РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный Научный Центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre

Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 7. Вып. 2
Vol. 7. No. 2

Ростов-на-Дону
2011

Кавказский энтомол. бюллетень 7(2): 197–209 © CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULL. 2011

Чешуйки надкрылий долгоносиков трибы Cleonini sensu lato (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) – опыт типизации

Elytral scales of weevils of the tribe Cleonini sensu lato (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) – try of typification

Ю.Г. Арзанов, Г.В. Валов
Yu.G. Arzanov, G.V. Valov

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

Ключевые слова: Coleoptera, Curculionidae, триба Cleonini sensu lato, сканирование лазерным микроскопом, чешуйки.
Key words: Coleoptera, Curculionidae, tribe Cleonini sensu lato, scanning by laser microscope Keyence VK-9700, scales.

Резюме. Изучены чешуйки надкрылий долгоносиков трибы Cleonini sensu lato. Всего проанализировано 48 родов мировой фауны. Исследования проводились на цветном сканирующем лазерном микроскопе Keyence VK-9700. Полученные изображения представлены микрофотографиями высокой четкости, выполненными в режиме сканирования лазером (фиолетовый лазер с длиной волны 408 нм). Увеличение снимков составляет 1500 крат. Предложена новая типология чешуек надкрылий. Проведен анализ связи формы чешуек, характера и плотности их расположения с местообитаниями таксонов. Установлено, тип чешуек лишь частично отражает филогенетическую близость таксонов, хотя для ряда родовых групп он является достаточно устойчивым. Выявлено, что основная функция чешуек поверхности надкрылий сводится не к созданию защиты от перегрева и терморегуляции организма, а, главным образом, для маскировки.

Abstract. Elytral scales of weevils of the tribe Cleonini sensu lato are studied. Totally 48 genera of world fauna are analyzed. Colour scanning laser microscope Keyence VK-9700 was used for this study. The received images represent the microphotos of high definition made in scanning mode by laser (violet laser with length of wave 408 nanometers) with 1500 multiple increase. New typology of elytral scales is proposed. Corellation between structure, character and density of location of elytral scales and habitat of taxa is analized. The type of scales only partially shows the phylogenetic relations of taxa, although it is sufficiently stable for some generic groups. It is revealed that main function of elytral scales is masking, but not protection and thermoregulation of a body.

Особенности поверхностного опушения надкрылий жесткокрылых давно используются в систематике. Во многих определительных ключах ряд родов долгоносиков надежно идентифицируется по густоте, характеру расположения и форме поверхностных чешуек [Арнольди et al., 1965]. Это относится также и ко многим родам и видам долгоносиков трибы Cleonini sensu lato. Надежное определение родов *Asproparthenis* Gozis, 1886, *Chromosomus* Motschulsky, 1860, *Temnorhinus* Chevrolat, 1873, *Conorhynchus* Motschulsky, 1860, *Pseudotemnorrhinus* Voss, 1960 осуществляется с учетом морфологических особенностей чешуек [Тер-Минасян, 1958, 1970, 1972, 1988; Арзанов, 2005, 2006а, б, в].

Задачей настоящей работы является описание с помощью 3D-микроскопа поверхности надкрылий большинства таксонов родовой группы трибы Cleonini sensu lato.

Материал и методы

В работе использованы богатейшие коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и материалы коллекции Ю.Г. Арзанова.

Список изученного материала представлен ниже.

Molytinae, Paipalesomini. *Paipalephorus mucoreus* (Jekel, 1873).

Lixinae, Cleonini sensu lato. *Adosomus roridus* (Pallas, 1781), *Ammocleonus aschabadensis* (Faust, 1884), *Aplesilus ruginodis* (Reitter, 1913), *Apleurus albovestitus* (Casey, 1891), *Asinocleonus taciturnus* (Faust, 1885), *Asproparthenis punctiventris* (Germar, 1824), *Atactogaster zebra* (Chevrolat, 1873), *Borisocleonus vittiger* (Fåhraeus, 1842), *Bothynoderes affinis* (Schrank, 1781), *Brachycleonus fronto* (Fischer-Waldheim, 1835), *Calodemas errans* (Fåhraeus, 1871), *Chromonotus vittatus* (Zoubkov, 1829), *Chromosomus fischeri* (Fåhraeus, 1842), *Cleonis pigra* (Scopoli, 1763), *Cnemodontus limpidus* (Gyllenhal, 1834), *Coniocleonus hollbergi* Fåhraeus, 1842, *Conorhynchus conirostris* (Gebler, 1830), *Cosmogaster lateralis* (Gyllenhal, 1834), *Cyphocleonus dealbatus* (Gmelin, 1790), *Entymetopus lineolatus* Motschulsky, 1860, *Eumecops kittaryi* (Hochhuth, 1851), *Georginus bellus* Jakobson, 1913, *Glebius confluens* (Fåhraeus, 1842), *Gonocleonus margaritifer* Lucas, 1844, *Hemeurysternus limis* (Menetries, 1849), *Isomerops fausti* (Petri, 1908), *Epexochus lehmanni* (Menetries, 1849), *Koenigius palaestinus* Heyden, 1899, *Leucochromus imperialis* (Zoubkov, 1837), *Leucomigus candidatus* (Pallas, 1771), *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761), *Liocleonus clathratus* (Olivier, 1807), *Lixomorphus*

algirus (Linnaeus, 1758), *Lixopachys luxerii* (Chevrolat, 1873), *Mecaspis alternans* (Herbst, 1795), *Menecleonus anxius* (Gyllenhal, 1834), *Microcleonus panderi* (Fischer-Waldheim, 1835), *Mongolocleonus gobiensis* (Voss, 1967), *Monolophus praeditus* (Faust-, 1883), *Neocleonus sannio* (Herbst, 1795), *Pachycerus segnis* (Germar, 1834), *Pentatropis formosus* Fåhraeus, 1842, *Plagiographus nigrosuturatus* (Goeze, 1777), *Pleurocleonus quadrivittatus* (Zoubkov, 1829), *Porocleonus candidus* (Olivier, 1807), *Priorhinus canus* (Wiedermann, 1823), *Pseudocleonus cinereus* (Schrank, 1781), *Pseudotemnorrhinus elongatus* (Gebler, 1845), *Pycnodactylus hololeucus* (Pallas, 1781), *Rhabdorhhynchus seriegranosus* (Chevrolat, 1873), *Scaphomorphus vibex* (Pallas, 1781), *Stephanocleonus tetragrammus* (Pallas, 1781), *Surchania sijazovi* Lebedev, 1931, *Temnorhinus strabus* (Gyllenhal, 1834), *Terminasiania granosa* (Zoubkov, 1833), *Tetragonothorax lyali* (Alonso-Zarazaga, 1999), *Trichocleonus leucophyllus* (Fischer-Waldheim, 1821), *Xanthochelus fautus* (Olivier, 1807), *Xenomacrus glacialis* (Herbst, 1797), *Xeradosomus samsonovi* (Gebler, 1845).

Для получения качественных фотографий чешуек была необходима предварительная подготовка сканируемого образца. Для этого жуков размачивали по традиционной методике и очищали от поверхностного мусора (частичек почвы и восковых выделений, существенно ухудшавших качество фотографии). Очистка надкрылий производилась с помощью мелких художественных кисточек в мыльном растворе моющего средства.

Исследования проводились в лаборатории 3D-микроскопии ЮНЦ РАН на цветном сканирующем лазерном микроскопе Keyence VK-9700. Полученные изображения были представлены микрофотографиями высокой четкости, выполненными в режиме сканирования лазером (фиолетовый лазер с длиной волны 408 нм), с информацией о цвете объектов, регистрируемой в едином цикле режима оптического микроскопа. Увеличение снимков составляло 1500 крат. Сканирование надкрылий всех используемых в работе видов осуществляли в основной части правого надкрылья (вблизи места расположения монтировочной энтомологической булавки).

Результаты

Типология структур поверхности крыльев насекомых и, в том числе, надкрылий жесткокрылых впервые в отечественной науке проведена Бочаровой-Месснер [1977]. Ею выделено две категории структур на поверхности крыльев насекомых: не отчлененные и отчлененные от несущей поверхности образования.

К первой категории относятся всякого рода выросты на поверхности надкрылья, которые принято называть скульптурой надкрылий. Наиболее полно характеристика скульптуры надкрылий предложена Якобсоном [1905–1915], который различал точки, поры, морщинки, кили, мозоли и т.п. Надкрылья на своей поверхности могут нести частички грунта, склеенные выделениями восковых желез и различными напылениями, которые препятствуют рассмотрению скульптуры.

Ко второй категории Бочарова-Месснер относит щетинки, щетиночки, чешуйки, волоски и грифельки. Клюге [2000] считает, что характерной особенностью покровов членистоногих является наличие щетинок или хет (seta, или chaeta) – кутикулярных образований, являющихся продуктом выделения специализированной эпителиальной клетки. Чешуйки на поверхности надкрылий следует рассматривать как уплощенные расширенные хеты, имеющие многочисленные параллельные продольные ребрышки, которые у насекомых впервые появились у первичнобескрылых, щетинкохвостых – Triplura Ewing, 1942 [Клюге, 2000].

