

УДК 595.767.29

© Т. В. Компанцева

## ЛИЧИНКИ ЧЕРНОТЕЛОК ТРИБЫ TOXICINI И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПОЛОЖЕНИЮ ГРУППЫ В СЕМ. TENEBRIONIDAE (COLEOPTERA)

[T. V. KOMPANTSEVA. LARVAE OF TENEBRIONID BEETLES OF THE TRIBE TOXICINI AND NOTES ON THE SYSTEMATIC POSITION OF THIS GROUP IN THE FAMILY TENEBRIONIDAE (COLEOPTERA)]

Триба *Toxicini* — своеобразная небольшая группа сем. *Tenebrionidae*, представители которой сохранили целый ряд плезиоморфных черт строения.

Систематическое положение, статус и состав группы неоднозначно трактуются разными авторами. Предлагалось рассматривать *Toxicini* как отдельное подсемейство, в которое включалась также и эндемичная мадагаскарская группа *Nycteropini*, сходная с ними по ряду имагинальных черт (Watt, 1974). Другие авторы (Doyen, 1985; Doyen et al., 1989) считают целесообразным сохранить ранее установленную позицию группы в *Tenebrioninae* («*Tenebrionini*», по: Gebien, 1938—1942), но предлагают объединить *Toxicini* и *Dysantini* с понижением их таксономического ранга.

На основании сравнительного изучения личиночных признаков и характера их распределения у близких таксонов предпринята попытка уточнения систематического положения *Toxicini*. В работе также рассматриваются морфологические и экологические особенности личинок, даются расширенный диагноз группы и ключ к определению известных личиночных форм.

### МЕТОДИКА

Личинки фиксировались в 70%-ном спирте, детали строения отдельных структур изучались на глицериновых препаратах, предварительно просветленных в 10%-ном растворе КОН с использованием стереоскопического микроскопа (МБС) и светового микроскопа с большим увеличением ( $\times 100$ — $400$ ). Рисунки подготовлены с помощью окулярной сетки стереоскопического микроскопа. Идентификация личинок проверялась выведением имаго.

### ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЛИЧИНОК ЧЕРНОТЕЛОК ТРИБЫ TOXICINI

Предварительные диагнозы трибы (Watt, 1974; Doyen, 1988) были основаны на изучении личинок *Cryphaeus (Anthracias) cornutus* Fisch. (Бызова, 1958). *C. duellicus* (Lew.) (Hayashi, 1966), видов рода *Toxicum* Latrl. (Watt, 1974), а также *T. tricornutum* Waterh. (Hayashi, 1966) и *Wattius cucullatus* Pasc. (Doyen, 1988). Предлагаемый диагноз включает, кроме того, признаки ранее не известных личиночных форм: *Cryphaeus amurensis* Heyd., *C. gazella* Fabr., *Toxicum quadricorne* Fabr., *Diceroderes* sp.

Тело почти цилиндрическое, слегка уплощенное вентрально, равномерно сужающееся к каудальному концу. Дорсальная склеротизация покровов сильная, с боков и снизу значительно слабее. Окраска от темно-коричневой до палево-коричневой сверху, низ светло-желтый или светло-палевый. Голова сверху и с боков в крупной грубой однородной или двойной пунктировке; дорсальная поверхность тергитов в крупной (сравнимой с крупными точками на голове) или более мелкой пунктировке. Точки пунктировки округлые, неглубокие, килевидно окаймленные.

Голова (рис. 1) округлая, слабо наклонная; дорсальная поверхность от желто-коричневой до темно-коричневой, грубо, часто или более разреженно пунктирована; вооружение составляют редкие длинные щетинки, иногда в передней части густо опушена тонкими короткими щетинками (*Toxicum quadricorne* Fabr., *Diceroderes* sp.), длина которых почти равна ширине. Лоб уплощенный или слабовыпуклый, в базальной части над разветвлением лобных швов несет овальное вдавление, выстланное мелкоячеистой тканью и переходящее в продольно вытянутый поровый канал (рис. 2).<sup>1</sup> Эпикраниальные швы четкие, хорошо выражены. Эпикраниальный ствол длинный, доходит до передней половины головы. Лобные швы U-образной формы, достигают переднего края головы и ветвятся вторично, их внутренние отростки соединяются экдициальной линией, наружные — доходят до латерального края антеннальной впадины и на вентральной поверхности головы продолжены так называемыми «субгенальными швами» (Doyen, 1988). Последние спускаются параллельно гипостомальным швам до базальной трети головы и представляют собою фактически не настоящие швы, а участки утонченной кутикулы. Передний край головы над мандибулярными кондиле образует сглажено треугольные выступы; по 5 отчетливо пигментированных глазков имеется с каждой стороны головы: 3 верхних — обособленные, с отдельными выпуклыми корнеа, располагаются поперечным рядом под основанием антенны, 2 нижних — сближены, имеют общее выпуклое корнеа и сдвинуты на середину щеки. Базальная мембрана антенн отделяется от основания мандибул узкой полоской головной капсулы. Антенны (рис. 3, 4) 3-члениковые, короткие, в 4—4.5 раза короче ширины головной капсулы, базальные мембраны широкие, иногда густо опушены микрохетами; 1-й членик антенн кольцевидный, в 2—3 раза короче 2-го; 2-й — правильно цилиндрический или пальцевидный, по бокам рассеянно опушен тонкими щетинками (*Toxicina*, рис. 3) или без опушения (*Dysantina*, рис. 4), на вершине с коротким, иногда бугорковидным 3-м члеником и располагающимся в его основании кольцевидным сенсорием уплощенной (рис. 3, 5) или выпуклой формы (рис. 4, 6). Клипеус отчетливо отделен от лба фронтотрипеальным швом, с хорошо выраженными склеротизованной (постклипеус) и мембранной (антекклипеус) частями, по боковым углам несет по одной паре щетинок, иногда с крупным склеротизованным бугорком посередине (*Toxicum*, рис. 1). Верхняя губа (рис. 7, а; 8, а) поперечная, на переднем крае двойковидчатая или овально-закругленная, с узким мембранным полем спереди; диск выпуклый, с поперечным рядом из 4—8 длинных щетинок; боковой и передний края с обычным вооружением (2-2-2), иногда вся поверхность густо опушена микрохетами. Эпифаринкс (рис. 7, б; 8, б) на диске выпуклый, с боков обрамлен полями волосковидных хет; все 3 группы эпифарингеальных сенсилл отчетливо выражены, сближены и сдвинуты к передней части диска; передний и боковые края с обычным вооружением. У *Toxicina* боковые лопасти эпифаринкса несут поля длинных шиповидных хет (рис. 7, б), которые отсутствуют у *Dysantina* (рис. 8, б); жевательные (мастикаторные) склериты не выражены; задние тормальные отростки длинные и тонкие, расходятся под углом в стороны (рис. 7) или параллельные (рис. 8); фарингеальная мембрана над тормальными отростками густо опушена мелкими хетами; фарингеальные сенсиллы хорошо развиты. Мандибулы (рис. 9, 10) слабо асимметричные, с хорошо развитыми моларным и резцовым отделами; два или три вершинных зубца неглубоко разделены, режущий край мандибул несет преапикальный зубец; мола склеротизованная, вдавленная, гладкая или с тонким поперечным гребнем [*Wattlius cucullatus* (Pasc.)], на вершине переходит в мощный ретинакулум (зубец), хорошо выраженный на обеих мандибулах; дорсолатеральная поверхность мандибул слабо-вогнутая, гладкая или слабошагренированная, боковые ребра сглаженные. Лабиомаксиллярный комплекс: максиллярные щупики длинные, заходят за вершину малы на 1.5 длины последнего членика; пальпигеры хорошо выражены, склеротизованные; мала (рис. 11) на вершине узко округленная или притупленная, с 3 длинными шиповидными хетами, внутренний боковой край несет 2 длинных ряда сходных хет; нижняя губа отчетливо отделена от гулы, разделена на прементум, ментум и субментум; лабиальные щупики сближены, лигула небольшая, бугорковидная, сдвинута на дорсальную сторону, на вершине несет 1—2 пары

