большинстве семейств долгоносикообразных жуков. С целью выявления изменчивости исследуемых признаков проанализированы по 10 экземпляров из одной популяции и 10 экземпляров из разных популяций.

Дана методика исследования внутренних структур.

### **Глава 3. Природные условия азиатской части России**

В главе на основании литературных данных приводится характеристика природных условий азиатской части России: особенности рельефа и климата, описание природных зон, растительности и высотной поясности.

В связи с большой протяженностью азиатской части России с запада на восток и с севера на юг, на данной территории расположены равнинные территории (Западно-Сибирская равнина), с ясно выраженными природными зонами (от тундры до степей), и горы (на юге и юго-востоке Сибири), с вертикальной поясностью. Все это позволяет выявить характер и особенности распространения ликсин вдоль градиента экологических условий с севера на юг Западно-Сибирской равнины и в условиях высотной поясности гор Южной Сибири, а также определить степень сходства фаун данных регионов и Дальнего Востока и посмотреть, как меняется фауна ликсин с запада на восток азиатской части России по родовому и видовому составу.

### **Глава 4. Таксономический состав ликсин азиатской части России**

Выявление таксономического состава ликсин и анализ распространения ликсин на изучаемой территории является одной из приоритетных задач данного исследования. В фауне жесткокрылых азиатской части России подсемейство представлено 167 видами из 24 родов, принадлежащих к 3 трибам. Из них два вида впервые отмечены для фауны России. Наибольшую удельную долю в фауне имеет триба *Cleonini* (почти 80 %).

Видовое многообразие ликсин азиатской части России невелико в сравнении с мировым (13 %), разнообразие родов вдвое больше – 26 %. Доля ликсин азиатской части России в видовом богатстве *Lixinae* бывшего СССР – 38 %, родов – 46 %.

Видовое разнообразие *Lixinae* азиатской части России несколько ниже расположенной западнее и меньшей в 4 раза по площади европейской части России. В Казахстане (площадь меньше азиатской части России в 4,8 раза) этот показатель такой же, в Средней Азии (Кыргызстан, Узбекистан, Туркменистан, Таджикистан) (площадь меньше примерно в 5 раз) число видов ликсин немного больше, чем в азиатской части России, в Монголии (площадь меньше в 8,3 раза) число видов меньше только в 1,3 раза.

Таксономическое разнообразие различных регионов азиатской части России неодинаково. Наиболее богаты горы Южной Сибири, где отмечено 120 видов из 18 родов из 3 триб. На Дальнем Востоке и Западно-Сибирской равнине видовое богатство снижается почти в 2,5 раза, при продвижении на север, в Якутии, снижается в 9 раз.

С запада на восток азиатской части России изменяется процентное соотношение триб подсемейства. В фауне ликсин Западно-Сибирской равнины и Дальнего Востока триба *Lixini* составляет примерно 40 %, *Cleonini* – 60 %. В горах Южной Сибири повышается процентное содержание трибы *Cleonini* и составляет 80–100 %. Триба *Rhinocyllini* отсутствует в фауне Дальнего Востока, а на территории Сибири представлена одним видом – *Rhinocyllus conicus* Froel. (примерно 1–2%). Увеличение доли трибы *Cleonini* в фауне гор Южной Сибири обусловлено резким увеличением видового богатства рода *Stephanocleonus* Motsch.

(57,5 %). В то время как в фауне Западно-Сибирской равнины и Дальнего Востока он представлен незначительно – 2 и 12 % соответственно.

В целом в азиатской части России с запада на восток резко меняется видовой состав трибы Cleonini, родовой состав меняется незначительно, меняется процентное содержание родов в разных регионах.

Из родов, отмеченных в фауне азиатской части России, значительную роль (по числу видов) играют шесть родов: *Stephanocleonus* (41 %), *Lixus* (13 %), *Larinus* Dej. (9 %), *Asproparthenis* Gozis и *Coniocleonus* Motsch. (по 5 %), *Cyphocleonus* Motsch. (4 %). Особенно велика роль первых трех родов, которые составляют более 60 % фауны. Доля видов любого из остальных родов менее 2,5 %.

Систематическое изучение Lixinae затруднено богатством видового состава палеарктической фауны и в одних случаях – большой внутривидовой изменчивостью, связанной с многочисленными локальными формами (например, у *Asproparthenis*), в других случаях многие виды обладают сходными внешними морфологическими признаками и, следовательно, слабо дифференцированы по признакам внешней морфологии, и их определение возможно только по гениталиям (например, у *Stephanocleonus*). В результате чего возникают значительные проблемы с определением видов, объема родов и выяснением родственных связей. Вследствие чего возникла необходимость поиска новых признаков. Структуры большой функциональной значимости и незначительной варибельности представляют особую ценность для решения таксономических вопросов. Для выяснения отношений между таксонами в отряде жесткокрылых большое значение имеет изучение структур эндоскелета, таких как метэндостернит. Незначительная изменчивость метэндостернита у видов одного рода является следствием его большого функционального значения. В данной работе помимо метэндостернита исследованы еще три структуры других жизненно важных систем – провентрикулюс, вентральная спикула и яйцеклад.

Следует отметить, что любой признак может дать материал для плодотворных выводов только в комплексе с другими признаками. Исследование ранее не использовавшихся структур и признаков может оказаться особенно полезным при изучении сложных групп.

## Глава 5. Морфология подсемейства Lixinae

Описание морфологии представителей подсемейства ликсин дано в основном по литературным данным (Жерихин, Егоров, 1990; Тер-Минасян, 1967; Байтенов, 1974) по следующей схеме: от общей характеристики габитуса к описанию отдельных частей тела, завершая строением внутренних структур (метэндостернита и жевательного желудка) и гениталий. Автором значительно дополнено описание щитка, коготков; выявлены aberrации булавы усиков, сперматеки.

В результате исследований самое простое строение метэндостернита, провентрикулюса, вентральной спикулы и яйцеклада выявлено в роде *Lixus* у *L. mastersi* Pasc. из Австралии. Помимо строения внутренних структур данный вид примитивен по разным параметрам. Внешнее строение: неспециализированная форма, сочетает признаки Cleonini и Lixini, недлинная головотрубка, примитивная структура надкрылий. Распространение: реликтовое – Австралия (Новый Южный Уэльс и Квинсленд), поскольку на этой территории (а также в Южной Африке,

Новой Зеландии и на юге Южной Америки) сохранились аналоги экосистем раннекайнофитного облика (Жерихин, 1980). Вследствие этого внутренние структуры *L. mastersi* автором в данной работе приняты за исходные, от близких к которым произошли различные варианты этих структур в ликсинах.

### 5.1. Метэндостернит

Метэндостернит (фурка) (рис. 3) – усовершенствованная и склеротизованная межсегментарная складка, обладающая большой механической прочностью; расположен в птеротораксе и является местом прикрепления многих мышц. По Кроусону (Crowson, 1938), главной из мышц, прикрепляющейся к фурке, является депрессор трохантера. К отросткам боковых ветвей метэндостернита прикрепляются крыловые мышцы непрямого действия (Меведев, 1968).

Кроусон (1938) в качестве типового метэндостернита для долгоносиков приводит фурку *Anthonomus* Germ.

#### 5.1.1. Метэндостернит *Lixinae*

Изменчивость метэндостернита внутри вида заключается в разной степени склеротизации, вогнутости и утолщения краев латеральных отростков, при этом направление латерального отростка практически не меняется; в незначительном изменении расстояния между вершинной частью ламины и поперечным вентральным ребром.