По классификации Бочаровой-Месснер, щетинками (хетами) считаются суживающиеся сразу от основания конусовидные выросты длиной 15–150 мкм, щетиночками (или хетоидами) – сходные по строению, но всегда мелкие (до 15 мкм в длину) выросты. Чешуйками она считает в той или иной мере расширяющиеся сразу от основания, чаще всего в той или иной мере уплощенные, различного строения и размеров образования. Поверхность чешуйки обычно включает отдельные борозды, ряды зубчиков или ребрышек. Волосками, по ее классификации, считаются длинные цилиндрические образования, длина которых во много раз превышает толщину. Все отчлененные выросты на поверхности надкрылий (по Бочаровой-Месснер) закреплены либо в ямках, либо в валикообразных, чашеобразных или рюмкообразных теках.

В отряде жесткокрылых (Coleoptera) поверхностные чешуйки распространены во многих семействах, но наибольшее развитие получили лишь в семействе жуков-долгоносиков (Curculionidae).

Типология чешуйчатого покрова жуков-долгоносиков проведена Карасевым [1991]. Автор выделяет два типа чешуек на поверхности тела долгоносиков: «игольчатые» и «ребристые». К сожалению, это достаточно упрощенная система, которая не отражает все многообразие форм чешуек. В нашей работе мы постарались ее, насколько возможно, конкретизировать.

Типы чешуек интегумента надкрылий Cleonini sensu lato. На поверхности надкрылий долгоносиков Cleonini sensu lato встречаются щетинки и чешуйки. Первые располагаются в точечных рядах и обычно слабозаметны. До последнего времени они не использовались в диагностике таксонов. Чешуйки, напротив, достаточно важны в диагностике и систематике, их степень уплощенности, вытянутости и форма имеет существенное значение в характеристике таксонов. В отличие от щетинок, чешуйки долгоносиков всегда в той или иной мере имеют исчерченность или явственные продольные ребра.

В зависимости от степени уплощенности у долгоносиков выделено два основных типа чешуек: хетовидные и уплощенные.

Хетовидные чешуйки в зависимости от формы подразделены нами на *щетинковидные* чешуйки (рис.

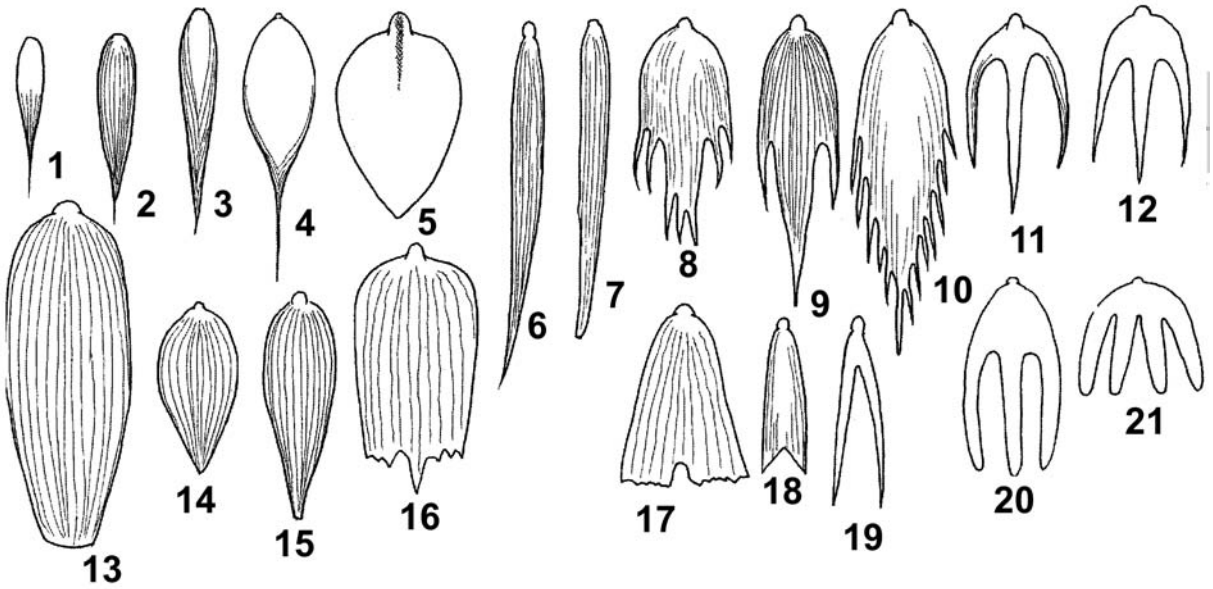


Рис. 1–21. Типы чешуек Lixinae на надкрыльях.

1–3 – хетовидные чешуйки: 1–2– щетинковидная; 3 – веретеновидная; 4–21 – уплощенные чешуйки: 4, 14–15 – ланцетовидная; 5 – яйцевидная; 6–7 – удлиненно-ланцетовидная; 8–10 – зубчатая; 11–12, 17–21 – лопастная; 13, 16 – плоская.

Fig. 1–21. Types of elytral scales of Lixinae.

1–3 – chaeta-shaped scales: 1–2 – seta-shaped; 3– spindle-shaped; 4–21 – flattened scales: 4, 14–15 – lanceolate; 5 – egg-shaped; 6–7 –elongate-lanceolate; 8–10 –dens-shaped; 11–12, 17–21 –lobe-shaped; 13, 16 – flat.

1–2), прямые или слегка изогнутые с неявственными ребрами, и *веретеновидные* чешуйки (рис. 3), более удлиненные, на вершине заостренные или вытянутые в длинный волосок, более или менее расширенные в средней части, где обычно дорсовентрально уплощенные с продольными или косыми ребрами различной протяженности.

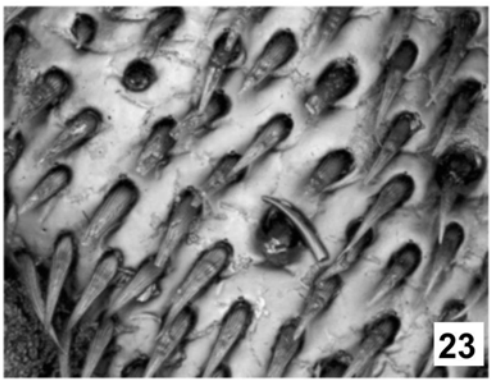
Уплощенные чешуйки в зависимости от формы представлены: *яйцевидными* чешуйками (рис. 5), *ланцетовидными* чешуйками (рис. 4, 14–15), *удлиненно-ланцетовидными* чешуйками (рис. 6–7), *лопастными* чешуйками, имеющими 2 и более лопастей в дистальной части чешуйки (рис. 11–12, 17–21), *зубчатыми* чешуйками с выростами по боковой стороне чешуйки (рис. 8–10) и *плоскими* чешуйками (рис. 13, 16).

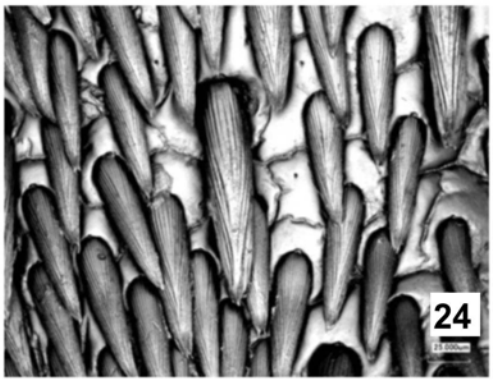
Окраска, опушение и скульптура надкрылий. Давно отмечено, что долгоносики трибы Cleonini являются сборной (парафилетической) группой [Тер-Минасян, 1988; Жерихин, Егоров, 1990]. На основании изучения головы, строения ног, внутреннего мешка эдеагуса и гениталий самок было подтверждено, что триба Cleonini сборная и представлена несколькими самостоятельными таксонами. В настоящей работе эти таксоны рассматриваются как группы родов [Арзанов, 2006г, 2007, 2009].

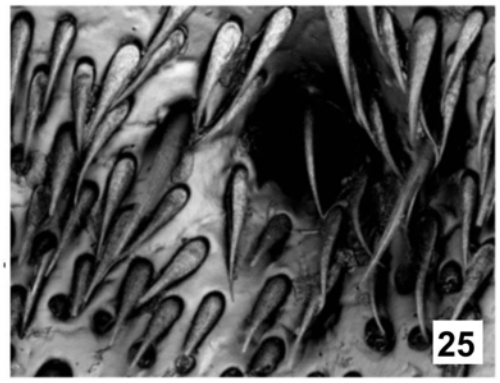
Группа родов, близкая к *Neocleonus*, включает роды, распространение которых охватывает Северную и Восточную Африку (роды *Neocleonus* Chevrolat, 1873, *Tetragonothorax* Chevrolat, 1873, *Cosmogaster*, Faust, 1904), Юго-Восточную Азию (*Atactogaster* Faust, 1904), Южную Африку (*Cnemodontus* Chevrolat, 1873) и степи Палеарктики с частичным проникновением на юго-восток Индостана (*Leucophyeus* Marshall, 1949). В целом для группы характерно обитание в саванных биотопах с древесно-кустарниковой растительностью или крупными травами.