<sup>1</sup> Вероятно, данная структура относится к защитной железке. Сходные лобные поры встречаются и у других родов чернотелок (Watt, 1974; Doyen, Lawrence, 1979; Компанцева, 1985).

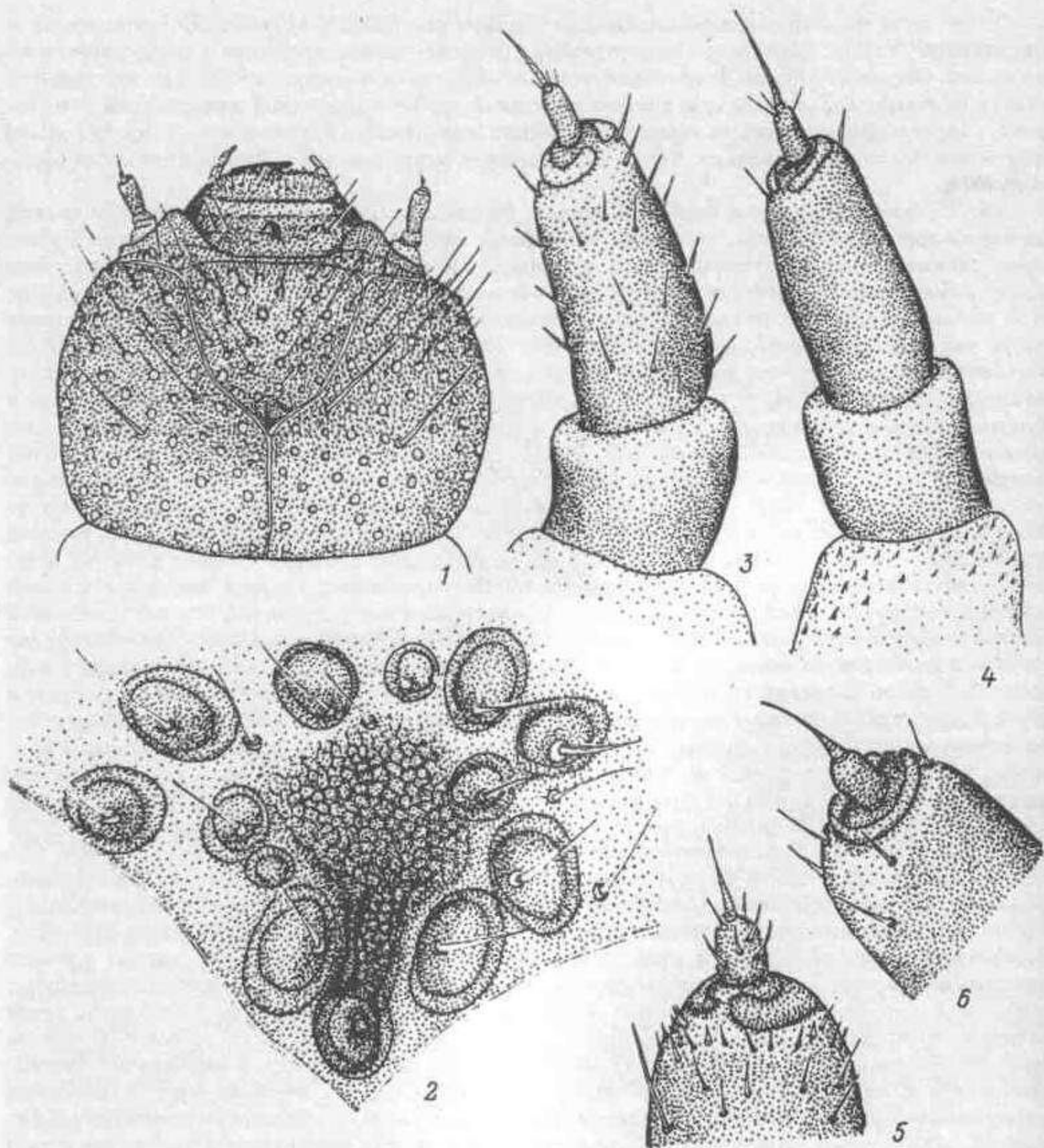


Рис. 1—6. Личинка.

1, 3 — *Toxicum quadricorne* (Fabr.); 2, 5 — *Cryphaeus amurensis* Heyd.; 4 — *Wattius cucullatus* (Pasc.); 6 — *Cryphaeus gazella* (Fabr.). 1 — голова сверху; 2 — лобная пора ( $\times 100$ ); 3, 4 — антенны; 5, 6 — апикальная часть антенн.

шиповидных щетинок, иногда густо опушена микрохетами. Край горловой вырезки образует короткие склеротизованные кили, параллельные гипостомальным швам; гуларные швы лировидные; тенториальные склериты мощные, их верхние отростки сильно вытянуты кпереди и не соединяются на вершине. Гипофаринкс с отчетливо выраженным прегипофаринксом, который или не заходит за вершину склеромы (*Dysantina*, рис. 13), или куполовидно возвышается над ней (*Toxicina*, рис. 12), достигая основания лигулы; склерома небольшая, лодочковидная (рис. 12) или чашевидная (рис. 13).