В ликсинах выделены три формы метэндостернита: Y-образная, X-образная и смешанная (или переходная). По строению метэндостерниты ликсин представлены четырьмя главными типами.

Первый тип метэндостернита. Наиболее примитивный (или исходный) тип строения метэндостернита в *Lixinae* выявлен в роде *Lixus*. Для этого типа характерен узкий тонкий стебель, суженный к вершине, вследствие чего ветви соединены в основании относительно прямоугольно и их вершины не расходятся далеко друг от друга, ветви либо слегка округленные, либо более прямолинейные; также характерно отсутствие структурированности латеральных отростков, относительно большая ширина ламины, отсутствие вентрального поперечного

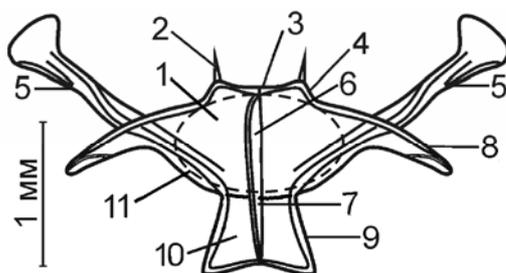


Рис. 3. Метэндостернит *Leucomigus candidatus* Pall.: 1 – ламина, 2 – сухожилие, 3 – верхушечная часть метэндостернита, 4 – передний отросток, 5 – ветви, 6 – передняя доля вентрального выступа, 7 – задняя доля вентрального выступа, 8 – латеральный отросток, 9 – основание метэндостернита, или стебель, 10 – мембранозная пластина стебля, 11 – вентральный отросток. Линией — — — — показана область кракса.

ребра, неполное срастание края ламины с ветвями и вследствие этого частичной изолированности латеральных отростков и ламины. Сухожилия расположены относительно близко друг к другу. В целом метэндостернит продольно вытянут, Y-образной формы.

Первый тип метэндостернита характерен преимущественно для видов рода *Lixus*, *Gasteroclisus* Desbr. Переходные формы между I и II типами отмечены в *Scaphomorphus*, *Porocleonus* Motsch.

Второй тип метэндостернита. Метэндостернит вытянут поперечно. В соответствии с чем ламина сужена и растянута в длину, стебель короткий и широкий, вершины ветвей широко расставлены и при соединении ветви образуют полукруг. Отмечено несколько вариантов расположения верхнего края ламины и вентрального поперечного ребра относительно друг друга. В одном случае только верхний край ламины сближен к вентральному поперечному ребру со сгибанием верхнего края в вентральную сторону и образованием вогнутости либо без сгибания, но тогда имеется срастание с вентральным ребром. В другом случае верхний край ламины не изменен, а вентральное поперечное ребро увеличено в размере и сближено к верхнему краю ламины с частичным срастанием с ламинной в центральной части либо нет. В третьем случае верхний край ламины с вентральным поперечным ребром одновременно сближены, образуя своего рода «желоб». Метэндостернит Y-образной формы.

Второй тип метэндостернита отмечен у видов из родов *Rhinocyllus*, *Eustenopus* Petri, *Lachnaeus* Schoenh., большинства *Larinus* Dej. и Cleonini, некоторых *Coniocleonus*, немногих *Lixus*, отсутствует в *Stephanocleonus*.

Третий тип метэндостернита.

В третьем типе фурки видоизменено основание стебля: стебель сужен по центру от основания к вершине с образованием двух частей сообщающихся в вершинной части стебля; при этом сам стебель широкий. Вентральный выступ редуцирован либо, в большинстве случаев, отсутствует. Валик в месте соединения ламины и ветвей редуцирован, вследствие чего латеральные края фурки тонкие. Части ветвей, не соединенных с ламинной, относительно короткие. Высота вентрального поперечного ребра и ламины равны; в большинстве случаев отмечено сращение ламины и вентрального поперечного ребра в основной части и по верхнему краю в центральной части; иногда вентральное поперечное ребро отсутствует.

Метэндостернит этого типа бывает двух форм: переходной или X-образной. В переходном метэндостерните ламина не изменена, изменен только стебель. В X-образном метэндостерните верхний край ламины в центральной части сильно сближен с ее основанием. Функцию укрепления строения фурки берет на себя стебель. Совместно видоизмененное основание и ламина представляют собой относительно прочную структуру.

Третий тип фурки отмечен у видов родов *Microcleonus* Fst., *Brachycleonus* Fst., у большинства видов *Stephanocleonus*.

Четвертый тип метэндостернита. Форма IV типа максимально X-образная, ламина, стебель и ветви полностью слиты и являются одним целым. Часть ветвей, не соединенная с ламинной, совместно с треугольно-листовидными латеральными пластинками видоизменены в апикальные лопасти – мощные вогнутые пластинки. Стебель видоизменен: сильно сужен в высоту, вследствие

чего разделен на 2 узкие и удлиненные части.

Четвертый тип фурки отмечен у *Stephanocleonus lukjanovitshi* Т.-М., видов родов *Leucophyes* Marsh. и *Terminasiana* Al.-Zar. et Lyal.

### 5.1.2. Вероятные пути трансформации метэндостернита ликсин

Метэндостернит *Lixinae* трансформируется в двух направлениях: 1) усовершенствование и усложнение в крылатых формах (II тип) и 2) редукция в связи с потерей способности к полету (типы III, IV) у ультраконтинентально-степных, частично степных и пустынных видов, развитие которых происходит в корнях кормовых растений или в почве близ растений.

В результате исследований выявлено вероятное направление изменений метэндостернита ликсин: от I к IV типу. При этом, разные типы метэндостернита возникают постепенно: между основными типами фурки имеются промежуточные формы.

В пределах рода *Lixus* наблюдаются следующие изменения внутри I типа метэндостернита: сращение ветвей с краем ламины с образованием по краю валика, латеральные отростки структурированы и полностью отделены от ламины; имеется вентральное поперечное ребро; ламина немного сужена в высоту, а также удлинена в ширину, ветви сильнее расставлены и удлинены.

В пределах II типа метэндостернита, вероятно, после изменения ламины путем сближения ее верхнего края с вентральным поперечным ребром, удлинились ветви фурки (как у *Ammocleonus hieroglyphicus* Ol.). Затем в некоторых случаях удлиненные ветви образовали сгиб совместно с ламиной (как у *Temnorhinus subfuscus* Fst.), в других случаях полностью редуцировалась ламина (как у *Leucochromus imperialis* Zubk.).

Внутри рода *Adosomus* выявлен возможный путь образования III типа метэндостернита переходной формы из II типа Y-образной формы.

В роде *Stephanocleonus* выявлен возможный путь образования IV типа метэндостернита из III типа. При этом преобразуется весь метэндостернит. Сначала, вероятно, постепенно редуцировались латеральные отростки и возникали и укреплялись апикальные отростки. Далее часть ветвей, не соединенная с ламиной, совместно с треугольно-листовидными латеральными пластинками преобразовалась в апикальные лопасти (мощные вогнутые пластинки). Форма метэндостернита максимально -образная.