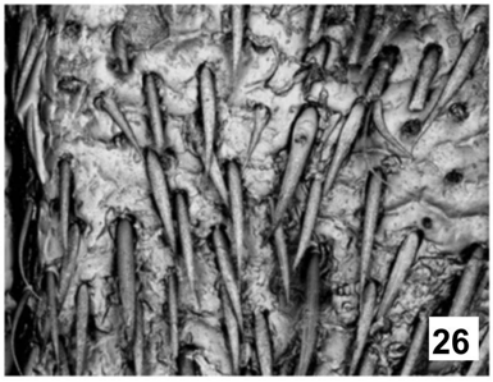
Окраска большинства видов серая, более или менее однотонная, или из светлых и коричневых, равномерно расположенных щетинковидных или веретеновидных чешуек. В редких случаях на поверхности надкрылий есть единичные пятна, образованные оголенными участками надкрылий или сгущенными чешуйками.

Группа родов, близкая к *Leucochromus*, включает виды, ареалы которых ограничены Древним Средземьем и, в большинстве случаев, не выходят за пределы Сахаро-Гобийской провинции (роды *Leucochromus* Motschulsky, 1860, *Isomerops* Reitter, 1913, *Epexochus* Reitter, 1913, *Ammocleonus* Bedel, 1907 и *Brachycleonus* Faust, 1904). Развитие этих родов проходит на древесно-кустарниковой псаммофитной растительности (саксаулы, древовидные солянки и др.), жуки встречаются открыто на ветвях растений. Для этой группы родов характерна расчленяющая окраска из контрастных резких продольных снежно-белых полос из плотных чешуек вперемежку с оголенными участками надкрылий (род *Leucochromus*) или покровительственная окраска из плотно расположенных чешуек белого, коричневого или песочного цветов (роды *Epexochus*, *Ammocleonus*, *Brachycleonus*) под цвет окружающего фона. Для большинства родов характерны плоские зубчатые чешуйки, плотно сгруппированные на междурядьях и скрывающие скульптуру надкрылий. В эту группу включены палеарктические древнесредиземноморские роды *Ammocleonus* (рис. 32), *Brachycleonus* (рис. 33), имеющие, в отличие от остальных, широкие









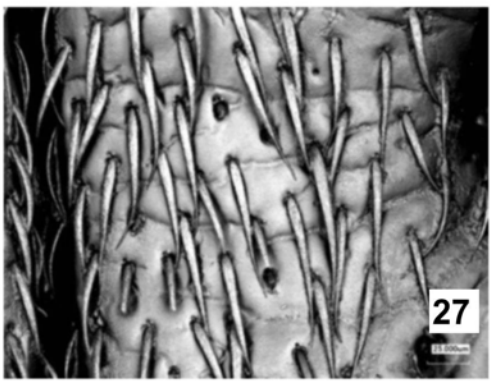


Рис. 22–29. Molytinae и Lixinae.

22 – *Paipalephorus mucoreus*; 23 – *Neocleonus sannio*; 24 – *Tetragonothorax lyali*; 25 – *Cosmogaster lateralis*; 26 – *Atactogaster zebra*; 27 – *Cnemodontus limpidus*; 28 – *Leucophyeus pedestris*; 29 – *Leucochromus imperialis*.

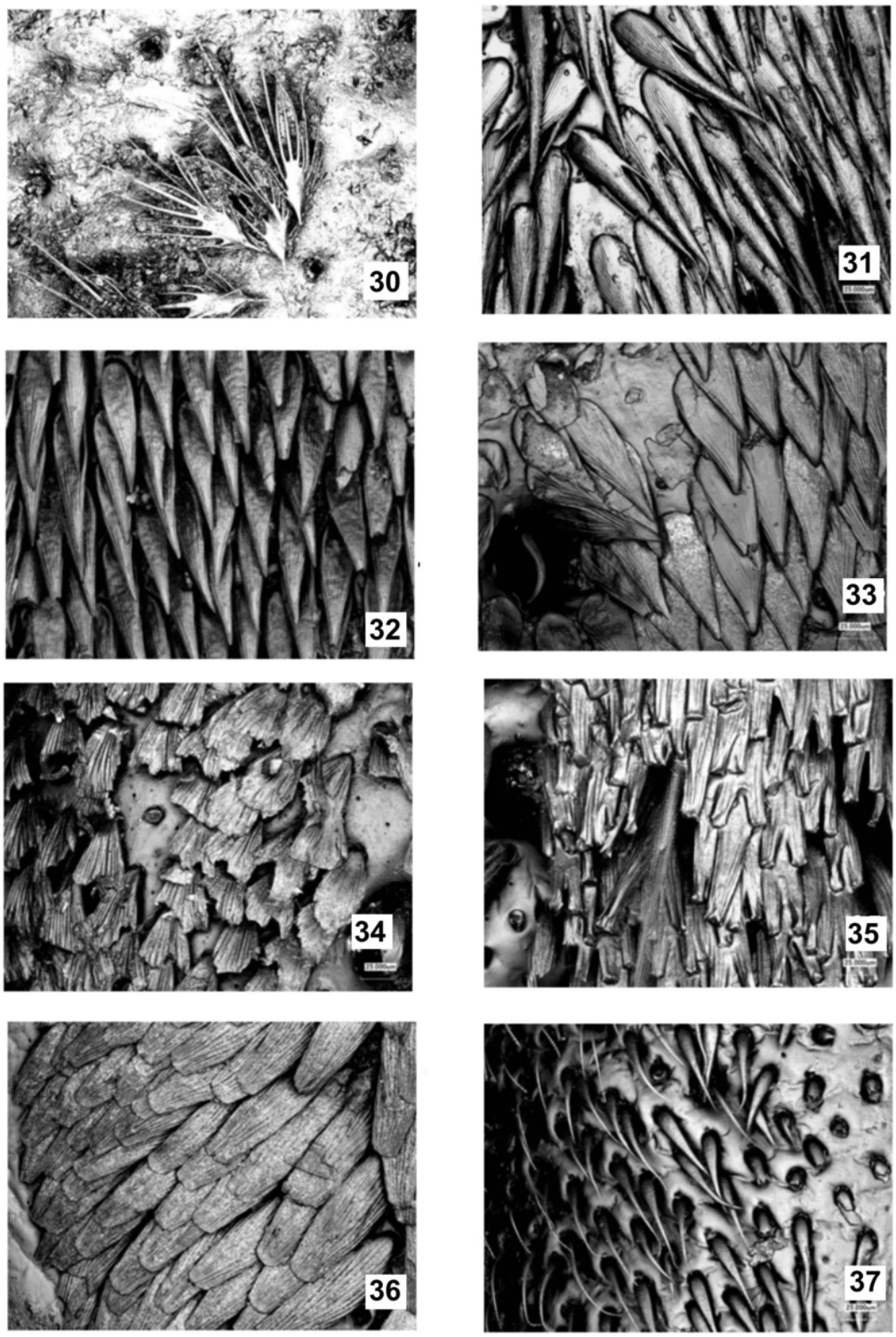


Рис. 30–37. Lixinae.

30 – *Isomerops fausti*; 31 – *Epexochus lehmanni*; 32 – *Ammocleonus aschabadensis*; 33 – *Brachycleonus fronto*; 34 – *Porocleonus candidus*; 35 – *Trichocleonus leucophyllus*; 36 – *Liocleonus clathratus*; 37 – *Pentatropis formosus*.