Передний грудной сегмент в 1.5—1.75 раза шире 2-го и 3-го; брюшные сегменты немного уже и почти равномерно расширяются до 6-го сегмента брюшка, затем несильно равномерно сужаются к каудальному сегменту. Престернум передней груди отчетливо выражен. В передней трети каждого тергита начиная со 2-го грудного сегмента выражено мощное килевидное окаймление (рис. 14—16); тергиты часто крупно (рис. 14, 18) или более редко и тонко пунктированные (рис. 15, 17), иногда также грубошагренированные и коротко опушен-

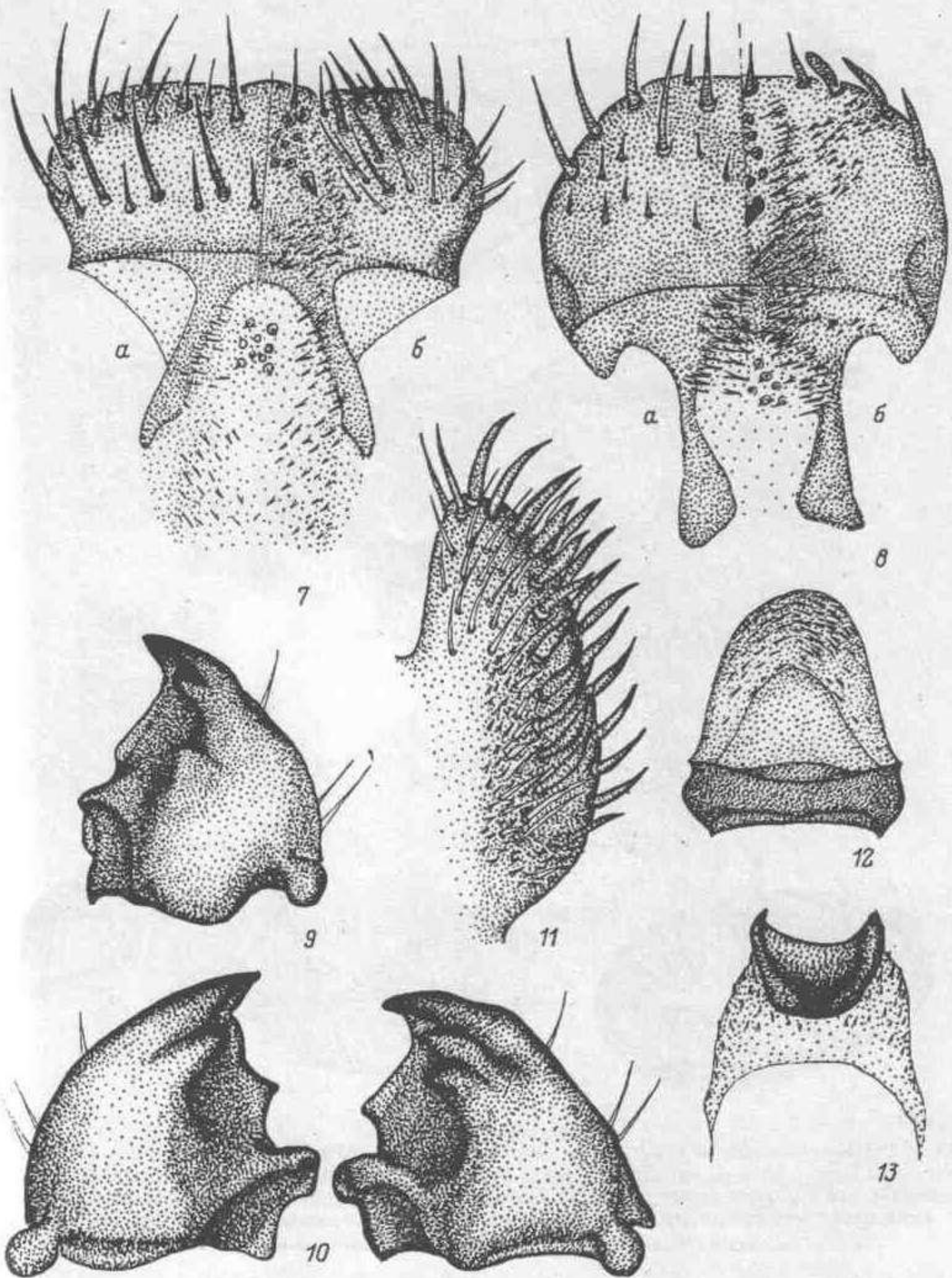


Рис. 7—13. Личинка.

7, 10, 12 — *Toxicum quadricorne* (Fabr.); 8, 11, 13 — *Wattius cucullatus* (Pasc.); 9 — *Cryphaeus cornutus* Heyd. 7, 8 — верхняя губа (а) и эпифаринкс (б); 9 — левая мандибула снизу; 10 — левая и правая мандибулы снизу; 11 — максиллярная мала сверху; 12, 13 — гипофаринкс.