У видов со сходными условиями обитания формируются аналогичные структуры. Так, например, у бескрылых форм и форм с редуцированными крыльями внутри подсемейства и у других долгоносикообразных жуков: Anthribidae (*Anthribus albinus* L.), Curculionidae, Molytinae (*Lepyrus volgensis* Fst.), Platypodidae (*Platypus cylindrus* F.), а также у зерновок (*Acanthoscelides obtectus* Say), – наблюдаются аналогичные редукции фурки, вследствие чего они выглядят на первый взгляд одинаковыми и непригодными для решения таксономических вопросов. Но при более детальном изучении, во многих случаях можно выяснить от какого типа или подтипа происходит редукция метэндостернита (например, внутри рода *Adosomus* Fst.) либо выявить особенности его строения свойственные конкретным родам, родовым или видовым группам (*Microcleonus*, *Conicoleonus*; *Lixus circumcinctus* Boh. – *Leucomigus candidatus*).

## 5.2. Провентрикулюс

Провентрикулюс является конечным отделом передней кишки (рис. 4) и расположен между зобом и кардиальным отделом желудка (Nobuchi, 1969). Провентрикулюс имеет толстые мускулистые стенки и несет изнутри сильные хитиновые зубцы (Бей-Биенко, 1980), расположенные вкруговую и образующих трубку (Nobuchi, 1969). Его функция состоит в механической переработке пищи путем ее измельчения и в проталкивании пищи в среднюю кишку; в других случаях он отфильтровывает плотные частицы пищи от жидкой части (Бей-Биенко, 1980).

### 5.2.1. Провентрикулюс *Curculionoidea*

Провентрикулюс долгоносиков состоит из 8 крупных хитиновых зубцов (продольных складок), каждый из которых состоит из 2 симметричных пластинок и снабжен множеством шипиков, щетинкоподобных шипиков или зубцов, зубцами, опушением и другой растирающей поверхностью (Nobuchi, 1969). В пластинке различают переднюю часть (Пч) и жевательную часть (Жч) (рис. 5).

Киссинджер (Kissinger, 1963) изучил жевательные желудки 54 различных видовых групп долгоносикообразных жуков и выявил 3 характерных типа строения жевательных желудков. I тип (наиболее простой) встречается у примитивных групп долгоносиков с неколенчатыми усиками и характеризуется восемью продольными несклеротизованными складками беспорядочно покрытыми раздельными щетинками. II тип провентрикулюса наиболее широко распространен в *Curculionidae* (включая *Lixinae*). Внутри этого основного типа провентрикулюса обнаружены значительные изменения. III тип провентрикулюса (наиболее сложный) обнаружен в подсемействе *Entiminae* – на каждой из 8 склеротизованных пластинок имеются большие зубовидные образования.

### 5.2.2. Провентрикулюс *Lixinae*

В результате исследований выявлено три вероятных направления изменений провентрикулюса ликсин (рис. 6). Изначально провентрикулюс однороден по строению и не дифференцирован на части, и, следовательно, предварительного растирания и размельчения пищи не происходит. В первом направлении провентрикулюс разделяется на две функционально разграниченные части: переднюю и жевательную части. Во втором направлении – увеличивается мощность передней части пластинки путем образования сгиба на границе жевательной и передней частей. В третьем направлении – усиливается жевательная мощность провентрикулюса путем включения передней части функционально в жевательную часть. Таким образом, в *Lixinae* выделяются 4 типа и 2 подтипа (I', II') провентрикулюса. Исходный и I' типы характерны для видов, питающихся более сочной пищей и обитающих в более влажных условиях; II и III типы провентрикулюса характерны для видов, питающихся более грубой и сухой пищей, обитающих в аридных условиях.

Провентрикулюс исходного и I' подтипа характерен для трибы *Lixini*. I тип встречается только в трибе *Cleonini*. II и III типы выявлены только у видов одного рода – *Stephanocleonus*, питающихся более жесткой и сухой растительностью, развивающихся в корнях и распространенных в условиях с ультраконтинентальным климатом.

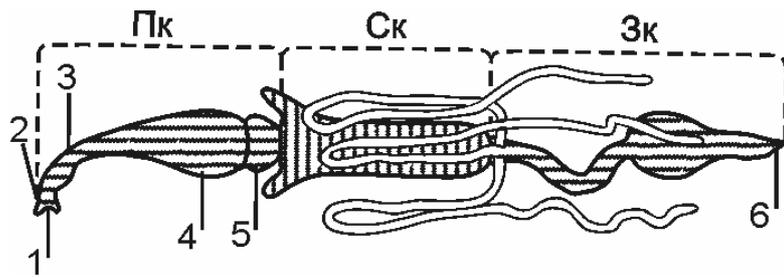


Рис. 4.

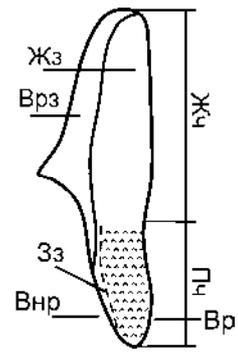


Рис. 5.

Рис. 4. Схематическое изображение отделов пищеварительного канала (Snodgrass, 1935). Сокращения: Пк – передняя кишка, Ср – средняя кишка, Зк – задняя кишка; 1 – ротовое отверстие, 2 – глотка, 3 – пищевод, 4 – зуб, 5 – проventрикулус, 6 – анальное отверстие.

Рис. 5. Пластинка проventрикулуса. Сокращения: Пч – передняя часть, Жч – жевательная часть, Жз – жевательные зубцы, Врз – верхушечные зубцы, Зз – заключительные зубцы, Вр – внешнее ребро, Внр – внутреннее ребро.

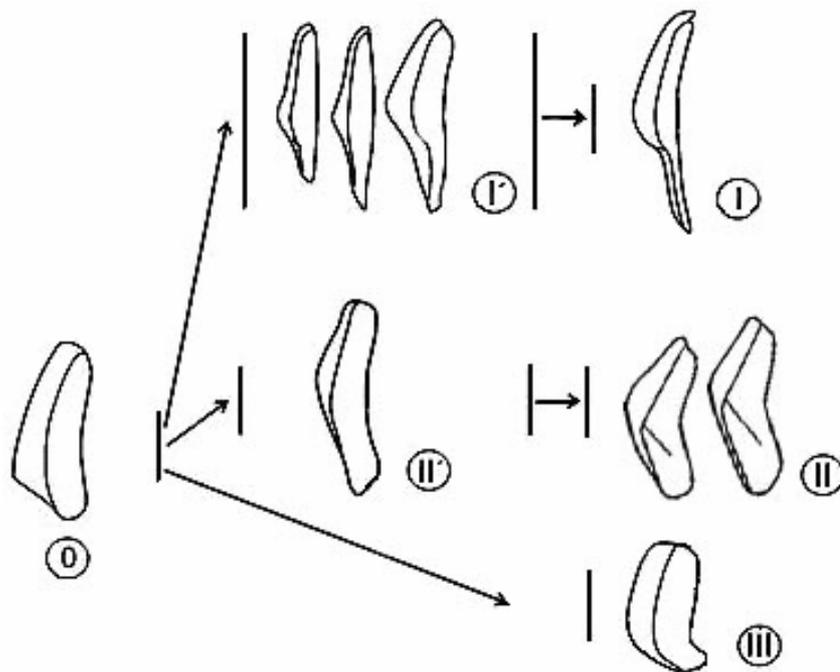


Рис. 6. Вероятные направления изменений проventрикулуса ликсин.