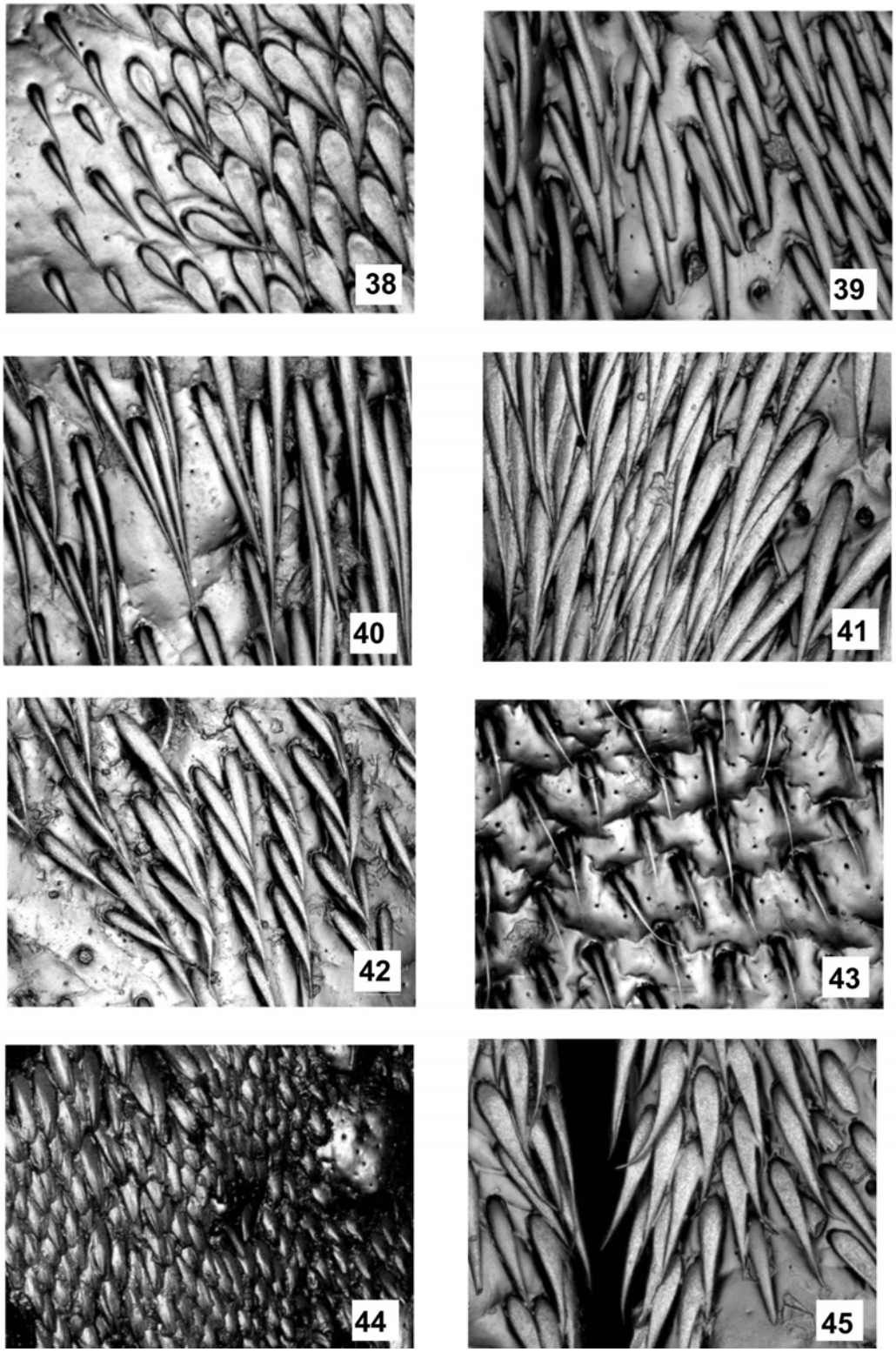


Рис. 38–45. Lixinae.

38 – *Priorhinus canus*; 39 – *Cleonis pigra*; 40 – *Adosomus roridus*; 41 – *Cyphocleonus dealbatus*; 42 – *Cyphocleonus triculcatus*; 43 – *Lixomorphus algirus*; 44 – *Xeradosomus samsonovi*; 45 – *Leucomigus candidatus*.

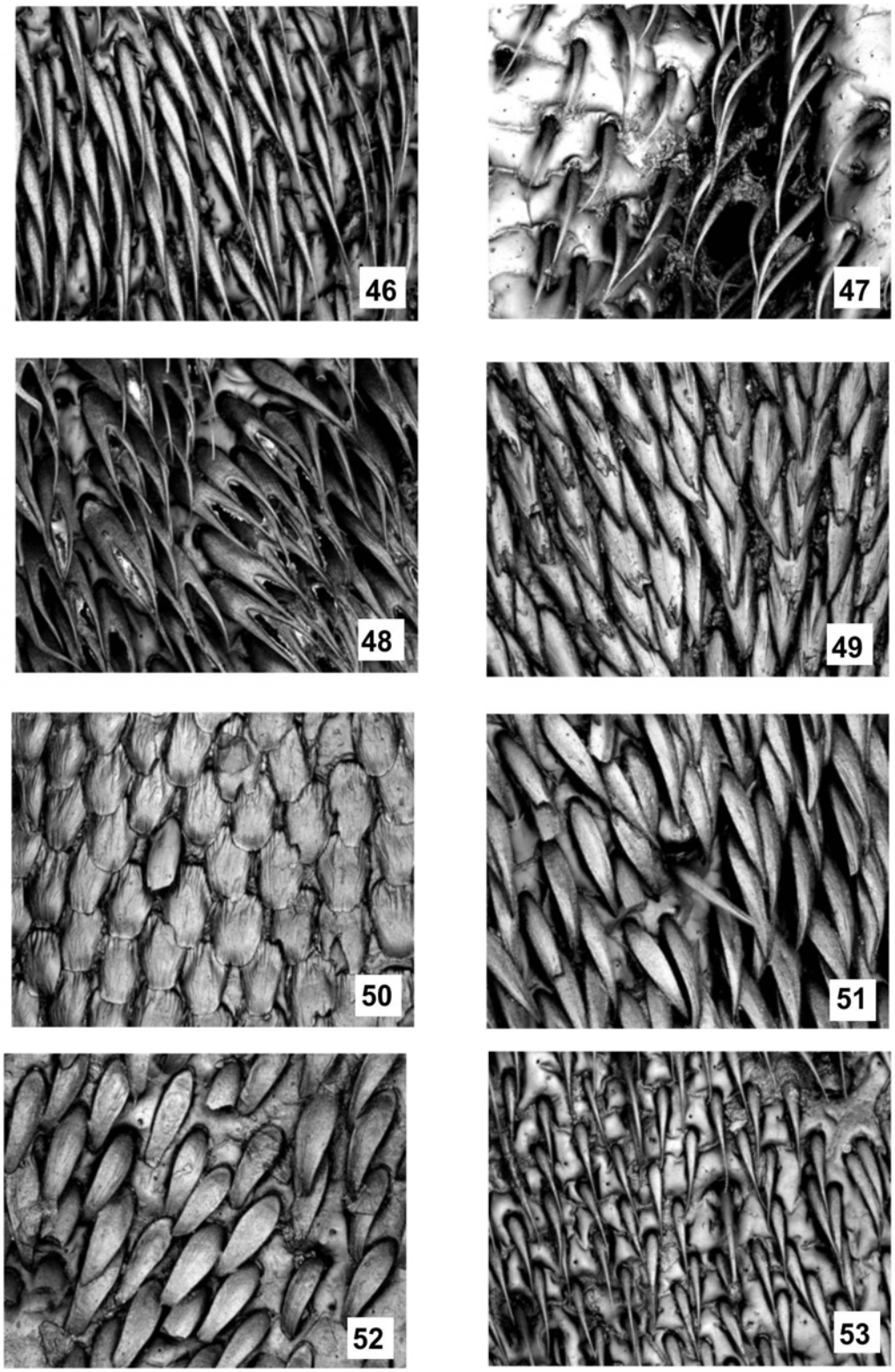
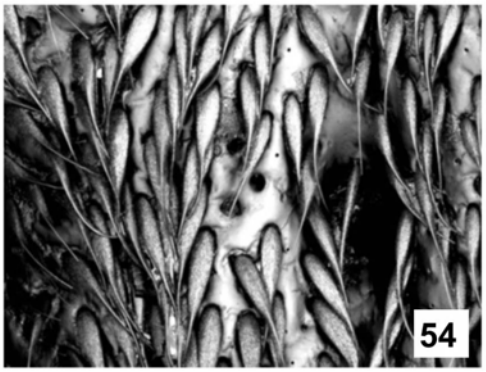
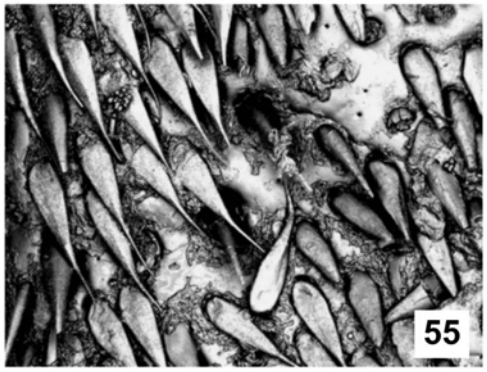
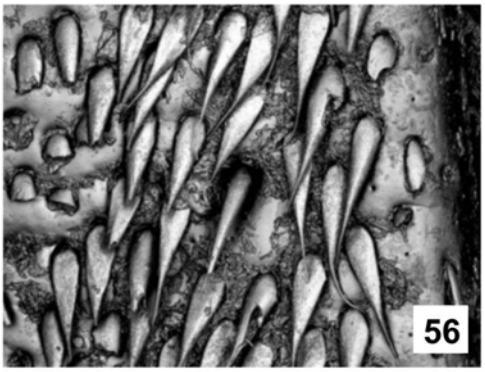


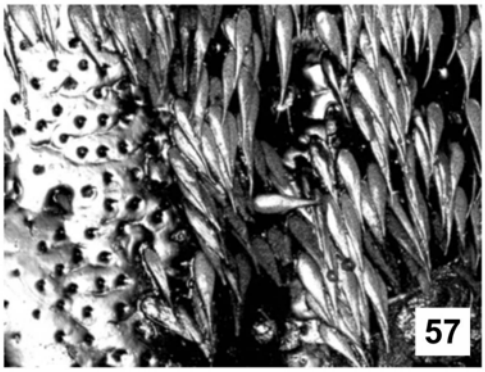
Рис. 46–53. Lixinae.