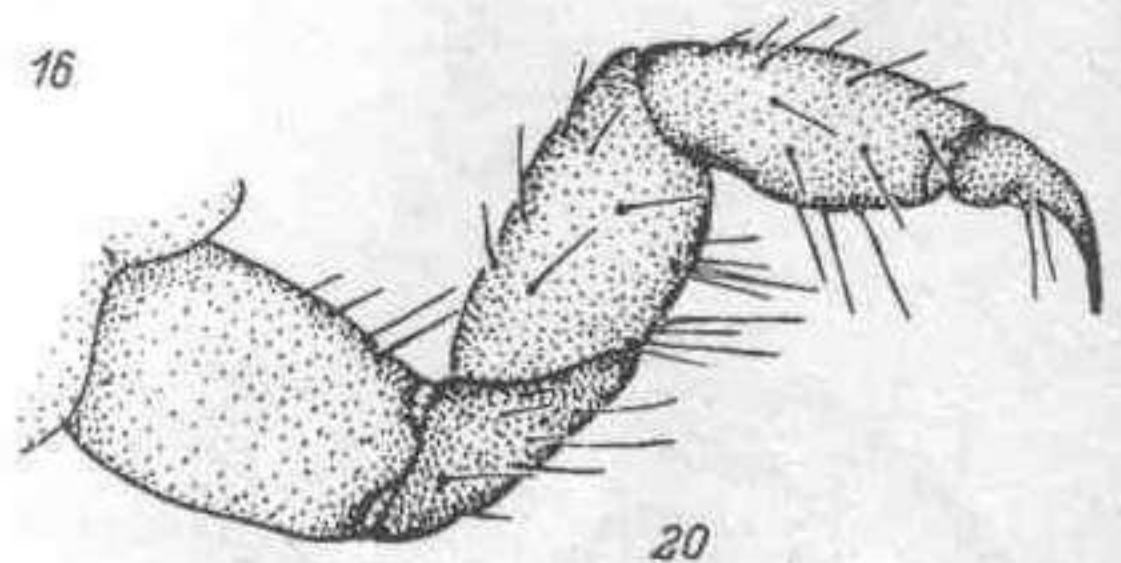
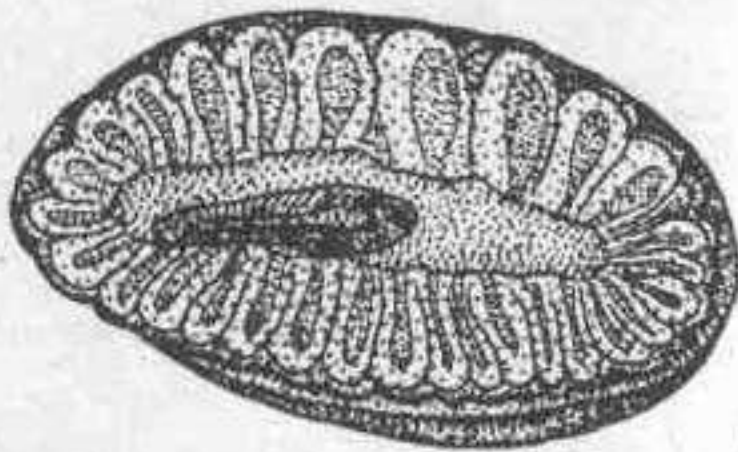
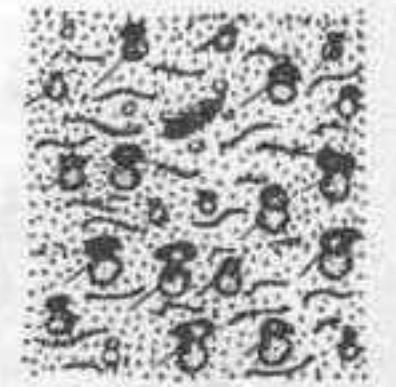
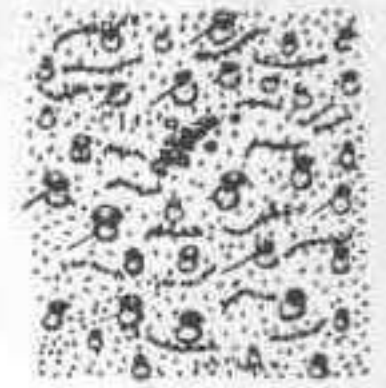
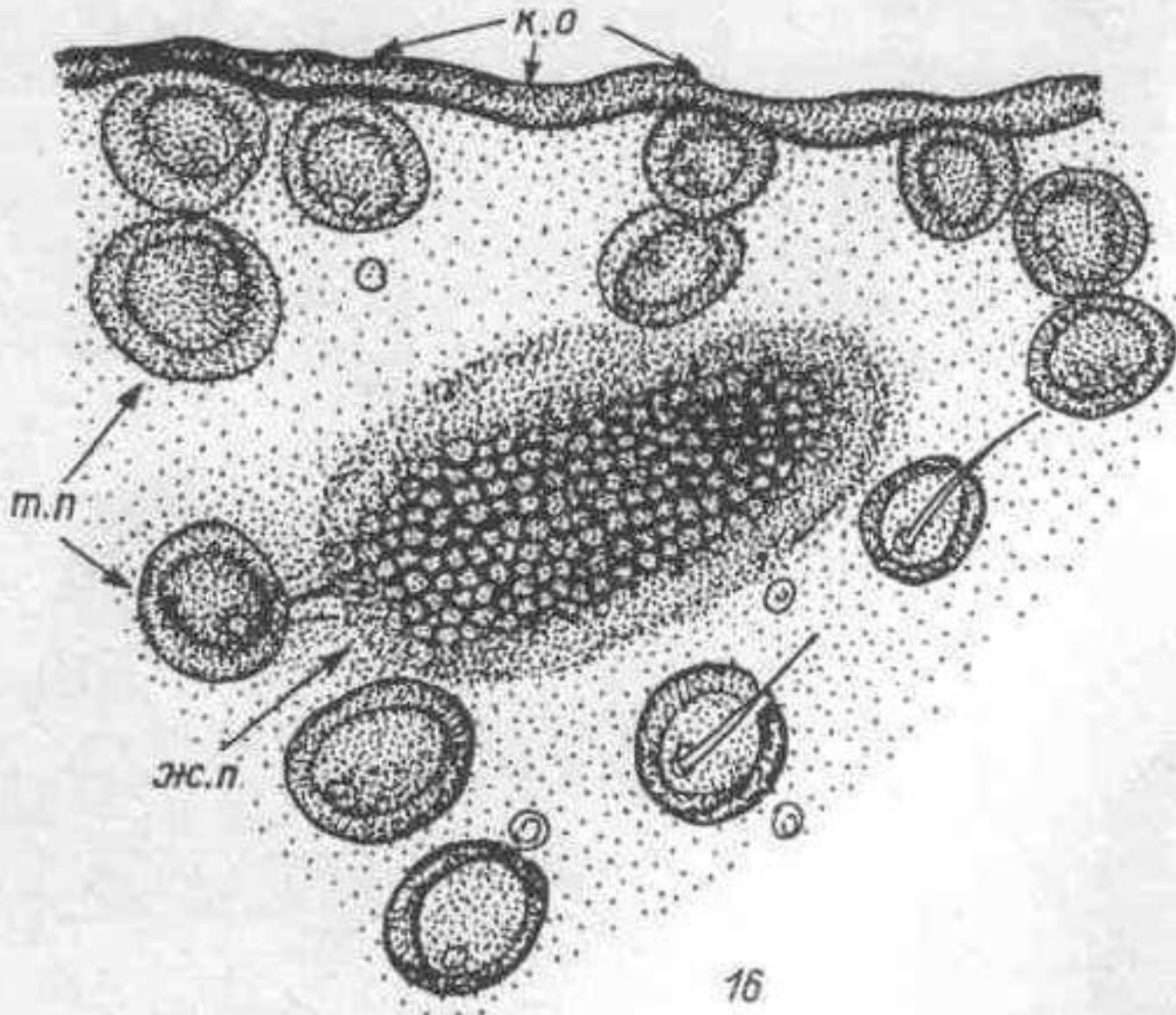
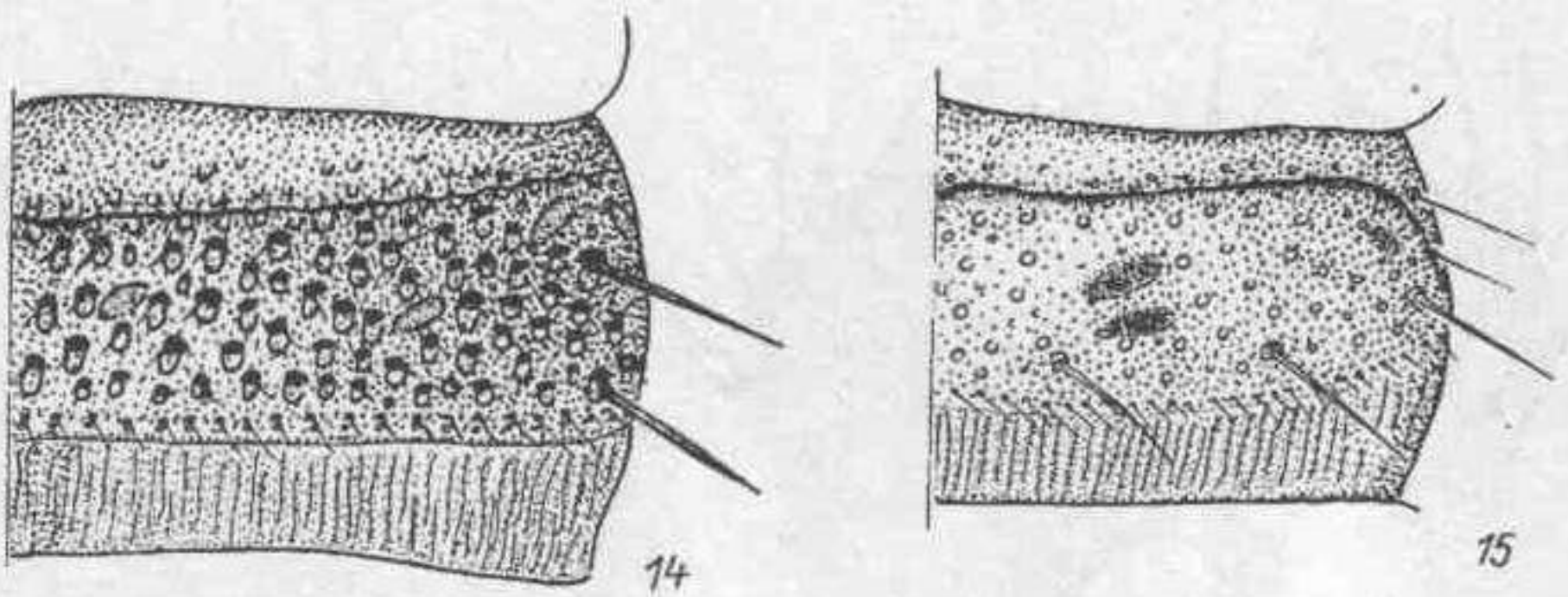


Рис. 14—20. Личинка.