### 5.2.3. Изменения пищевода и зоба *Lixinae*

При смене характера пищевого субстрата изменения претерпевает не только проventрикулус. Отмечена корреляция между строением жевательного желудка и хитинизацией пищевода и зоба. Когда проventрикулус состоит из простых пластинок (исходного типа, частично I' и II' подтипов), то пищевод и зоб слабо склеротизованы и хитинизированы. При усложнении строения проventрикулуса увеличивается склеротизация и хитинизация пищевода и зоба, в некоторых

случаях вплоть до сплошного покрытия хетами поверхности. Пищевод и зоб перестают быть просто трубкой для проведения (пищевод) и резервуаром для хранения (зоб) пищи, а начинают способствовать механической подготовке пищевого субстрата.

У ряда видов имеются дополнительные образования на стенках зоба в промежутках между разделенными хитиновыми зубцами в переднем отделе провентрикулюса: выпуклости, продольные двойные густые ряды хет, участки продольных сгущений хет, сужающихся по направлению к жевательной части провентрикулюса.

### 5.3. Гениталии и терминалии самок

Изучение терминалий самки (рис. 7) позволило выявить ряд модификаций в строении брюшной вентральной спикулы (*spiculum ventrale*) и кокситов.

#### 5.3.1. Брюшная вентральная спикула

Вентральная спикула в ликсинах представлена 3 типами: лировидной ликсусного типа, лировидной клеонусного типа и рюмковидной. В «рюмковидной» форме ветви срастаются в большинстве случаев не менее чем на половину длины с образованием манубриума. По Арзанову (2008) лировидная форма вентральной спикулы является архаичной, по сравнению со спикулой, у которой развит манубриум. При этом модификационные преобразования лировидной спикулы, часто приводят к сближению ветвей от узла и образованию «ложного» или истинного манубриума (Арзанов, 2008).

Лировидная спикула ликсусного типа среди ликсин самая простая по строению и структуре. У части видов ветви слабо склеротизованы и не образуют четкого валика по краям спикулы (*Lixus linnei* Fst., *L. paraplecticus* L., *L. rubicundus* Zubk.); ветви расположены относительно друг друга под углом примерно 20–45°; ламелла слабо склеротизована; дистальные лопасти плохо либо хорошо выражены. Встречается данная спикула в основном в роде *Lixus*, но также отмечена у некоторых Cleonini (*Conorhynchus conirostris* Gebl, *C. nigrivittis* Pall., *Bothynoderes* Schoenh.). У части видов имеется ложный манубриум.

Лировидная спикула клеонусного типа образована от лировидной спикулы

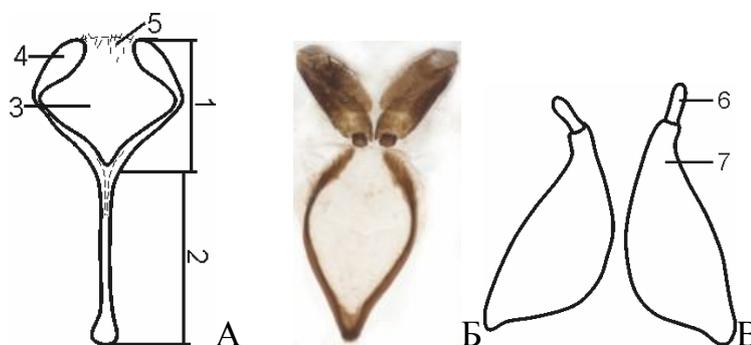


Рис. 7. А. Брюшная вентральная спикула (*Larinus meleagris* Petri): 1 – ветви, 2 – манубриум, 3 – ламелла, 4 – дистальная лопасть, 5 – микрохета;  
 Б. Вентральная спикула и яйцеклад *Conorhynchus conirostris* Gebl.;  
 В. Яйцеклад (*Lixus furcatus* Ol.): 6 – гоностиль, 7 – гонококсит.

ликсусного типа. Основные черты: ветви более широко расставлены; дистальные лопасти хорошо развиты, удлинены, сильно расширены, часто сближены вершинами друг к другу почти вплотную (*Cleonis pigra* Scop., *Mecaspis incisuratus* Gyll.) или вплотную (*Cyphocleonus morbillosus* F., *Xanthochelus evermanni* Fahrs.), образуя укрепленный, сильно склеротизованный передний край; ложный манубриум имеется либо отсутствует. Иногда имеются сгибы (углы) ветвей в средней части спикулы (*Asproparthenis punctiventris* Germ.) либо на границе с дистальными лопастями (*Ammocleonus hieroglyphicus* Ol.), в результате чего, форма ламеллы – ромбовидная. Однако, ромбовидная форма не устойчива даже внутри вида.

Рюмковидная спикула образована от лировидной спикулы. В ликсинах рюмковидная спикула имеет разнообразное строение: ветви округлые либо угловато-изогнутые, длина манубриума колеблется от 1/3 до 2/3 длины спикулы; ламелла, по большей части, округлая, овальная, ромбовидная, трапециевидная либо обратнотреугольная; ламелла мембранозная либо частично склеротизованная, в некоторых случаях полностью склеротизованная и дистальные лопасти и ветви не различимы (*Leucophyes pedestris* Poda) либо образуют контур на поверхности ламеллы (некоторые виды *Stephanocleonus*). В роде *Bangasternus* Gozis происходит укрепление переднего края ламеллы – дистальные лопасти удлиняются, соединяются вершинами и тонкой полосой окаймляют вершину спикулы.

В родах *Stephanocleonus* и *Scaphomorphus* отмечена частичная и полная склеротизация спикулы.

Образование истинного и ложного манубриума в лировидной спикуле, вероятно, происходит несколькими путями: с предварительным разъединением ветвей в основании (*Lixus maculatus* Roel., *Cyphocleonus adumbratus* Gebl., *C. dealbatus* Gmel., *C. morbillosus* F.) либо без разъединения. При этом трансформация дистальных лопастей и манубриума не всегда происходит одновременно – образование истинного манубриума может отставать.

### 5.3.2 Яйцеклад

Яйцеклад в ликсинах представлен «конусовидной», «бочонковидной», «бобовидной», «улиткообразной», «каплевидной» и «лопатковидной» (с сильным сужением гонокситов в апикальной части) формами. Стили яйцеклада, как и у большинства долгоносикообразных жуков, нормально развитые и только у видов рода *Lachnaeus* – редуцированные. У многих видов на вершине стилей имеются короткие хеты.

Трибы *Lixini* и *Rhinocyllini*. Наиболее простое строение яйцеклада выявлено в роде *Lixus* и характеризуется широко-конусовидными гонокситами (*L. mastersi*). От яйцеклада данной формы и строения, вероятно, произошли все остальные гонокситы в трибе *Lixini*. Выявлены гонокситы, характерные для *Lixini* и *Rhinocyllini*: 1) конусовидные суженные к вершине (*L. cylindrus*); 2) конусовидные с прямо срезанной вершиной (*Larinus afer* Gyll.); 3) узкие сильно вытянутые параллельно-сторонние (*L. syraicus* Gyll.) или конусовидные (*Lixus iridis* Ol.); 4) «бобовидной» формы с вогнутыми внутренними сторонами и выпуклыми внешними сторонами (*Larinus latus* Hbst.); 5) с короткими кокситами и сильно удлиненными стилями (*Bangasternus orientalis* Cap.).

Триба *Cleonini*. В трибе *Cleonini* яйцеклад отличается, в своем большинстве, более широкой формой гонокситов; а также наличием характерных для этой

трибы типов – «коноринхусного», «стефаноклеонусного». Все изменения яйцеклада в пределах трибы объединяются в 4 основные группы: клеонусная (I), коноринхусная (II), стефаноклеонусная (III), пахицерусная (IV).