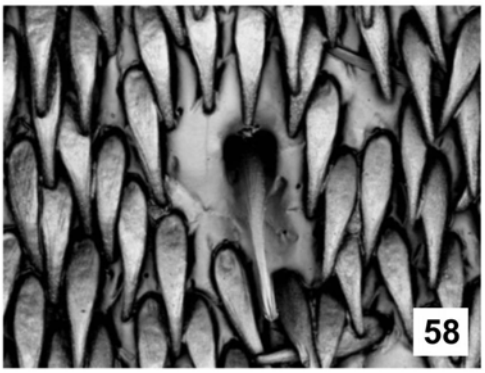
46 – *Pseudocleonus cinereus*; 47 – *Xanthochelus fautus*; 48 – *Pachycerus segnis*; 49 – *Microcleonus panderi*; 50 – *Mongolocleonus gobiensis*; 51 – *Terminasiania granosa*; 52 – *Pseudoisomerus mangystavicus*; 53 – *Stephanocleonus tetragrammus*.

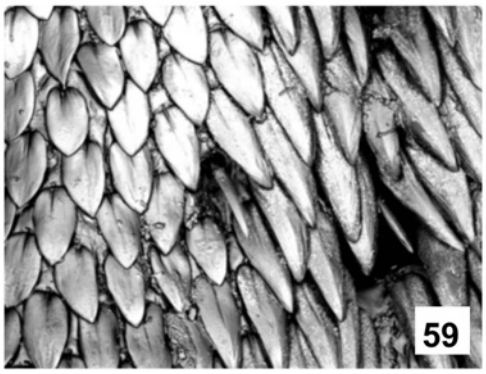


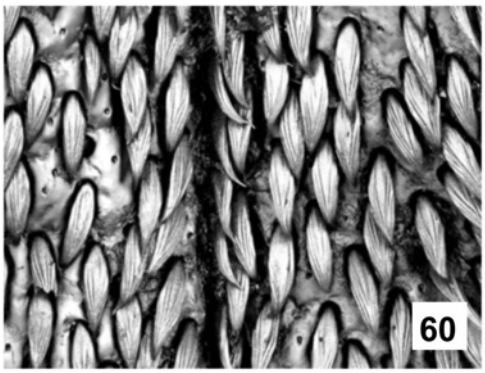












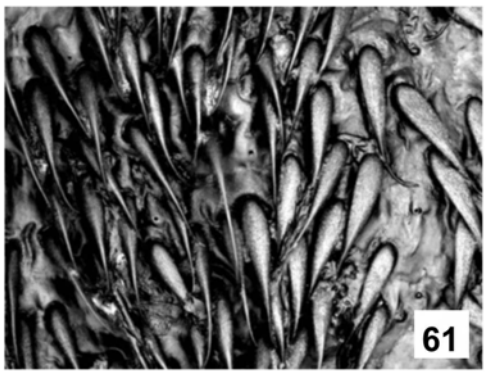


Рис. 54–61. Lixinae.

54– *Plagiographus nigrosuturatus*; 55 – *Pleurocleonus quadrivittatus*; 56 – *Mecaspis alternans*; 57 – *Georginus bellus*; 58 – *Apleurus albovestitus*; 59 – *Scaphomorphus vibex*; 60 – *Eumecops kittaryi*; 61 – *Gonocleonus margaritifer*.

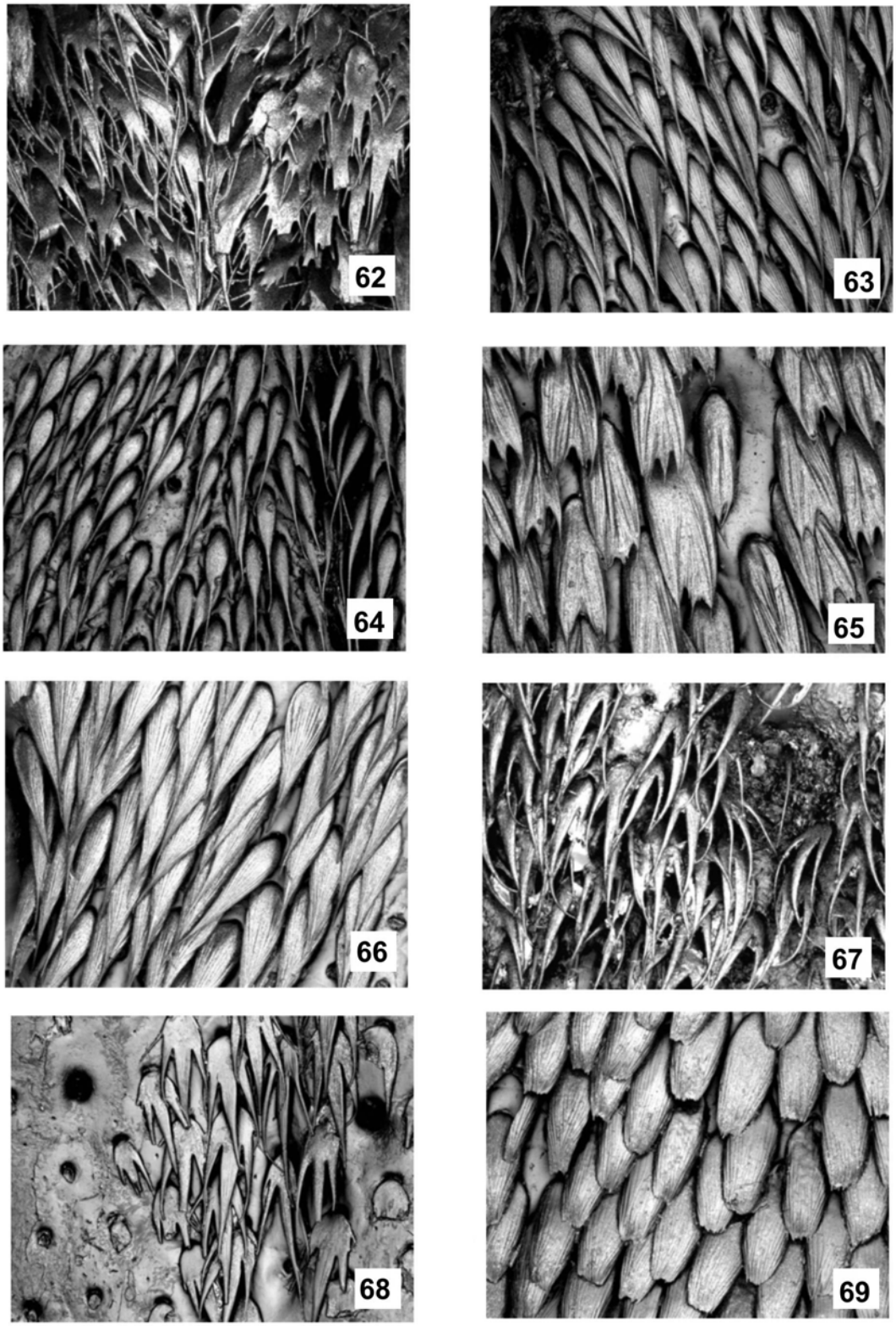


Рис. 62–69. Lixinae.

62 – *Koenigius palaestinus*; 63 – *Borisocleonus vittiger*; 64 – *Bothynoderes affinis*; 65 – *Menecleonus anxius*; 66– *Glebius confluens*; 67 – *Entymetopus lineolatus*; 68 – *Hemeurysternus limis*; 69 – *Pseudotemnorrhinus elongatus*.

ланцетовидные чешуйки.

Группа родов, близкая к *Porocleonus*, представлена родами, распространенными в Сахаро-Аравийской – род *Porocleonus* Motschulsky, 1860 – и Ирано-Туранской надпровинциях – *Trichocleonus* Motschulsky, 1860, *Liocleonus clathratus* Motschulsky, 1860, и южноафриканскими родами *Pentatropis* Faust, 1904 и *Priorhinus* Chevrolat, 1873. Жуки встречаются открыто на стеблях и ветвях растений, в связи с этим для них, как и для предыдущей группы, характерна расчленяющая окраска с продольными контрастными полосами из белых или желтых полос и оголенных участков надкрылий. Для группы характерны различные чешуйки от щетинковидных (южноафриканские роды *Pentatropis* и *Priorhinus*) до плоских чешуек (род *Liocleonus*) или плоских с раздвоенной дистальной частью (роды *Porocleonus* и *Trichocleonus*).