14 — *Toxicum quadricorne* (Fabr.); 15 — *Wattius cucullatus* (Pasc.); 16, 17, 19, 20 — *Cryphaeus amurensis* Heyd.; 18 — *C. cornutus* (Fisch.). 14, 15 — правая половина 5-го тергита брюшного сегмента; 16 — «железистое поле» на тергите 5-го брюшного сегмента ( $\times 100$ ); 17, 18 — скульптура 5-го брюшного сегмента; 19 — среднегрудное дыхальце; 20 — передняя нога.

к. о — килевидное окаймление, т. п — точки пунктировки, ж. п — железистое поле.

ные, помимо пунктировки, тергиты несут многочисленные склеротизованные бугорки (*Toxicina*, рис. 14, 17, 18) и темные овальные вдавления — «железистые поля», сходные по структуре с тканью лобной поры (рис. 16). Основное вооружение составляет ряд из 6 длинных щетинок над лентовидным окаймлением. Боковой край тергита над лентовидным окаймлением сильно вклинивается в поверхность латеротергита и почти достигает плевростернального шва; латеротергит слабосклеротизованный, отчетливо отделен от тергита тонким склеротизованным килем, в передней трети вдавленный и несет дыхальце, остальная часть умеренно выпуклая, несет 1—2 длинные щетинки, иногда в густом тонком опушении. 1—8-й стерниты брюшка отделены от тергитов плевростернальными швами, слабосклеротизованные, с рядом

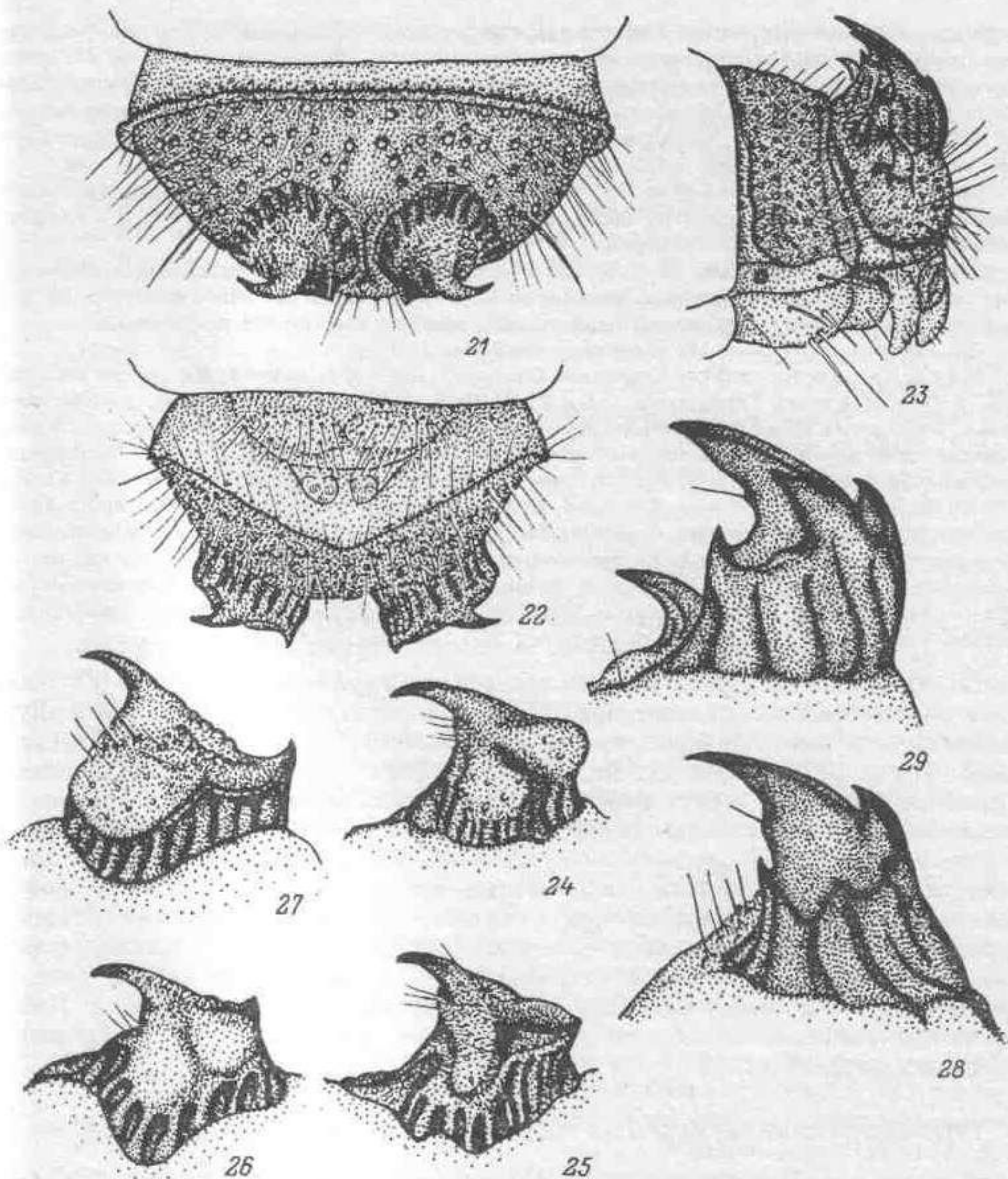


Рис. 21—29. Личинка.

21, 22, 27 — *Toxicum quadricorne* (Fabr.); 23, 29 — *Diceroderes* sp.; 24 — *Cryphaeus amurensis* Heyd.; 25 — *C. cornutus* (Fisch.); 26 — *C. gazella* (Fabr.); 28 — *Wattius cucullatus* (Pasc.).  
21—23 — каудальный сегмент брюшка сверху, снизу и сбоку; 24—29 — правая урогомфа с внутренней стороны.

