

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.

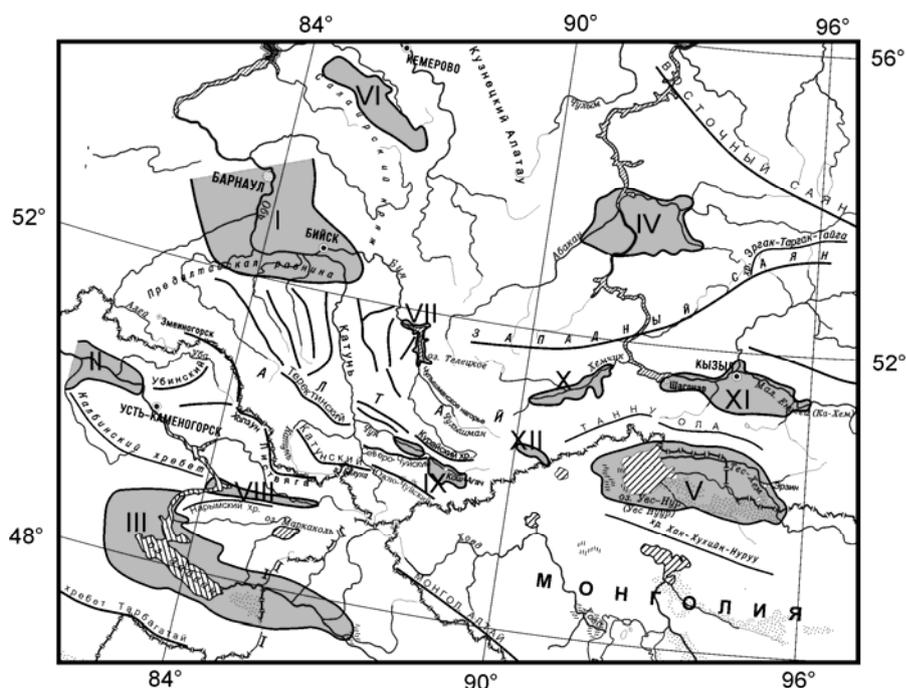


Рис. 1. Котловины Алтае-Саянской горной области: I – Предалтайская, II – Прииртышская, III – Зайсанская, IV – Минусинская, V – Убсунурская, VI – Кузнецкая, VII – Телецкая, VIII – Нарымская, IX – ЮВ Алтая, X – Хемчикская, XI – Центрально-Тувинская, XII – Каргинская.

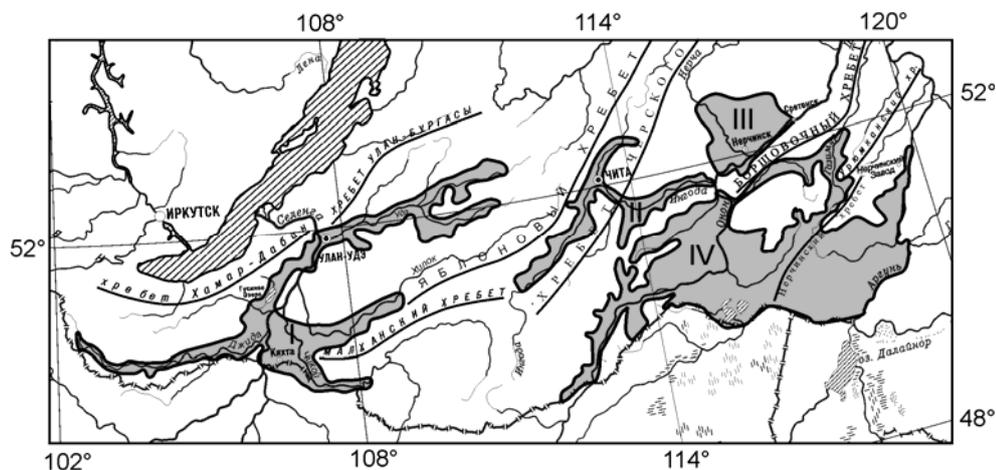


Рис. 2. Степи Забайкалья: I – Селенгинская, II – Читино-Ингодинская, III – Нерчинская, IV – Приаргунско-Ононская фауна.

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 Curculionidae 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 и 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 вариабельности 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

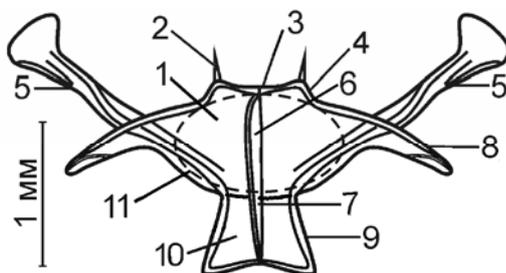


Рис. 3. Метэндостернит *Leucomigus candidatus* Pall.: 1 – ламина, 2 – сухожилие, 3 – верхушечная часть метэндостернита, 4 – передний отросток, 5 – ветви, 6 – передняя доля вентрального выступа, 7 – задняя доля вентрального выступа, 8 – латеральный отросток, 9 – основание метэндостернита, или стебель,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

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.