Группа родов, близкая к *Cleonis*, включает палеактические роды, ареалы которых ограничены Скифской подобластью области Древнего Средиземья – *Cleonis* Dejean, 1821, *Adosomus* Faust, 1904, *Cyphocleonus* Motschulsky, 1860, *Leucomigus* Motschulsky, 1860, *Pseudocleonus* Chevrolat, 1873, *Rhabdorhhynchus* Motschulsky, 1860, *Xeradosomus* Arzanov, 2005, *Lixomorphus* Faust, 1904 и некоторые другие, – и частично заходящие в Восточноазиатскую область (некоторые виды рода *Adosomus*). Большинство видов связано со степными ландшафтами или аналогичными и развивается на степных или рудеральных сложноцветных. Исключение из этого представляет род *Rhabdorhhynchus*, обитающий на остепненных лугах и развивающийся на бурачниковых. Однако, как и большинство родов группы, он имеет ряд морфологических особенностей, не позволяющих его рассматривать в отрыве от остальных родов группы. Окраска большинства видов мраморная (роды *Cleonis*, *Adosomus*, *Cyphocleonus*, *Leucomigus*, *Pseudocleonus*, *Xeradosomus*), формирующаяся из однообразных удлиненно-ланцетовидных чешуек, расположенных более или менее рыхло и не скрывающих скульптуру, и сглаженных оголенных участков из грубых крупных зерен и редко расположенных коротких ланцетовидных чешуек. Для родов *Lixomorphus* и *Rhabdorhhynchus* характерно редкое опушение из коротких щетинковидных и веретеновидных чешуек, не скрывающих скульптуру из равномерно расположенных одинаковых зерен.

Род *Xanthochelus* Chevrolat, 1873. Довольно широко распространен в Древнем Средиземье, в Южной и Тропической Африке и в Индо-Малайской области. Окраска серая. Опушение редкое из коротких щетинковидных чешуек, не скрывающих зернистой поверхности надкрылий.

Группа родов, близкая к *Pachycerus*, представлена родом *Pachycerus* Schoenherr, 1823, широко распространенным в степной зоне Палеарктики, в Средиземноморье, в экваториальной Африке, на Мадагаскаре и в Индии, и двумя локальными родами *Microcleonus* Faust, 1904 и *Mongolocleonus* Ter-Minasian, 1974, эндемичными для Центральной Азии. Типичные обитатели пустынной галофитной растительности. Развиваются на солянках, встречаются открыто на стеблях растений. Окраска серая, однотонная (*Mongolocleonus*) или беловатая, желтоватая из более или менее густых лопастных или плоских чешуек и темных оголенных участков в средней части и у основания надкрылий. Промежутки широкие, более или менее плоские, в грубых морщинках и зернах. Чешуйки лопастные и плоские, довольно плотно покрывающие надкрылья и скрывающие скульптуру.

Группа родов, близкая к *Terminasiania*, включает два туранских рода, хорошо представленных в галофитных формациях в пустынях Казахстана и Средней Азии – *Terminasiania* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999 и *Pseudisomerus* Ter-Minasian, 1976. Окраска пятнистая из более или менее густых ланцетовидных чешуек и оголенных участков поверхности с редкими короткими ланцетовидными чешуйками. Промежутки надкрылий широкие и плоские, в основании с выступающими зернами.

Группа родов, близкая к *Stephanocleonus*, является самой многочисленной в трибе Cleonini sensu lato. Группа включает гигантский род *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860, распространенный главным образом в Восточной Сибири и Центральной Азии и представленный единичными видами в степях Кавказа, Закавказья и низовьях Волги и Урала; род *Plagiographus* Chevrolat, 1873, ограниченный Средиземноморьем, и род *Coniocleonus* Motschulsky, 1860, являющийся восточным викариантом предыдущего и обитающий в Восточной Сибири и в Северной Америке. Представители родов этой группы являются типичными обитателями поверхности почвы степных и аналогичных им биотопов. Окраска однотонно-серая или песочного цвета с одной или двумя косыми перевязями из оголенных, часто углубленных участков бороздок или более редкого опушения из ланцетовидных чешуек (роды *Stephanocleonus* и *Coniocleonus*) или контрастная, из продольных чередующихся светлых и темных полос и косых темных перевязей (род *Plagiographus*).

Группа родов, близкая к *Pleurocleonus*, включает два древнесредиземноморских рода – *Pleurocleonus* Motschulsky, 1860 и *Monolophus* Faust, 1904. Первый широко распространен в степной зоне от Восточной Европы до Северо-Западного Китая, второй – ограничен Южным Казахстаном и Монголией. Типичные обитатели степных биотопов. Окраска серая с косыми темными перевязями из углубленных оголенных участков бороздок. Опушение из более или менее рыхло расположенных ланцетовидных чешуек, не скрывающих поверхности надкрылий.

Группа родов, близкая к *Mecaspis*, представлена древнесредиземноморскими родами *Mecaspis* Schoenherr, 1823 и *Georginus* Jakobson, 1913, голарктическим *Scaphomorphus* Motschulsky, 1860 и неарктическим *Apleurus* Chevrolat, 1873. Окраска серая с контрастными неявственными более или менее разреженными участками, создающими пятнистый или полосатый рисунок (роды *Mecaspis* и *Apleurus*), черная, в редком коротком опушении, не скрывающем цвета поверхности, и двумя широкими контрастными

перевязями из белых чешуек (род *Georginus*) или белая или желтоватая из плотных широких чешуек, полностью скрывающих поверхность, и боковой продольной полосой из черный чешуек (род *Scaphomorphus*). Чешуйки у большинства родов ланцетовидные, лишь у рода *Scaphomorphus* чешуйки яйцевидные, плотные, полностью скрывающие скульптуру надкрылий.

Группа родов, близкая к *Eumecops*, включает древнесредиземноморские роды. Род *Eumecops* Hochhuth, 1853 и род *Borisocleonus* Arzanov, 2006 ирано-туранского происхождения, первый из которых проникает в степи Предкавказья. Роды *Gonocleonus* Marseul, 1866 и *Koenigius* Heyden, 1900 распространены в пустынях от Северной Африки до Ближнего Востока. Окраска однотонная серая с крупным оголенным участком в средней части надкрылья (*Eumecops*) или пятнистая из чешуек светлых и темных, формирующих неясные пятна или продольные полосы, с контрастными оголенными участками и более углубленными и расширенными участками бороздок (роды *Borisocleonus*, *Gonocleonus* и *Koenigius*). У большинства родов чешуйки ланцетовидные, лишь род *Koenigius* имеет зубчатые приподнятые лохмато расположенные чешуйки.

Род *Conorhynchus* Motschulsky, 1860 распространен исключительно в степях и пустынях области Древнего Средиземноморья. Род представлен двумя подродами, хорошо отличающимися друг от друга характером распространения и особенностями опушения. Представители номинативного подрода распространены в Казахстане и в Средней Азии и частично заходят в Закавказье. Окраска надкрылий серая или желтоватая под цвет окружающего грунта. Для всех видов характерна покровительственная окраска, сложенная из плотных эллиптических чешуек. Подрод *Massimocleonus* Arzanov, 2006, распространенный от Северной Африки и Ближнего Востока до Афганистана, имеет менее густое опушение, но состоящее из лопастных чешуек.

Группа родов, близкая к *Asproparthenis*, включает древнесредиземноморские роды *Bothynoderes* Schoenherr, 1823, *Asproparthenis* Gozis, 1886 и *Menecleonus* Faust, 1904. Они широко распространены по солончакам степной и пустынной зон от Восточной Европы до Монголии. Окраска однотонно-серая или с неявственными пятнами и перевязями из реже расположенных чешуек, и с голыми выступающими зернами. Чешуйки ланцетовидные (род *Bothynoderes*) или лопастные (роды *Asproparthenis* и *Menecleonus*).

Группа родов, близкая к *Glebius*, состоит из древнесредиземноморских родов *Glebius* Arzanov, 2006, *Entymetopus* Motschulsky, 1860 и *Hemeurysternus* Voss, 1960, ареал которых не выходит за пределы Ирано-Туранской надпровинции. Типичные обитатели древесно-кустарниковой пустынной растительности. Встречаются открыто на ветвях кустарников. Окраска расчленяющая из продольных контрастных густо опушенных светлых и темных промежутков и оголенных участков расширенных точечных бороздок. Чешуйки ланцетовидные (род *Glebius*) или лопастные (роды *Entymetopus* и *Hemeurysternus*).

Группа родов, близкая к *Pycnodactylus*, представлена древнесредиземноморским родом *Pycnodactylus* Chevrolat, 1873, распространенным от юго-востока европейской части России, Закавказья до Средней Азии и Ирана, и родом *Pseudotemnorrhinus*, Voss, 1960, представители которого распространены в Средиземноморье, Северной Африке и известны из Южной Африки и Индии. Оба рода довольно широко представлены в литоральных галофитных сообществах и являются их неотъемлемой частью. Опушение обоих родов густое, сложено из плотных овальных одноцветных серых чешуек, без голых проплешин, точечные борозки тонкие и обычно скрыты под опушением, лишь в роде *Pseudotemnorrhinus* в подроде *Fabiocleonus* Arzanov, 2006 опушение более разреженное, образованное лопастными чешуйками.