Для первой группы характерен клеонусный тип яйцеклада – конусовидный (без характерного для Lixini сужения от середины к вершине кокситов) с усеченной вершиной и круговым апикальным валиком (*Cleonis freyi* Zumpt). В данной группе выявлены различные вариации яйцеклада конусовидной формы: 1) бочонковидный (*Cyphocleonus morbillosus*); 2) удлинённый широко-конусовидный (*Ammocleonus hieroglyphicus*); 3) конусовидный с полем длинных волосков на вершине гонококситов (*Bothynoderes declivis* Ol.) или с вдавлениями с внутренней и внешней сторон кокситов (*Temnorhinus strabus* Gyll.); 4) клеонусный тип.

Для второй группы характерен яйцеклад коноринхусного типа. Основные его черты: бобовидная форма; асимметрия в строении (с внутренней стороны коксита имеются апикальный зубец, рукоятка и лопасть, внешняя сторона коксита – просто выпуклая); более сильная склеротизация внешнего края; вогнутость вентральной стороны.

Вероятный путь образования данного типа: сначала, видимо, образовался яйцеклад бобовидной формы с вдавлением с внутреннего края коксита и сильнее склеротизованным и выпуклым внешним краем (характерен для видов *Asproparthenis*) из конусовидного яйцеклада (подобного *A. foveicollis* Gebl.). Далее вдавление внутреннего края коксита распространилось по всей вентральной стороне, образуя на ней вогнутость. И затем образовался яйцеклад коноринхусного типа

Совокупность всех признаков яйцеклада коноринхусного типа отмечена у *Conorhynchus conirostris*. Отдельные признаки данного типа яйцеклада выявлены у *Leucophyes pedestris* (отсутствуют только рукоятка и лопасть), *Brachycleonus fronto* (имеются апикальный зубец, рукоятка и лопасть). У *Eurycleonus gigas* Marsh. коноринхусный тип яйцеклада видоизменен: с внутренней стороны нет рукоятки и лопасти, вместо этого она ромбовидно вытянута; апикальный зубец менее выражен.

Для третьей группы характерен стефаноклеонусный тип яйцеклада. Основные его черты: «лопатковидная» форма, наличие рукоятки, лопасти, 1–2 крылышка, 1–2 базальных зубчика; лопасти яйцевидные, листовидные или широкоовальные.

Отмеченные признаки как все вместе могут встречаться в яйцекладе либо какие-то признаки могут отсутствовать, количество крылышек и зубчиков составляют различные комбинации. Длина рукоятки обычно чуть меньше длины лопасти или равна ей. Только у *Georginus bellus* Jakob. яйцеклад с очень короткой рукояткой. Отдельные черты строения яйцеклада стефаноклеонусного типа отмечены в других типах яйцеклада, например в коноринхусном типе – 2 базальных зубчика (*Asproparthenis vexatus* Gyll., *Eurycleonus gigas*). Впервые в ликсинах близкая к стефаноклеонусному типу форма яйцеклада выявлена в роде *Larinus* (*L. latus*); у *Pleurocleonus quadrivittatus* Zubk. яйцеклад сходен с таковым *Stephanocleonus bicostatus* Gebl.

Вероятный путь образования данного типа: сначала образовались из конусовидного яйцеклада кокситы каплевидной формы, и далее «лопатковидной» формы.

Отмечен данный тип у видов родов *Georginus* Jakob., *Stephanocleonus*, *Coniocleonus*, *Pleurocleonus*.

Для четвертой группы характерен пахицерусный тип яйцеклада улиткообразной формы и суженный в базальной части. Данный тип, вероятно, образован от широкого конусовидного яйцеклада, который сначала сильно вытянулся, как у *Lixus humerosus* Voss, *L. myagri*. Далее образовалась широкая и короткая рукоятка, расположенная под углом к остальной части коксита. После этого, вероятно, образовалось горбовидное выпячивание с вентральной стороны, идущее от рукоятки и постепенно снижающееся к основанию. Отмечен данный тип у видов родов *Pachycerus* Schoenh., *Rhabdorrhynchus* Motsch., *Microcleonus*.

В результате исследований выявлены аналогии в строении яйцекладов Lixini и Cleonini, однако в трибе Lixini они более простые.

Форма яйцеклада не постоянна внутри рода. В одних родах форма яйцеклада практически не изменяется, в других – изменения более выражены (например, *Pseudocleonus*, *Cyphocleonus*, *Asproparthenis*, *Xanthochelus* Chev., *Stephanocleonus*). При этом, однако, в большинстве случаев выделяется определенный тип яйцеклада, характерный для данного рода.

### **5.3.3. Зависимость строения вентральной спикулы и яйцеклада от места яйцекладки**

Строение вентральной спикулы (рис. 8) и яйцеклада носит приспособительный характер в зависимости от места яйцекладки. Ранее было отмечено, что строение гонококситов в значительной степени коррелирует с особенностями почвы и твердости субстрата, в который самки откладывают яйца. При этом в пределах рода, в зависимости от механического состава почвы, на поверхности которой проходит развитие, гонококсит имеет у видов различное строение (Арзанов, 2008). При откладывании яиц в мягкий субстрат вентральная спикула лировидная, яйцеклад – в основном конусовидный; в твердый и более жесткий субстрат – спикула рюмковидная, яйцеклад бочонковидный или лопатковидный.

Выявленные изменения вентральной спикулы и яйцеклада соответствуют существующим трем группам ликсин, выделенных по образу жизни: стеблееды (*Lixus*, *Gasteroclisus*), антокарпофаги (*Larinus*, *Lachnaeus*, *Rhinocyllus* и *Bangasternus*) и ризофаги (виды родов трибы Cleonini).

При отложении яиц в среднюю часть стебля вентральная спикула наиболее простого строения – лировидная ликсусного типа. При переходе к яйцекладке в стебель вблизи мест прикрепления черешков листьев или в их пазухах (*L. strangulatus* Fst.), в черешки листьев (*L. cylindrus*), в срединную жилку листа (*L. cribricollis* Boh.), в верхнюю или прикорневую части стебля вентральная спикула более сложного строения с ложным или истинным манубриумом. При переходе к антокарпофагии вентральная спикула в основном представлена рюмковидной формой. При яйцекладке в прикорневую часть стебля отмечена также лировидная спикула клеонусного типа самого простого строения. При переходе к яйцекладке непосредственно в углубления на поверхности корней либо в почву вблизи корней – спикула лировидная клеонусного типа с ложным манубриумом либо рюмковидная спикула. У видов, обитающих в более суровых и сухих климатических условиях, происходит частичная или полная склеротизация ламеллы вентральной спикулы. Аналогичные изменения наблюдаются с яйцекладом в зависимости от места яйцекладки.