из 6 длинных щетинок в задней половине. Каудальный сегмент (рис. 21, 22) трапециевидной формы, на вершине несет пару мощных урогомф (рис. 24—29). Тергит (рис. 21) значительно шире стернита, сильно склеротизованный, с резким килевидным окаймлением по всему периметру, иногда густо пунктированный и опушенный тонкими короткими щетинками. Вентральная поверхность тергита (рис. 22) отчетливо выражена, почти вертикальная, со щеткой тонких щетинок на нижнем крае. Урогомфы (рис. 24—29) с широкими основаниями, утолщенными продольными килевидными гребнями, на вершине с овальной площадкой, несущей крупный заостренный зубец, направленный вверх и вперед. Вершинная площадка по внутреннему краю более или менее гладкая (рис. 24, 25), с одним широким коротким зубцом (рис. 27) или с 3—4 хорошо выраженными зубцами (рис. 28, 29). У *Diceroderes* sp.

вооружение каудального сегмента дополняется крупными зубцевидными бугорками, располагающимися кнаружи от основания урогомф (рис. 23, 29). Урогомфы разделены большим промежутком, чем ширина их оснований. Стернит 9-го сегмента брюшка (рис. 22) слабосклеротизованный, небольшой, примерно втрое меньше соответствующего тергита, на вершине с густой каймой из длинных тонких щетинок. Стернит анального 10-го сегмента образует пару коротких толстых пигоподий. Анус пятилучевой, занимает субвентральное положение.

Среднегрудные дыхальца (рис. 19) крупные, овальные, с многочисленными камерами, располагающимися по периметру перитремы; брюшные дыхальца округлые, в 3—4 раза мельче грудных, также многокамерные.

Ноги (рис. 20) одинаковые по строению и вооружению; коготки острые, серповидные, с 2 равными тонкими щетинками у основания; бедра и голенелетки без рядов шиповидных хет на внутреннем ребре, рассеянно опушены; тапки всех пар ног широко расставлены.

Длина личинок от 10 до 18, ширина — 2—3 мм.

Материал. Серия личинок *Cryphaeus amurensis*, Приморский край, Лазовский заповедник, в плодовых телах *Trametes* sp., 11 и 25 VI 1979, А. Компанцев; заповедник «Кедровая падь», в плодовых телах ежевикового гриба (*Hydnaceae*), 9 VIII 1986, Т. Компанцева; Южн. Сахалин, мыс Кузнецова, в плодовых телах *Irpeh lacteus* Fr., 28 VIII 1986, А. Компанцев; личинки *Cryphaeus cornutus*, Кавказ, Сухуми, в плодовом теле *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst., 5 VI 1976, Н. Дубровин; Кавказ, Аджария, Хуло, в плодовом теле древесного гриба, 2 V 1981, М. Данилевский; серия личинок *C. gazella*, India, Uttar Pradesh, Dehra-Dun, в плодовых телах *Inonotus* sp., 31 XII 1989, leg. А. Компанцев; личинки *Toxicum quadricorne*, Vietnam, pr. Gialai-Contum, Buon-Loi, leg. J. Zaitzev; 2 личинки *Wattius cucullatus*, from polypore fungus, Mexico, Jalisco, 4 km W. La Huerta, 24 VII 1984, leg. J. T. Doyen; 2 личинки *Diceroderes* sp., Mexico, Vera Cruz, 10 km NWW Coscomateres, VIII 1987, leg. J. T. Doyen.

Биология. Личинки чернотелок родов *Cryphaeus*, *Toxicum*, *Wattius*, *Diceroderes* отмечены в плодовых телах древесных грибов порядка Aphyllophorales, а также в разлагающейся древесине (Бызова, 1958; Hayashi, 1966; Watt, 1974; Doyen, 1989; Lawrence, 1991). По нашим наблюдениям личинки *Cryphaeus* могут развиваться в карпофорах трутовых грибов из родов *Fomitopsis*, *Trametes* (*Polypogaceae*), *Inonotus* (*Hymenochaetaceae*), а также некоторых ежевиковых (*Hydnaceae*). Дальневосточный вид *C. amurensis* заселяет живые или отмирающие, относительно влажные карпофоры и встречается в грибах как с типичными, так и резупинантными (распростертыми) плодовыми телами. Личинки активно прокладывают ходы в треме гриба, часто встречаются на границе плодового тела и древесины, в верхних слоях которой, как правило, и окукливаются. Цикл развития занимает около 60 дней, зимуют молодые жуки и личинки младших возрастов.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ЛИЧИНОК ЧЕРНОТЕЛОК ТРИБЫ ТОХИСИНИ

1. 2-й антеннальный членик по бокам тонко опушен (рис. 3); боковые лопасти эпифаринкса несут поля длинных шиповидных хет (рис. 7, б); гипофарингеальная склерома широкопоперечная, лодочковидная (рис. 12). Тергиты сегментов тела в грубой пунктировке, перемежающейся со склеротизованными бугорками (рис. 14, 17, 18). Урогомфы без дополнительных зубцов по краю вершинной площадки (рис. 24, 25) или только с одним коротким зубцом (рис. 26, 27) . . . . . *Toxicina* (2).
- 2-й антеннальный членик не опушен по бокам (рис. 4); боковые лопасти эпифаринкса без полей шиповидных хет (рис. 8, б); гипофарингеальная склерома чашевидная (рис. 13). Тергиты тела равномерно пунктированные, без щетинконосных бугорков (рис. 15). Урогомфы несут 3—4 дополнительных зубца по краю вершинной площадки (рис. 28, 29) . . . . . *Dysantina* (5).
2. Диск верхней губы несет один ряд из 8 одинаково длинных шиповидных хет (рис. 7, а); клипеус в базальной части с крупным склеротизован-

- ным бугорком посередине (рис. 1). Резцовая часть левой мандибулы с 3 сближенными вершинными зубцами (рис. 10). Тергиты тела грубо, часто и однородно пунктированы (рис. 14). Урогомфы на вершинной площадке с одним широким зубцом на внутреннем крае (рис. 27) . . . . . *Toxicum ?quadricorne* (Fabr.).
- Диск верхней губы несет один ряд из 4—6 щетинок разной длины; клипеус в базальной части без зубцевидного бугорка. Резцовая часть левой мандибулы с 2 сближенными вершинными зубцами, 3-й резцовый зубец небольшой, отчетливо удален от вершины (рис. 9). Пунктировка тергитов тела более тонкая и редкая, двойная (рис. 17, 18). Урогомфы на вершинной площадке без дополнительных зубцов (рис. 24, 25) или с маленьким зубцом на внутреннем крае (рис. 26) . . . . . *Coryphaeus* Klug.
3. Вершинная площадка урогомф с маленьким зубцом на внутреннем крае (рис. 26) . . . . . *Coryphaeus gazella* (Fabr.).
- Вершинная площадка урогомф без дополнительного зубца на внутреннем крае (рис. 25) . . . . . 4
4. Голова в очень частой двойной пунктировке, диаметр крупных точек в 2—2.5 раза больше диаметра мелких. Склеротизация тергитов груди и брюшка однородная, сильная и равномерная по всей длине; щетинконосные бугорки (рис. 18) над точками пунктировки крупные, сильно склеротизованные, выражены на всех тергитах тела . . . . . *Coryphaeus cognatus* Fisch.
- Голова в разреженной двойной пунктировке, диаметр крупных точек не более чем в 1.5 раза больше диаметра мелких. Склеротизация грудных и 1—6-го брюшных тергитов неравномерная, центральная часть тергита склеротизована сильнее; щетинконосные бугорки (рис. 17) над точками пунктировки мельче, слабее склеротизованы и не выражены на 7—9-м тергитах брюшка . . . . . *Coryphaeus amurensis* Heyd.
5. Лобная часть головы и тергит 8-го сегмента брюшка густо опушены тонкими короткими хетами (рис. 23). Каудальный сегмент с зубцевидным бугорком кнаружи от основания каждой урогомфы (рис. 23, 29), расстояние между урогомфами составляет половину ширины их основания . . . . . *Diceroderes* sp.
- Лобная часть головы и тергит 8-го сегмента брюшка без густого опушения. Каудальный сегмент без дополнительных зубцевидных бугорков (рис. 28), расстояние между урогомфами составляет ширину их основания . . . . . *Wattius cucullatus* (Pasc.).