Обсуждение

Типы чешуек в разных таксонах долгоносиков трибы Cleonini sensu lato.

Изучение распределения типов чешуек у различных групп таксонов трибы Cleonini sensu lato показало их нечеткую корреляцию с ранее выделенными группами.

Наиболее примитивным типом являются **хетовидные** щетинковидные чешуйки, характерные также и для представителей подсемейства Molytinae трибы Paipalesomini (*Paipalephorus mucoreus* (рис. 22)), часто рассматриваемых как внешняя группа ко всем Lixinae [Тер-Минасян, 1963]. Как ни удивительно, но такими же чешуйками обладают представители родов, близких к группе *Cleonis* – *Lixomorphus algirus* (рис. 43) и *Xanthochelus fautus* (рис. 47), и довольно специализированного средиземноморского рода, широко распространенного в степях – *Leucophyeus pedestris* (рис. 28). Веретеновидные чешуйки наиболее архаичны и характерны лишь для африканских представителей – *Pentatropis formosus* (рис. 37), *Neocleonus sannio* (рис. 23), *Tetragonothorax lyali* (рис. 24), *Cosmogaster lateralis* (рис. 25), *Atactogaster zebra* (рис. 26), *Cnemodontus limpidus* (рис. 27).

Уплощенные чешуйки распространены среди долгоносиков Cleonini sensu lato наиболее широко, и найти закономерность их связи с таксонами представляет большую сложность.

Так, ланцетовидные чешуйки свойственны: *Ammocleonus aschabadensis* (рис. 32), *Brachycleonus fronto* (рис. 33), *Priorhinus canus* (рис. 38), *Leucomigus candidatus* (рис. 45), *Terminasiania granosa* (рис. 51), *Pseudoisomerus mangystavicus* (рис. 52), *Stephanocleonus tetragrammus* (рис. 53), *Plagiographus nigrosuturatus* (рис. 54), *Pleurocleonus quadrivittatus* (рис. 55), *Mecaspis alternans* (рис. 56), *Georginus bellus* (рис. 57), *Apleurus albovestitus* (рис. 58), *Eumecops kittaryi* (рис. 60), *Gonocleonus margaritifer* (рис. 61), *Borisocleonus vittiger* (рис. 63), *Bothynoderes affinis* (рис. 64) и *Glebius confluens* (рис. 66).

Близкие к предыдущему типу удлиненно-ланцетовидные чешуйки наиболее характерны видам группы *Cleonis*: *Cleonis pigra* (рис. 39), *Adosomus roridus* (рис. 40), *Cyphocleonus dealbatus* (рис. 41), *Cyphocleonus*

triculcatus (рис. 42), *Xeradosomus samsonovi* (рис. 44), *Pseudocleonus cinereus* (рис. 46). Следует отметить, что у этих видов на надкрыльях наблюдается два размерных класса чешуек: более крупные сгруппированы в пятна, а более мелкие разреженно распределены на оголенных участках.

Яйцевидные чешуйки нами отмечены лишь у *Scaphomorphus vibex* (рис. 59), но не исключено, что их можно рассматривать в одной группе с эллиптическими чешуйками, которые покрывают надкрылья *Conorhynchus nigrivittis*, *Pseudotemnorrhinus elongatus* (рис. 69). Очень близки к этим группам и чешуйки высокоспециализированного гобийского *Mongolocleonus gobiensis* (рис. 50).

Зубчатые чешуйки достаточно специфичны и характерны для псаммофильных таксонов ирано-туранской группы *Leucochromus* – *Leucochromus imperialis* (рис. 29), *Isomerops fausti* (рис. 30) и *Epexochus lehmanni* (рис. 31). Исключением является лишь

Рис. 70. Схема распределения чешуек в родах трибы Cleonini sensu lato.

Fig. 70. Scheme of distribution of scales between genera of the tribe Cleonini sensu lato.

ближневосточный *Koenigius palaestinus* (рис. 62).

Лопастные чешуйки достаточно широко распространены в различных группах. Обращает на себя внимание то, что лопастные чешуйки встречены у степных и луговых видов – *Pachycerus segnis* (рис. 48), *Microcleonus panderi* (рис. 49), у псаммофильных – *Entymetopus lineolatus* (рис. 67) и *Hemeurysternus limis* (рис. 68) и у типичных галофитов – *Asproparthenis punctiventris*, *Temnorhinus strabus*, *Chromosomus fischeri* и *Menecleonus anxius* (рис. 65).

Плоские чешуйки, как и зубчатые, характерны для псаммофитных таксонов и свойственны большинству родов группы *Porocleonus* – *Porocleonus candidus* (рис. 34), *Trichocleonus leucophyllus* (рис. 35) и *Liocleonus clathratus* (рис. 36).

Таким образом, форма чешуйки не является верным признаком для построения классификации трибы Cleonini, хотя для некоторых групп форма чешуйки оказалась достаточно надежным инструментом для построения классификационных и филогенетических реконструкций. Так, группы, близкие к *Leucochromus*, *Bothynoderes*, *Conorhynchus*, *Pycnodactylus*, и некоторые другие показали достаточно устойчивое состояние этого признака внутри группы.

Морфофункциональное значение чешуйчатого покрова.

По всей видимости, значение чешуек интегумента не имеет однозначного объяснения. Шванвич [1945] основное значение чешуек на поверхности тела связывает с различными типами окраски и рисунка тела. При этом он считает, что форма чешуйки не имеет существенного значения. Основную роль в окраске надкрылий играют цвет и плотность расположения чешуек на поверхности тела. В свою очередь Карасев [1991] считает, что функции интегумента надкрылий сводятся к защите поверхности тела от перегревания, уменьшая транспирацию влаги через поры. В связи с этим интересно, что ряд таксонов, живущих в аналогичных условиях, что и долгоносики, не имеет плотного покрова из чешуек, который у них заменен щетинками или редкими чешуйками (к примеру, жуки-листоеды). В экстрааридных условиях песчаных пустынь, по мнению В.П. Карасева, обитают виды, имеющие широкие чешуйки, скрывающие полностью поверхность надкрылий (для примера им приведен *Brachycleonus fronto*). К этому примеру можно также добавить роды *Mongolocleonus, Conorhynchus, Pseudotemnorrhinus*, *Scaphomorphus* и некоторые другие, имеющие плоские чешуйки. В тоже время рядом с ними встречаются роды с ланцетовидными, зубчатыми или даже удлиненно-ланцетовидными чешуйками. А обитатели пустынь Южной Африки (роды *Priorhinus* и *Pentatropis*) имеют вообще хетовидные веретеновидные чешуйки. Видимо, прямой закономерности между степенью сухости местообитаний и формой чешуйки нет.

В тоже время следует отметить, что в аридных и экстрааридных условиях обитания чаще встречаются таксоны с густым и плотным опушением, скрывающим скульптуру надкрылий, а если на надкрыльях имеются оголенные участки, то они представлены суженными междурядьями и узкими бороздками.

Мы убеждены, что форма и характер расположения чешуек на надкрыльях выполняют главным образом маскирующую функцию и в некоторых случаях, при наличии в покрове широких чешуек, могут также принимать участие в терморегуляции.

Разнообразие окраски (рисунок надкрылий) долгоносиков трибы Cleonini sensu lato сводится к покровительственной, скрывающей, расчленяющей и построенной по принципу скрывающей противотени [Котт, 1950].

Покровительственная окраска характерна для ряда видов, обитающих на относительно одноцветном грунте – песчаные биотопы и меловые обнажения. Для долгоносиков этих биотопов характерна однотонная окраска светло-желтого и беловатого цветов. Она характерна для герпетобионтных видов родов *Conorhynchus*, *Pseudotemnorrhinus* и других.

Скрывающая окраска распространена наиболее широко в трибе Cleonini sensu lato. Она представляет собой наличие на поверхности надкрылий различных по величине пятен из более плотно расположенных чешуек, чередующихся иногда с оголенными участками. Эта окраска в большинстве характерна для видов, обитающих открыто на ветвях и стеблях растений, и свойственна большинству родов, близких к *Cleonis* (*Cleonis*, *Cyphocleonus*, *Pseudocleonus*, *Adosomus* и некоторых других).

Расчленяющая окраска, с крупными оголенными участками надкрылий, контрастными пятнами или косыми перевязями с более редким опушением и частичным слиянием с фоном. Благодаря контрасту одних цветов и совпадению других, некоторые части объекта совершенно исчезают, тогда как другие отчетливо выступают. Такая окраска характерна для большинства герпетобионтных видов степных и солончаковых биотопов. Эта окраска характерна для родов *Stephanocleonus*, *Pleurocleonus*, *Monolophus*, *Neocleonus*, *Tetragonothorax* и множества других родов.