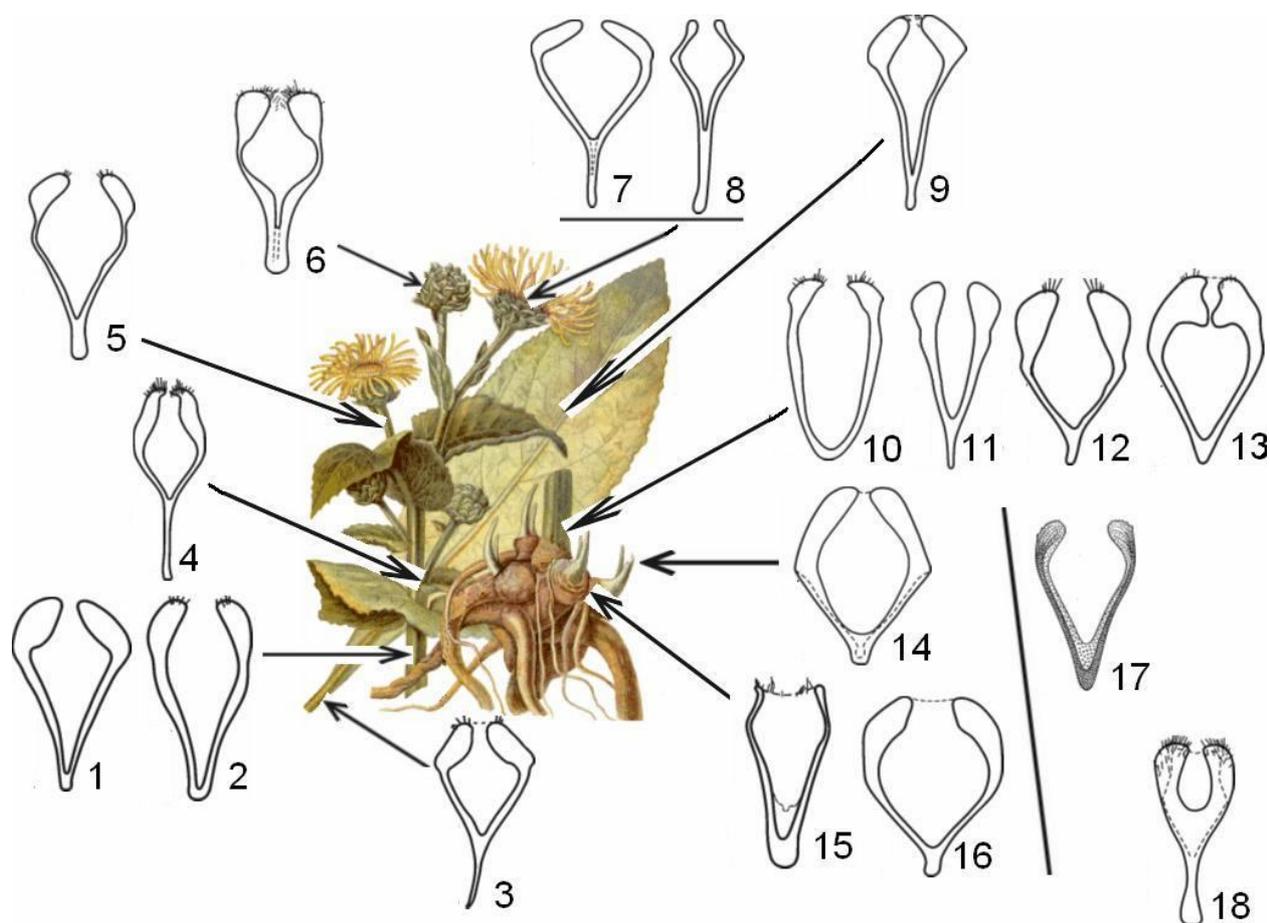


Рис. 8. Зависимость строения вентральной спикулы от места яйцекладки: 1 – *Lixus iridis*, 2 – *L. probus*, 3 – *L. cylindrus*, 4 – *L. strangulatus*, 5 – *L. incanescens*, 6 – *Larinus latus*, 7 – *L. obtusus*, 8 – *L. jaceae*, 9 – *Lixus cribricollis*, 10 – *L. rubicundus*, 11 – *L. linnei*, 12 – *L. subtilis*, 13 – *Cleonis pigra*, 14 – *Asproparthenis punctiventris*, 15 – *Bothynoderes affinis*, 16 – *Temnorhinus subfuscus*, 17 – *Conorhynchus hololeucus*, 18 – *Stephanocleonus eduardi*.

#### 5.4. Уточнение родственных связей в подсемействе *Lixinae*

В результате изучения внутренних структур (провентрикулюса, метэндостернита, вентральной брюшной спикулы и яйцеклада) и внешней морфологии восстановлена самостоятельность рода *Scaphomorphus* и выделены 5 групп родов: «*Larinus*», «*Stephanocleonus*», «*Conorhynchus*», «*Cleonis*», «*Lixus*».

##### 5.4.1. Группа «*Larinus*»

Группа «*Larinus*» (включая *Lachnaeus*) обособлена в общем по следующим критериям: 1) антокарпофагия, 2) тело овальное или коротко-овальное, 3) метэндостернит II типа, характерный для рода *Larinus*, 4) яйцеклад от конусовидного до каплевидного с рукояткой, вентральная спикула с истинным манубриумом. Внутри группы «*Larinus*» по внутренним структурам выделяется четыре направления развития, которые соответствуют существующим под родам. Выявленные отличия по вентральной спикуле и яйцекладу коррелируют с отличиями внешней морфологии. Только в подроде *Larinus* s. str. имеется плоское седловидное вдавление у основания головотрубки перед глазами, большей частью представители этого подрода крупные

формы. В остальных под родах отличия менее выражены и заключаются в строении головотрубки (отделяет под род *Phyllonomeus* Gistel) либо в форме наружного края передних голеней у вершины (разделяет под роды *Larinomesius* Reitt. и *Cryphopus* Petri) (Тер-Минасян, 1967). По строению вентральной спикулы и яйцеклада *Larinomesius* и *Cryphopus* также очень близки и отличаются не столь резко, как остальные под роды. По метэндостерниту все четыре под рода в целом формируют одно направление. Имеются лишь незначительные отличия.

#### 5.4.2. Группа «*Stephanocleonus*»

Группа «*Stephanocleonus*» (включая *Coniocleonus*) обособлена по следующим критериям: 1) появляются характерные только для этой группы типы метэндостернита (III, IV), жевательного желудка (II, III), вентральной спикулы (с истинным манубриумом, часто склеротизованной ламеллой) и яйцеклада (стефаноклеонусного типа); 2) представители группы весьма характерного облика: закругленные плечи, сросшиеся по шву надкрылья, редуцированные крылья, большое однообразие внешней окраски; 3) распространение в основном на территории с ультраконтинентальным климатом и высотной поясностью: степные и горностепные районы Средней Азии, Казахстана, Сибири, Забайкалья, Монголии и Китая; 4) высокая степень эндемизма.

#### 5.4.3. Группа «*Conorhynchus*»

Группа «*Conorhynchus*». Сюда относятся роды: *Conorhynchus*, *Chromonotus* Motsch. и *Asproparthenis*. Метэндостернит с одновременно сближенными верхним краем ламины и вентральным поперечным ребром. Вентральная спикула клеонусного типа лировидная либо ромбовидная. Характерен яйцеклад коноринхусного типа.

#### 5.4.4. Группа «*Cleonis*»

Группа «*Cleonis*» объединяет роды *Cleonis* Dej., *Adosomus*, *Cyphocleonus*. Метэндостернит с одновременно сближенными верхним краем ламины и вентральным поперечным ребром. В пределах группы наблюдается образование ложного манубриума в лировидной вентральной спикуле клеонусного типа. Характерен яйцеклад клеонусного типа.