В ряде последних работ (Doyen, 1985; Doyen et al., 1989), было предложено объединить *Toxicini* и *Dysantini* в одну трибу с понижением их таксономического ранга. Тесное родство этих групп подтверждается сходством по ряду имагинальных признаков (уплощенная булава усиков, отсутствие сенсориев тенебрионоидного типа на антеннах, а также особенности строения женских репродуктивных органов), несмотря на фенетическую несхожесть жуков. Личинки, напротив, как показано выше, проявляют поразительное сходство по основным диагностическим признакам и экологическим особенностям, что позволяет считать обоснованным объединение этих групп.

*Toxicini* по совокупности имагинальных и личиночных признаков проявляют отчетливое родство с чернотелками тенебрионоидной линии семейства (Watt, 1974; Doyen, Tschinkel, 1982). Важнейшие черты личиночного родства включают ряд признаков, которые считаются плезиоморфными для *Tenebrionidae* в целом, а именно: форма тела, близкая к цилиндрической, имеется 5 пар пигментных глазков, антенны 3-члениковые, нижняя



губа отчетливо отделена от гулы, базальные мембраны антенн и основания мандибул, разделенные узкой, но отчетливо видимой полоской головной капсулы; дыхальца многокамерные; плевральная часть тергитов, несущая дыхальца, отчетливо отделена; ноги немодифицированные, с рассеянной хетотаксией; каудальный сегмент с отчетливо выраженными урогомфами; стернит анального сегмента (10-й брюшной сегмент) образует короткие парные подталкиватели.

Кладистический анализ высших таксонов *Tenebrionidae* (Doyen, Tschinkel, 1982) показал, что тенебрионоидная ветвь семейства отчетливо распадается на три основные линии: тенебрионинную, диаперинную и целометопинную, которые авторами формально рассматриваются в ранге подсемейств.

На основании приведенного выше диагноза дается сравнительный анализ морфологических признаков личинок *Toxicini* и представителей подсемейств *Tenebrioninae*,<sup>1</sup> *Diaperinae*, *Coelometopinae*.

По личиночным признакам *Toxicini*, проявляют довольно отдаленное родство с представителями подсем. *Coelometopinae*, основанное в основном на сохранении в обеих группах сходных плезиоморфных черт. Для личинок обеих групп характерны цилиндрическая форма тела, наличие отчетливо видимой склеротизованной полоски головы, разделяющей основания антенн и мандибул, не модифицированные и тонко опушенные ноги и хорошо выраженные урогомфы (Hayashi, 1966; Doyen, 1989; Costa et al., 1991). В целометопинной линии наибольшее сходство с *Toxicini* отмечается у представителей трибы *Centropini* Doyen, 1989; Costa et al., 1991). Для личинок последних также характерно присутствие ряда сходных плезиоморфных черт: отчетливо выделенная плевральная часть сегментов и престернума переднегруди, 5 пар пигментированных глазков с линзами, редукция 3-го антеннального членика, наличие полей шиповидных хет на боковых лопастях эпифаринкса и хорошо заметных (не втянутых под тергит 9) парных пигоподий. Однако ряд специфических черт, характерных для токсинин (удлиненные задние отростки торм, отсутствие жевательных склеритов эпифаринкса, редукция склеромы гипофаринкса, наличие лобной поры, специфических «железистых» полей на тергитах тела, многокамерных дыхалец), не отмечен ни в одной из групп целометопинной линии, что не позволяет сближать *Toxicini* как с *Centropini*, так и с *Coelometopinae* в целом.

Некоторые общие морфологические признаки *Toxicini* имеют с представителями диаперинной линии, которая является наиболее естественной группировкой триб в тенебрионоидной ветви семейства (Doyen, Tschinkel, 1982). Для личинок *Diaperinae*, так же как и для *Toxicini*, характерны цилиндрическая (или близкая к цилиндрической) форма тела, более или менее выраженная дорсальная склеротизация покровов, отчетливо видимая полоска головной капсулы, разделяющая основание мандибул и антенн; кольцевидный антеннальный сенсорий, четко отделенная гула, разделенная на отделы нижняя губа, максиллярная мала без вырезки или зубца (ункуса) на вершине, более или менее расширенный тергит каудального сегмента брюшка с хорошо выраженной вентральной частью, стернит анального сегмента обычно образующий парные подталкиватели (Hayashi, 1966; Watt, 1974; Медведев, Лоуренс, 1982; Doyen, 1984; Компанцева, 1987а).

Особенное сходство с *Toxicini* проявляют представители трибы *Scaphidemini*. Личинки родов *Basanus* Lac. и *Scaphidema* Redtb. (Компанцева,

<sup>1</sup> Объем подсемейств *Tenebrioninae*, *Diaperinae*, *Coelometopinae* рассматривается в соответствии с работами: Doyen, 1984, 1989; Doyen et al., 1989.

1985; 1987a) имеют с *Toxicini* ряд общих специфических признаков, а именно: слабо вентрально уплощенное тело, усиленная склеротизация и пунктировка покровов, отчетливая головная пора, редукция апикального членика антенн, наличие отдельных пигментных глазков с выпуклыми линзами, длинные задние тормальные отростки, редукция мастикаторных склеритов эпифаринкса, слабое развитие гипофарингеальной склеромы, рассеянное и тонкое вооружение немодифицированных ног, наличие развитых парных урогомф и подталкивателей на каудальном сегменте брюшка. Не исключено, что в данном случае имеет место конвергенция, связанная со сходным образом жизни личинок обеих групп. Усиление склеротизации покровов тела и наличие защитных желез имеют отчетливо выраженный адаптивный характер и свойственны формам, ведущим относительно свободный образ жизни. В отличие от личинок *Scaphidemiini* у личинок изученных *Toxicini* пора располагается в базальной части лба, тергиты имеют мощные килевидные окаймления и характерные поля защитных желез, урогомфы широко расставлены, их основания с продольными килевидными утолщениями. Имаго обеих групп имеют довольно отдаленное фенетическое сходство (Watt, 1974; Doyen, Tschinkel, 1982).