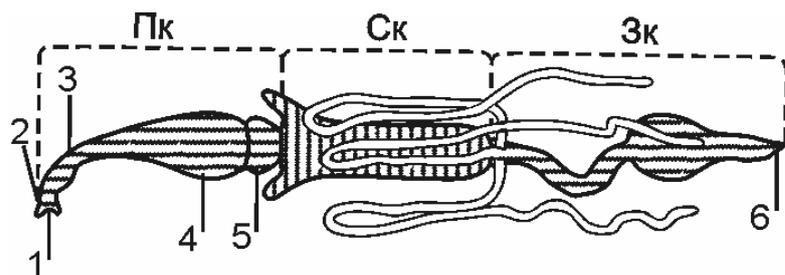


Рис. 4.

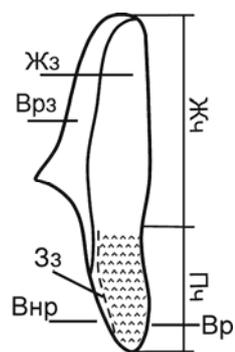


Рис. 5.

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 – провентрикулус, 6 – анальное отверстие.

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

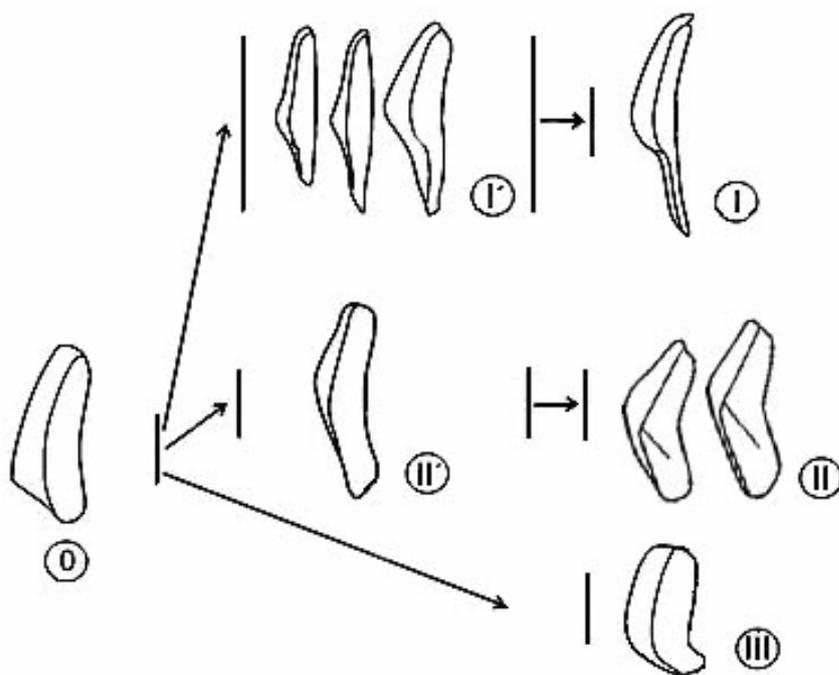


Рис. 6. Вероятные направления изменений провентрикулуса ликсин.

5.2.3. Изменения пищевода и зоба *Lixinae*

При смене характера пищевого субстрата изменения претерпевает не только провентрикулус. Отмечена корреляция между строением жевательного желудка и хитинизацией пищевода и зоба. Когда провентрикулус состоит из простых пластинок (исходного типа, частично I' и II' подтипов), то пищевод и зоб слабо склеротизованы и хитинизированы. При усложнении строения провентрикулуса 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 провентрикуллюса: выпуклости, продольные двойные густые ряды хет, участки продольных сгущений хет, сужающихся по направлению к жевательной части провентрикуллюса.

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

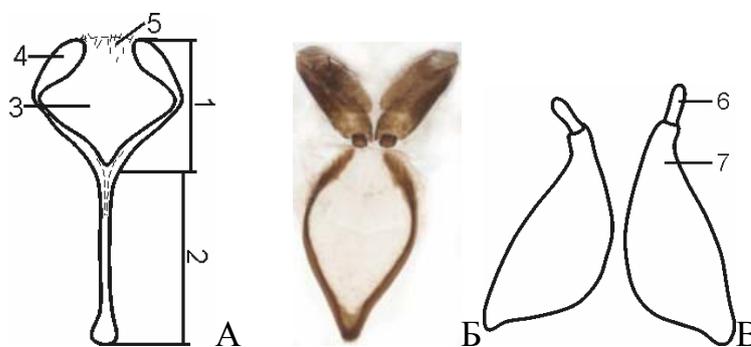


Рис. 7. А. Брюшная вентральная спикула (*Larinus meleagris* Petri): 1 – ветви, 2 – манубриум, 3 – ламелла, 4 – дистальная лопасть, 5 – микрохета;
 Б. Вентральная спикула и яйцеклад *Conorhynchus conirostris* Gebl.;
 В. Яйцеклад (*Lixus furcatus* Ol.): 6 – гоностиль, 7 – гонококсит.