#### 5.4.5. Группа «*Lixus*»

Группа «*Lixus*» объединяет роды *Lixus*, *Gasteroclisus*, *Scaphomorphus*. В первую очередь характеризуется формой тела ликсусного типа (тело удлиненное, цилиндрическое, переднеспинка редко короче своей ширины, надкрылья узкие). Метэндостернит первого типа. Провентриткуллюс простого или первого типа. Яйцеклад и вентральная спикула ликсусного строения. При изучении внешней морфологии подсемейства в пределах группы «*Lixus*» (роды *Lixus*, *Gasteroclisus*, *Scaphomorphus*) было выделено несколько морфотипов, характерных для этой группы. В двух родственных родах *Lixus*, *Gasteroclisus* выявлено параллельное развитие сходных признаков метэндостернита.

В большинстве видовых групп рода *Lixus* выявлены одни и те же изменения скульптуры и расположения относительно друг друга переднеспинки и надкрылий. Сначала отмечено появление бугорков в основании третьих промежуточных

надкрылий, между которыми на поверхности элитры далее – вдавления разной формы. Затем образование от основания ребристой выпуклости 3-х промежутков, длиной до 1/5 длины надкрылий. После чего – смещение оснований переднеспинки и надкрыльев вниз, а вершин вверх; при этом основание надкрылий заходит на основание переднеспинки. Вследствие этого переднеспинка и надкрылья расположены под тупым углом относительно друг друга.

Внутри различных видовых групп рода *Lixus* могут появляться заострения вершин надкрылий с дальнейшим их удлинением.

В видах группы «*Lixus*» постепенно изменяются волоски: сначала они утолщаются, затем могут преобразоваться в чешуйки – *Lixus canescens*, *Scaphomorphus vibex*.

## Глава 6. Распределение ликсин в азиатской части России

Подсемейство Lixinae богато представлено в Палеарктике, особенно в ее южных районах. Основная масса видов этого подсемейства приурочена к степям и пустыням. По регионам азиатской части России ликсины распространены неравномерно. Наибольшее видовое и родовое богатство ликсин наблюдается на территории Южной Сибири и юга Дальнего Востока. Ликсины хорошо представлены в фауне Алтая, Тувы и Забайкалья.

### 6.1. Распределение ликсин по природным зонам Западно-Сибирской равнины

Для выяснения характера распространения по природным зонам была проанализирована фауна Западно-Сибирской равнины. Для сравнения была рассмотрена южная степь (территория Северного Казахстана). В фауне долгоносиков Западно-Сибирской равнины подсемейство Lixinae составляет 13 % и представлено 55 видами из 20 родов. Наибольший процент в изучаемой фауне составляют представители трибы Cleonini (60 %). На территории Западно-Сибирской равнины преобладают виды родов *Lixus* и *Larinus* (37 %) из Lixini и *Asproparthenis* (11 %) из Cleonini. Род *Stephanocleonus* составляет только 7 %.

Ликсины Западно-Сибирской равнины разделились на две основные фаунистические группы. Первая группа объединяет фауны тайги, мелколиственных лесов и северной лесостепи. Во вторую группу входят фауны южной лесостепи и степи. Число видов от тайги и мелколиственных лесов возрастает к лесостепи в 4 раза, и затем в степях возрастает в 1,5 раза. В фауне степной зоны Западно-Сибирской равнины подсемейство Lixinae представлено 46 видами. В тайге, мелколиственных лесах и в лесостепях доля видов Lixini и Cleonini примерно одинакова, а в степях на долю Cleonini приходится 61 % от общего числа выявленных видов. Большинство видов ликсин Западно-Сибирской равнины распространены в лесостепной и степной зонах. Три вида *Lixus paraplecticus*, *L. iridis* и *Cleonis pigra* отмечены во всех природных зонах Западно-Сибирской равнины, кроме тундры и лесотундры. В тундре и лесотундре долгоносики подсемейства Lixinae не отмечены. В степях появляются виды и роды, отсутствующие в лесной и лесостепной зонах. Такое распределение вызвано тем, что долгоносики данного подсемейства связаны с определенными видами растений. Увеличение числа видов Cleonini в фауне степей происходит из-за увеличения аридности.

## 6.2. Ликсины котловин Южной Сибири

Для выяснения характера распространения ликсин в областях наибольшей видовой концентрации была проанализирована фауна гор Южной Сибири. Этот регион интересен еще и тем, что расположенные здесь степные массивы относятся к категории островных степей. В фауне исследованных котловин Южной Сибири выявлено 117 видов из 21 рода. В фауне Южной Сибири преобладают представители трибы Cleonini (более 80 %), из которых на долю рода *Stephanocleonus* приходится около 50 %. На долю Lixini приходится 18 %. Впервые для фауны России отмечены в Туве – *Adosomus grigorievi*, известный ранее из Монголии, и в Бурятии – *Pachycerus costatulus*, известный ранее из Китая.

При изучении фауны котловин Южной Сибири были выделены две основные фаунистические группы: фауна котловин юго-востока Западной Сибири и фауны степей Средней Сибири и Забайкалья (рис. 9). Такое разделение вызвано изменением видового разнообразия в степях с юга на север и с запада на восток вследствие усиления аридности к югу и центру. Фауны степей выделенных групп между собой мало сходны. Их сходство основано на присутствии широко-распространенных видов. Более сходны фауны степей внутри этих групп.

На юго-востоке Западной Сибири обособились в одну группу фауны котловин Южного Алтая (Нарымская) и Зайсанская, в другую – Телецкая, Кузнецкая, Предалтайская и Прииртышская. Отдельно стоит фауна Минусинских степей, поскольку она является переходной между фаунами Западной и Средней Сибири. Фауна степей гор Средней Сибири разделилась на 2 кластера. В первый вошли фауны ЮВ Алтая и Каргинской котловины, во вторую – степей Тувы. Фауна степей ЮВ Алтая объединилась с Тувинской, в связи с аридностью климата и широкого распространения сухих и опустыненных степей, а также полупустынных ландшафтов. Фауна ЮВ Алтая наиболее сходна с фауной Каргинской степи (14 общих видов). Фауна Убсунурской котловины примерно одинаково сходна с остальными фаунами степей гор Средней Сибири. Из фаун степей гор Средней Сибири наибольшее сходство с Забайкальскими фаунами имеет фауна Убсунурской котловины. В фауне степей Забайкалья наиболее сходны фауны Селенгинской и Северо-Читинских степей. Несколько отошла от них Приаргунско-Ононская фауна.

## 6.3. Распространение групп родов ликсин в азиатской части России

Важным был анализ распространения выделенных автором 5 групп в азиатской части России. При анализе фауны групп регионов азиатской части России выделены фауны 1) областей Западной Сибири (без Алтая) и Оренбургской области; 2) Дальнего Востока; 3) гор Южной Сибири (Алтая, регионов Средней Сибири и Забайкалья). Низкий коэффициент сходства Южной Сибири с остальными территориями (0,37) вызван значительным повышением здесь видового богатства группы «*Stephanocleonus*», что подтверждает своеобразие степных фаун данного региона. При этом группа «*Stephanocleonus*» в Южной Сибири доминирует по числу видов. Видовое богатство остальных групп («*Lixus*», «*Larinus*», «*Cleonis*») на территории Южной Сибири снижается. Группа «*Conorhynchus*» наиболее многочисленна по числу видов в Оренбургской области, в Западной Сибири – в Новосибирской области и Алтайском крае; в Южной Сибири – в Забайкалье. Видовое богатство группы «*Stephanocleonus*» в Амурской области снижается в 3 раза по сравнению с Бурятией, а в Западной Сибири – плохо представлена.