С представителями тенебрионинной линии (подсем. *Tenebrioninae*) *Toxicini* имеют наибольшее число сходных диагностических признаков, которые распределены достаточно неравномерно в разных трибах и носят преимущественно плезиоморфный характер. Из тенебрионоидных чернотелок наиболее тесные родственные связи с *Toxicini* проявляют представители триб *Bolitophagini*, *Cyphaleini* и *Tenebrionini*. Личинки *Bolitophagini* и *Cyphaleini* сходны с личинками *Toxicini* по таким признакам, как отчетливо выделенная плевральная часть сегментов и престернума переднегруди, 5 пар пигментных глазков с корнеа, удлиненные задние тормальные отростки эпифаринкса, немодифицированные и рассеянно опущенные ноги и отчетливые парные урогомфы на вершине каудального сегмента. *Bolitophagini* и *Cyphaleini* считаются наиболее примитивными представителями тенебрионинной линии семейства (Watt, 1974; Doyen, Tschinkel, 1982; Doyen, 1989; Doyen et al., 1989). С личинками *Tenebrionini* токсидин объединяет наличие усиленной склеротизации покровов, полей шиповидных хет на боковых лопастях эпифаринкса, наличие разделенной на отделы нижней губы и отчетливо отделенной гулы.

Сравнительный анализ личиночных признаков *Toxicini* и других тенебрионоидных чернотелок показал, что выделение данной группы в ранг подсем. *Toxicinae*, как это предлагалось некоторыми авторами (Watt, 1974), вероятно, следует считать мало обоснованным вследствие того, что апоморфные уникальные признаки представлены в ней недостаточно полно.

*Toxicini*, сохранившие значительное число плезиоморфных черт, характеризуются наличием лишь немногих специфических апоморфий личинок (наличие «железистых полей» на тергитах и так называемых субгенальных «швов» на вентральной поверхности головы), что подтверждается также и имагинальными признаками (Doyen, Tschinkel, 1982). Некоторые другие апоморфные признаки токсидин (наличие лобной поры, килевидного окаймления в передней части тергита, слабое развитие гипофарингеальной склеромы, редукция жевательных склеритов эпифаринкса, укорочение апикального членика антенн, субвентральный анус) дисперсно распространены во всех группах тенебрионоидной ветви семейства (Hayashi, 1966; Watt, 1974; Doyen, Lawrence, 1979; Компанцева, 1987а, 1987б).

Среди рассмотренных линий тенебрионоидной ветви семейства наиболее тесные родственные связи *Toxicini* прослеживаются с представителями подсем. *Tenebrioninae*. Признаки, объединяющие эти таксоны, в основном

являются плезиоморфными и достаточно дисперсно распределены в *Tenebrioninae*. На основании этого считать данные группы филогенетически близкими можно лишь с определенной степенью вероятности.

Несмотря на то что триба *Toxicini* по имагинальным признакам считается наиболее близкой к трибе *Bolitophagini* (Doyen, Tschinkel, 1982; Doyen et al., 1989), детальное изучение морфологических особенностей личинок не подтверждает их тесного сближения. Представители данных групп, вероятно, независимо перешли к обитанию в плодовых телах высших грибов.

Автор выражает искреннюю признательность коллегам, которые оказали помощь в подготовке статьи, Ю. М. Зайцеву и А. В. Компанцеву (Москва), предоставившим материал по личинкам, собранный во Вьетнаме и Индии; д-ру Дж. Т. Дойену (University of California, Berkeley, USA), приславшему на изучение личинок *Wattius*, *Diceroderes*; д-ру О. Мерклу (Budapest), оказавшему помощь в определении имагинального материала.

Работа осуществлялась при поддержке гранта Государственной программы (ГНТП) «Биоразнообразие».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бызова Ю. Б. Личинки чернотелок некоторых триб подсемейства *Tenebrioninae* (Coleoptera) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. С. 1823—1830.
- Компанцева Т. В. Описание личинки и биологические особенности чернотелки *Basanus tsushimensis kompancevi* Kasz. et G. Medv. (Coleoptera, Tenebrionidae) из южного Приморья // Энтомол. обозр. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 364—369.
- Компанцева Т. В. Личинки мицетофильных жуков-чернотелок трибы *Diaperini* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Экология и морфология насекомых — обитателей грибных субстратов. М., 1987а. С. 65—87.
- Компанцева Т. В. Личинки жуков-чернотелок трибы *Bolitophagini* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомол. обозр. 1987б. Т. 64, вып. 3. С. 602—613.
- Медведев Г. С., Лоуренс Дж. Ф. Новая триба жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Австралии и ее положение в системе // Энтомол. обозр. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 548—571.
- Costa C., Vanin S. A., Casari-Chen S. A. Larvas de coleoptera do Brasil // Museu de Zoologia, Universidade de Sao Paulo. Sao Paulo, 1988. P. 1—282.
- Doyen J. T. Description of some phylogenetically important larvae of Tenebrionidae (Coleoptera) // Coleopt. Bull. 1988. Vol. 42. N 3. P. 285—301.
- Doyen J. T. Reconstitution of the Diaperini of North America, with the new species of *Adelina* and *Sitophagus* (Coleoptera, Tenebrionidae) // Proc. Ent. Soc. Wash. 1984. Vol. 86, N 4. P. 777—789.
- Doyen J. T. Reconstitution of the tribes Ulomini and Triboliini for of north and Central America (Coleoptera, Tenebrionidae) // Proc. Ent. Soc. Wash. 1985. Vol. 87. N 3. P. 512—524.
- Doyen J. T. Reconstitution of Coelometopini, Tenebrionini and related tribes of America North of Colombia (Coleoptera, Tenebrionidae) // J. New York Ent. Soc. 1989. Vol. 97, N 3. P. 277—304.
- Doyen J. T., Lawrence J. F. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera) // Syst. Ent. 1989. N 4. P. 333—377.
- Doyen J. T., Matthew E. G., Lawrence J. F. Classification and annotated checklist of the Australian genera of Tenebrionidae (Coleoptera) // Invertebr. Taxon. 1989. N 3. P. 229—260.
- Doyen J. T., Tschinkel W. R. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera) // Syst. Ent. 1982. N 7. P. 127—183.
- Hayashi N. A contribution to the knowledge of the larvae of Tenebrionidae occurring in Japan (Coleoptera, Cucujoidea) // Insecta Matsumurana. 1966. Suppl. 1. P. 1—41.
- Lawrence J. F. Tenebrionidae (Tenebrionoidea) // Immature Insects. Vol. 2. Kendall / Hunt Publ. Co., Dubuque, Iowa, 1991. P. 520—528.
- Watt J. C. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera) // New Zeal. J. Zool. 1974. Vol. 1, N 4. P. 381—452.

## SUMMARY

*Toxicini* are one of the small peculiar groups of *Tenebrionidae*, the taxonomic position, constitution, and relationships of which are recently the subjects of a special discussion.

A new supplemented diagnosis and a key to the *Toxicini* larvae, including previously unknown larval forms, are given; biological characteristics of some species are studied. Possible relations of *Toxicini* with other groups of the tenebrionoid branch of the family based on the comparative morphological analysis are discussed.