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 яйцекада в пределах трибы объединяются в 4 основные группы: клеонусная (I), коноринхусная (II), стефаноклеонусная (III), пахицерусная (IV).

Для первой группы характерен клеонусный тип яйцекада – 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 яйцекада 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 яйцекада 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 яйцекада бобовидной формы с вдавлением с внутреннего края коксита и сильнее склеротизованным и выпуклым внешним краем (характерен для видов *Asproparthenis*) из конусовидного яйцекада (подобного *A. foveicollis* Gebl.). Далее вдавление внутреннего края коксита распространилось по всей вентральной стороне, образуя на ней вогнутость. И затем образовался яйцекада коноринхусного типа

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

Для третьей группы характерен стефаноклеонусный тип яйцекада. 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 яйцекаде 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. яйцекада с очень короткой рукояткой. Отдельные черты строения яйцекада стефаноклеонусного типа отмечены в других типах яйцекада, например в коноринхусном типе – 2 базальных зубчика (*Asproparthenis vexatus* Gyll., *Euryocleonus gigas*). Впервые в ликсинах близкая к стефаноклеонусному типу форма яйцекада выявлена в роде *Larinus* (*L. latus*); у *Pleuroocleonus quadrivittatus* Zubk. яйцекада сходен с таковым *Stephanocleonus bicostatus* Gebl.

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

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

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 гонокситов 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, гоноксит 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.