Окраска по типу скрадывающей противотени (принцип Тайера) представлена чередованием на надкрыльях густоопушенных, обычно резко контрастных междурядий и оголенных участков. Для видов с этой окраской характерны продольные полосы со снежно-белыми чешуйками и оголенные или темные продольные полосы. Окраска характерна главным образом для таксонов, обитающих открыто на ветвях или стеблях и имеющих, обычно дневную активность. Это роды *Chromonotus*, *Glebius*, *Scaphomorphus*, *Liocleonus* и *Leucochromus*.

Благодарности

Авторы сердечно благодарны Б.А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за дружеское участие и возможность работы с уникальной коллекцией долгоносиков Lixinae мировой фауны. Нельзя не выразить благодарность и выдающемуся колеоптерологу, знатоку долгоносиков мировой фауны жуков-долгоносиков и прекрасному человеку, Маргарите Ервандовне Тер-Минасян, оказавшей большую поддержку одному из авторов на первых этапах его работы.

Литература

Арзанов Ю.Г. 2005. К познанию систематики рода *Conorhynchus* sensu lato (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae) // Кавказский энтомол. бюллетень. 1(1): 57–64.

Арзанов Ю.Г. 2006а. Материалы к изучению трибы Cleonini (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae). Роды *Asproparthenis*, *Chromosomus* и *Temnorhinus* // Кавказский энтомол. бюллетень. 2(2): 187–198.

Арзанов Ю.Г. 2006б. К познанию долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato) с конусовидной головотрубкой // Вестник Южного научного центра. 2(3): 58–61.

Арзанов Ю.Г. 2006в. К познанию долгоносиков рода *Chromonotus* Motschulsky (sensu lato) (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) // Труды Русского энтомологического общества. 77: 8–17.

Арзанов Ю.Г. 2006г. Адаптивные особенности строения конечностей у жуков-долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato) // Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных). Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН: 20–22.

Арзанов Ю.Г. 2007. Особенности морфологического строения головотрубки и кормовые связи долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) // Кавказский энтомол. бюллетень. 3(1): 51–62.

Арзанов Ю.Г. 2009. Положение и система подсемейства Lixinae в семействе Curculionidae (Coleoptera) // Вестник Южного научного центра. 5(2): 102–111.

Арнольди Л.В., Заславский В.А., Тер-Минасян М.Е. 1965. 82. Сем. Curculionidae – Долгоносики // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Том 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.–Л.: Наука: 485–621.

Бочарова-Месснер О.М. 1977. Типология структур на поверхности крыльев насекомых // Доклады АН СССР. 233(1): 235–237.

Жерихин В.В., Егоров А.Б. 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов. Владивосток: ДВО АН СССР. 164 с.

Карасев В.П. 1991. К типологии чешуйчатого покрова жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомол. обозр. 70(2): 316–319.

Клюге Н.Ю. 2000. Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб: Изд-во «Лань». 336 с.

Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М.: Изд-во иностранной литературы. 543 с.

Тер-Минасян М.Е. 1958. Обзор видов подрода *Bothynoderes* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомол. обозр. 37(1): 124–136.

Тер-Минсян М.Е. 1963. О филогенетических связях жуков подсемейства Cleoninae в семействе Curculionidae (Coleoptera) // Энтомол. обозр. 42(4): 782–792.

Тер-Минасян М.Е. 1970. Подрод *Temnorhinus* Chevr. и его значение в системе корневых жуков-долгоносиков рода *Cleonus* (Coleoptera, Curculionidae) // Биол. журн. Армении. 23(11): 112–117.

Тер-Минасян М.Е. 1972. Материалы к изучению трибы Cleonini (Coleoptera, Curculionidae) фауны СССР // Труды ВЭО. 55: 39–54.

Тер-Минасян М.Е. 1988. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР: Корневые долгоносики (триба Cleonini). Л.: Наука. 235 с.-

Шванвич Б.Н. 1945. Курс общей энтомологии. М.–Л.: Советская наука. 895 с.

Якобсон Г.Г. 1905–1915. Жуки России и Западной Европы. Петроград: Издание А.Ф. Девриена. 1024 с.

References

Arnoldi L.V., Zaslavsky V.A., Ter-Minassian M.E. 1965. 82. Family Curculionidae – Weevils. *In:* Opredelitel' nasekomykh Evropeyskoy chasti SSSR [Keys to the insects of the European part of the USSR]. Moscow – Leningrad: Nauka: 485–521 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2005. To cognition of systematic of a genus *Conorhynchus* sensu lato (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae). *Caucasian Entomological Bulletin*. 1(1): 57–64 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2006. Adaptive structural features of the extremities of weevils of the tribe Cleonini (sensu lato). *In*: Sovremennye klimaticheskie i ekosistemnye protsessy v uyazvimykh prirodnykh zonakh (arkticheskikh, aridnykh, gornykh) [Modern climate and ecosystem processes in vulnerable natural areas (arctic, arid, mountainous)]. Rostov-on-Don: Southern Scientific Centre RAS Publ.: 20–22 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2006. Materials to the study of the tribe Cleonini (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae). The genera *Asproparthenis* Gozis, 1886, *Chromosomus* Motschulsky, 1860 and *Temnorhinus* Chevrolat, 1873. *Caucasian Entomological Bulletin*. 2(2): 187–198 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2006. To the knowledge of the weevil genus *Chromonotus* Motschulsky (sensu lato) (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae). *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. 77: 8–17 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2006. To the study of weevil of Cleonini tribe sensu lato. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra*. 2(3): 58–61 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2007. Features of the morphological structure of rostrum, and trophic preferences of weevils of the subfamily Lixinae (Coleoptera, Curculionidae). *Caucasian Entomological Bulletin*. 3(1): 51–62 (in Russian).

Arzanov Yu.G. 2009. Position and system subfamily Lixinae in family Curculionidae (Coleoptera). *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra*. 5(2): 102–111 (in Russian).

Bocharova-Messner O.M. 1977. Typology of structures on the surface of insect wings. *Doklady Academii nauk SSSR*. 233(1): 235–237 (in Russian).

Jakobson G.G. 1905–1915. Zhuki Rossii i Zapadnoy Evropy. Rukovodstvo k opredeleniyu zhukov [Beetles of Russia and Western Europe. Guide to the determination of beetles]. Petrograd: A.F. Devrien's Press. 612 p. (in Russian).

Karasev V.P. 1991. To the typology of scaling in weevils (Coleoptera, Curculionidae). *Entomologicheskoe obozrenie.* 70(2): 316–319 (in Russian).

Kluge N.J. 2000. Sovremennaya sistematika nasekomykh. Printsipy sistematiki zhivykh organizmov i obshchaya sistema nasekomykh s klassifikatsiey pervichnobeskrylykh i drevnekrylykh [Modern systematics of insects. Part I. Principles of systematics of living organisms and general system of insects with classification of primary wingless and palepterous insects]. St. Petersburg: Lan'. 336 p. (in Russian).

Kott H. 1950. Prisposobitel'naya okraska zhivotnykh [Adaptive coloration in animals]. Moscow: Foreign Literature Publishing. 543 p. (in Russian).

Shvanvich B.N. 1945. Kurs obshchey entomologii [Course of general entomology]. Moscow – Leningrad: Sovetskaya nauka. 895 p. (in Russian).

Ter-Minassian M.E. 1958. Review of the subgenus *Bothynoderes* Grom. (Coleoptera, Curculionidae). *Entomologicheskoe obozrenie.* 37(1): 124–136 (in Russian).

Ter-Minassian M.E. 1963. On the phylogenetic relationships of beetles of the subfamily Cleoninae in the family Curculionidae (Coleoptera). *Entomologicheskoe obozrenie.* 42(4): 782–792 (in Russian).

Ter-Minassian M.E. 1970. The subgenus *Temnorhinus* Chevr. and its importance in the taxonomy of beetles of the genus *Cleonus* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae). *Biologicheskiy zhurnal Armenii.* 23(11): 112–117 (in Russian).

Ter-Minassian M.E. 1988. Zhuki-dolgonosiki podsemeystva Cleoninae fauny SSSR. Kornevye dolgonosiki (Triba Cleonini) [Weevils of the subfamily Cleoninae of the USSR fauna. Tribe Cleonini]. Leningrad: Nauka. 233 p. (in Russian).

Ter-Minasyan M.E. 1972. Materials for the study of the tribe Cleonini (Coleoptera, Curculionidae) fauna of the USSR. *Trudy Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva*. 55: 39–54 (in Russian).

Zherikhin V.V., Egorov A.B. 1990. Zhuki-dolgonosiki (Coleoptera, Curculionidae) Dal'nego Vostoka SSSR (obzor podsemeystv s opisaniem novykh taksonov) [The weevils (Coleoptera, Curculionidae) of the USSR Far East (review of subfamilies with descriptions of new taxa)]. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Academy of Sciences of the USSR. 164 p. (in Russian).