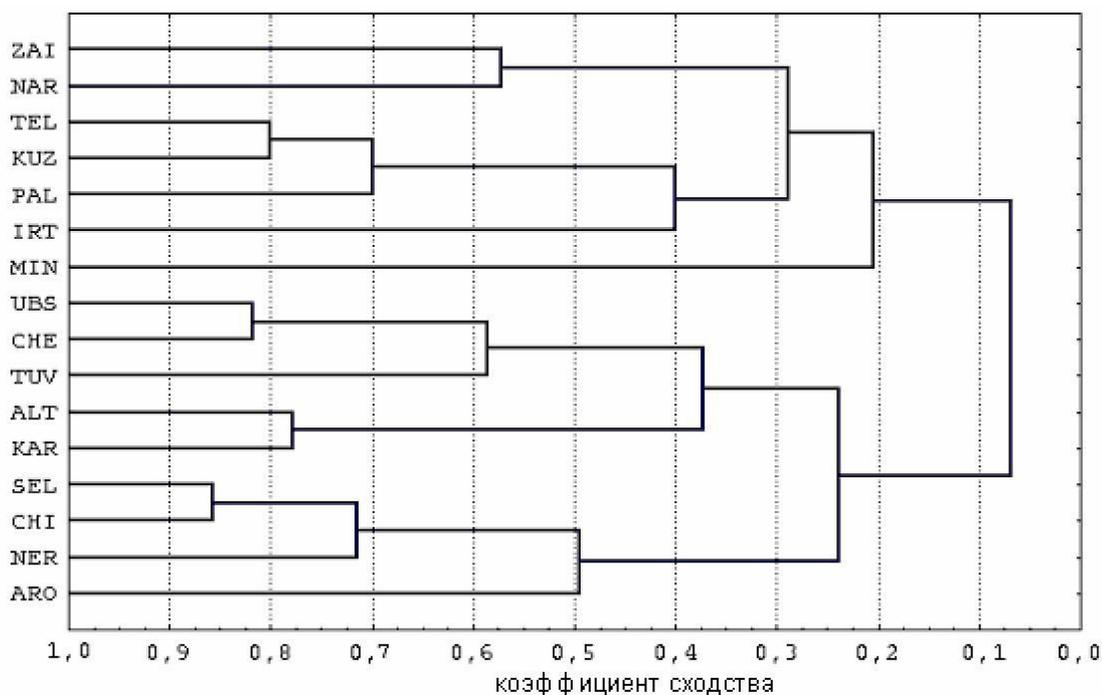


Рис. 9. Дендрограмма фаунистического сходства жуков-долгоносиков *Lixinae* котловин Южной Сибири и сопредельных территорий (по Шимкевичу-Симпсону).

Сокращения: *ZAI* – Зайсанская, *NAR* – Нарымская, *TEL* – Телецкая, *KUZ* – Кузнецкая, *PAL* – Предалтайская, *IRT* – Прииртышская, *MIN* – Минусинская, *UBS* – Убсунурская, *CHE* – Хемчикская, *TUV* – Центрально-Тувинская, *ALT* – Юго-Восточного Алтая, *KAR* – Каргинская, *SEL* – Селенгинская, *CHI* – Читино-Ингодинская, *NER* – Нерчинская, *ARO* – Приаргунско-Ононская фауна.

### Выводы

1. В энтомофауне азиатской части России выявлено 167 видов из 24 родов подсемейства *Lixinae*. Распределение видов по регионам изучаемой территории неравномерно: наиболее богаты по числу видов горы Южной Сибири (120 видов, или 72 % от всей фауны), на Дальнем Востоке и в Западной Сибири (без Горного Алтая) видовое богатство снижается почти в 2,5 раза. Два вида впервые отмечены для фауны России.

2. Изученные внутренние структуры разнообразны по строению и, вероятно, по функциям. Впервые выделены 4 типа провентрикулуса, 4 типа метэндостернита, 3 типа вентральной спикулы, 4 типа и несколько форм яйцеклада.

3. Метэндостернит ликсин усложняется у видов с хорошо развитыми крыльями и редуцируется у нелетающих форм.

4. Строение вентральной спикулы и яйцеклада у ликсин связано с их кормовыми растениями и условиями обитания. При откладывании яиц в мягкий субстрат вентральная спикула лировидная, яйцеклад – в основном конусовидный; в твердый и более жесткий субстрат – спикула рюмковидная, яйцеклад бочонковидный или лопатковидный.

5. Установлено, что в надвидовой систематике признаки строения метэндостернита, вентральной спикулы и яйцеклада имеют ценность для выявления групп родов, а провентрикулуса – для различения триб. В

подсемействе выделяются 5 групп родов: «*Larinus*», «*Stephanocleonus*», «*Conorhynchus*», «*Cleonis*», «*Lixus*».

6. Выявлены вероятные пути трансформации изучаемых структур. У ликсин выделены три направления изменений проventрикулуса ликсин. В первом направлении (I тип) проventрикулус разделяется на две функционально разграниченные части: переднюю и жевательную. Во втором направлении (II тип) – увеличивается мощность переднего отдела проventрикулуса путем образования сгиба на границе жевательной и передней частей пластинки. В третьем направлении (III тип) – усиливается жевательная мощность проventрикулуса путем включения передней части функционально в жевательную часть.

7. В азиатской части России выделяются три обособленные группы региональных фаун: Западно-Сибирской равнины, гор Южной Сибири и Дальнего Востока России.

8. По видовому составу ликсин в равнинной части Западной Сибири образуются две ландшафтные группы фаун: тайги, мелколиственных лесов и северной лесостепи, а также южной лесостепи и степи. С севера на юг происходит увеличение доли *Cleonini* и числа степных видов в фауне ликсин, что связано с увеличением аридности территории.

9. Фауна ликсин котловин Южной Сибири неоднородна по видовому составу, отличается от окружающей равнинной территории и подразделяется на три группы: Алтая, Средней Сибири и Забайкалья. Фауна ликсин предгорных котловин Алтая и Саян является переходной между горной и равнинной фаунами.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. Чабаненко, Е.В. Особенности биоразнообразия жуков-долгоносиков подсемейства *Lixinae* (Coleoptera, Curculionidae) степей Южного Урала и Сибири / Е.В. Чабаненко // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2007. – Вып. 75. – С. 396–398.
2. Чабаненко, Е.В. Обзор фауны жуков-долгоносиков подсемейства *Lixinae* (Coleoptera, Curculionidae) степей южной Сибири / Е.В. Чабаненко // Вестник Томского государственного университета. – 2009. – № 321. – С. 199–203.

### Прочие статьи:

3. Чабаненко, Е.В. К фауне жуков-долгоносиков подсемейства *Lixinae* (Coleoptera, Curculionidae) Амурской области // Животный мир Дальнего Востока. – Благовещенск, 2007. – Вып. 6. – С. 37–40.
4. Чабаненко, Е.В. Особенности распределения долгоносиков подсемейства *Lixinae* (Coleoptera, Curculionidae) в Западной Сибири / Е.В. Чабаненко, А.А. Легалов // Биология: теория, практика, эксперимент. Сборник материалов международной научной конференции. – Саранск, 2008. – С. 155–157.
5. Чабаненко, Е.В. Обзор фауны жуков-долгоносиков подсемейства *Lixinae* (Coleoptera, Curculionidae) степей Бурятии / Е.В. Чабаненко, А.А. Легалов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – № 2. – С. 53–62.