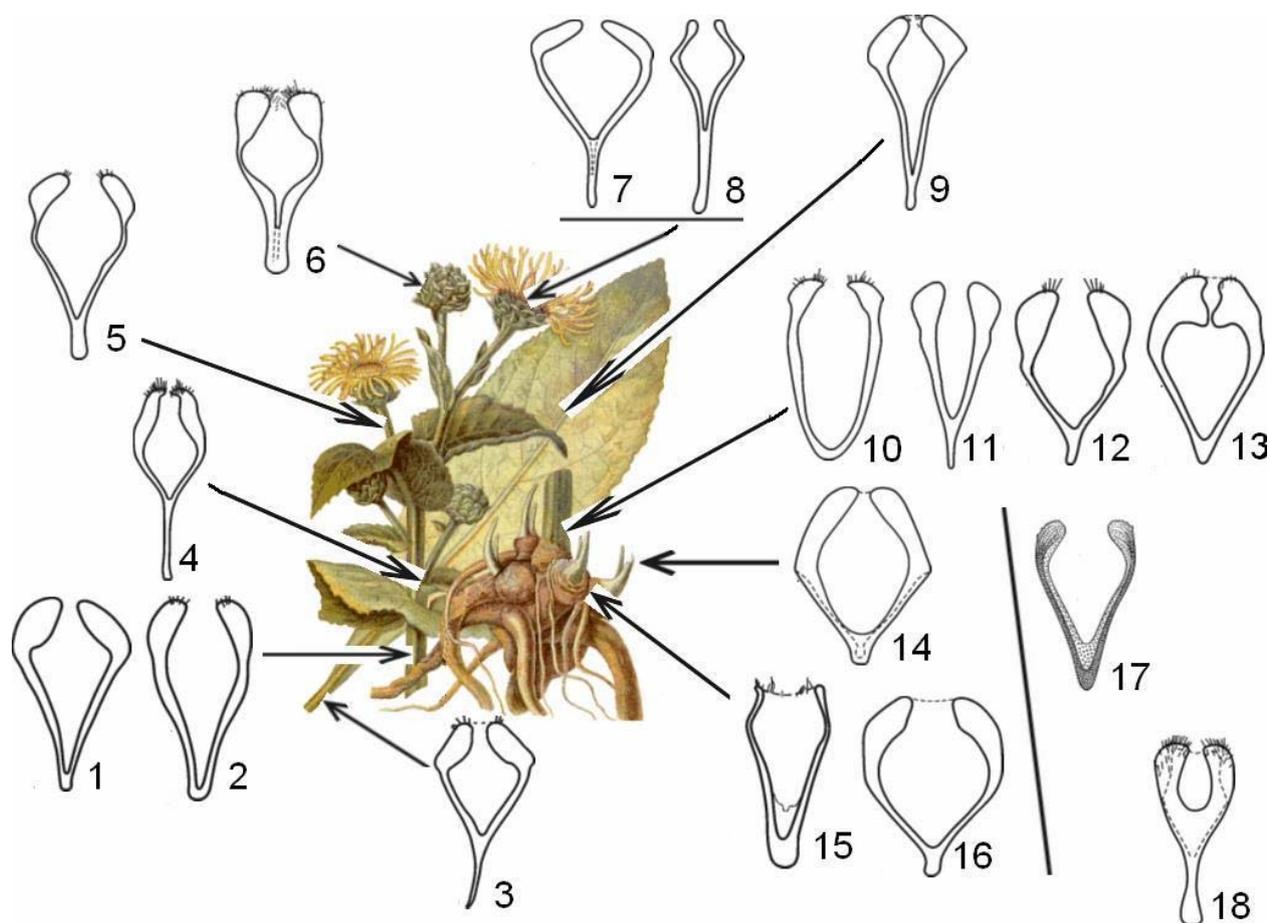


Рис. 8. Зависимость строения вентральной спикулы от места яйцекладки: 1 – *Lixus iridis*, 2 – *L. probus*, 3 – *L. cylindrus*, 4 – *L. strangulatus*, 5 – *L. incanescens*, 6 – *Larinus latus*, 7 – *L. obtusus*, 8 – *L. jaceae*, 9 – *Lixus cribricollis*, 10 – *L. rubicundus*, 11 – *L. linnei*, 12 – *L. 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 (проventрикулуса, 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 голоотрубки (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.

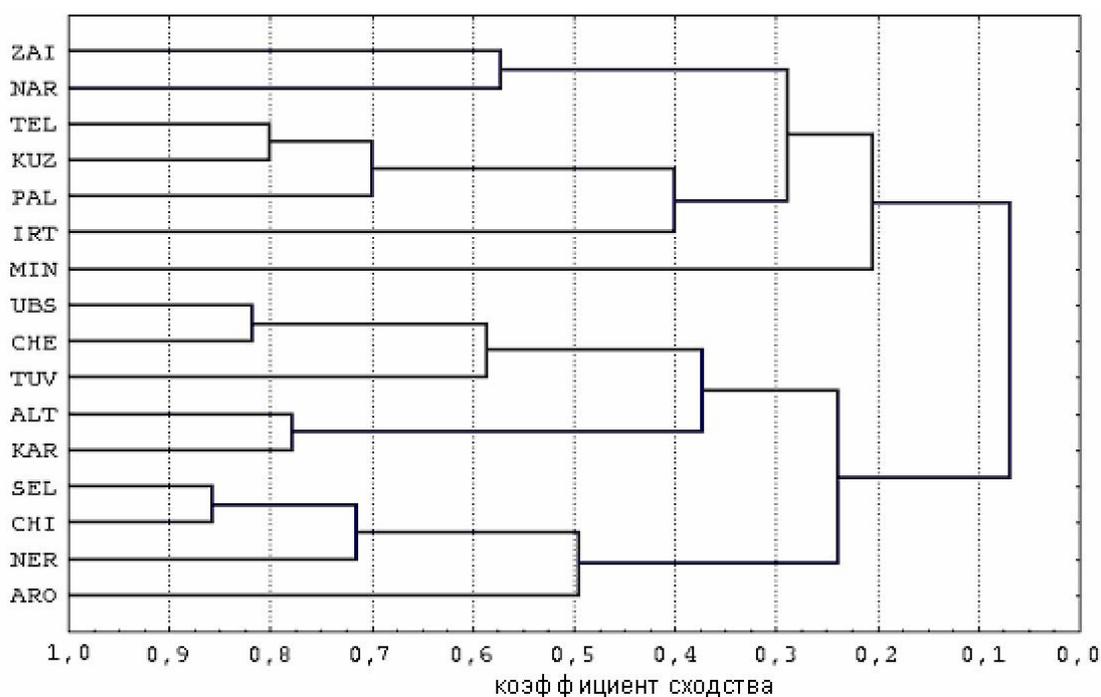


Рис. 9. Дендрограмма фаунистического сходства жуков-долгоносиков *Lixinae* котловин Южной Сибири и сопредельных территорий (по Шимкевичу-Симпсону).

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 провентрикулюса, 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 провентрикулюса – 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 провентрикулуса ликсин. В первом направлении (I тип) провентрикулус разделяется на две функционально разграниченные части: переднюю и жевательную. Во втором направлении (II тип) – увеличивается мощность переднего отдела провентрикулуса путем образования сгиба на границе жевательной и передней частей пластинки. В третьем направлении (III тип) – усиливается жевательная мощность провентрикулуса 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.