

На правах рукописи

**Арзанов
Юрий Генрихович**

**КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ
ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ
ТРИБЫ CLEONINI SENSU LATO
(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE, LIXINAE)**

03.02.05 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена в Южном научном центре РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Емельянов Александр Федорович

доктор биологических наук, профессор Замотайлов Александр Сергеевич

доктор биологических наук, профессор Макаров Кирилл Владимирович

Ведущая организация: кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета

Защита диссертации состоится 2010 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1. Факс: (812) 328-29-41. E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

О.Г. Овчинникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Долгоносики подсемейства *Lixinae* широко распространены в аридных и семиаридных ландшафтах Палеарктики, в тропической и Южной Африке, на Индостане и в Индокитае. В настоящее время подсемейство *Lixinae* разделено на 3 трибы: *Lixini*, *Cleonini* и *Rhinocyllini* (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999). Первые две включают более чем по 500 видов каждая, последняя – не более 20 видов. Триба *Lixini* насчитывает 13 родов, из которых наиболее крупные *Lixus* с 18 подродами и *Larinus* с 4 подродами составляют более 90% от фауны трибы. Триба *Rhinocyllini* представлена лишь 2 родами с менее чем 20 видами. Триба *Cleonini* включает 80 родов. Неравномерное распределение родов между трибами во многом объясняется тем, что установленные надродовые таксоны довольно условны и основаны на биологических, а не на строго морфологических признаках. Это особенно относится к трибе *Cleonini*, представители которой, питаясь, главным образом, на подземных частях растения, выработали однотипные морфологические структуры.

Попытки объединения родов трибы *Cleonini* в надродовые таксоны по морфологическим признакам, предпринятые Шевроля (Chevrolat, 1873) и в начале XX века Фаустом (Faust, 1907), вряд ли могут считаться удачными. Также неудовлетворительной следует признать систему, принятую во всеветном каталоге трибы *Cleonini* (Csiki, 1934), в которой роды этой трибы были объединены в единственном роде *Cleonus* Schoenherr, 1826 в ранге подродов.

Достаточно однообразный образ жизни долгоносиков трибы *Cleonini* вызвал у них схожие стратегии морфологических преобразований, которые выразились в параллелизмах и гомоплазиях, скрывающих родство между таксонами и существенно затрудняющих построение системы подсемейства *Lixinae*.

Новые сравнительно-морфологические работы по изучению ротового аппарата (Lyal, 1992), провентрикулюса (Aslam, 1963), задних крыльев (Zherikhin, Grachev, 1995) и эндофаллуса (Anderson, 1988; Арзанов, 2005–2006) дают основу для разрешения проблемы подразделения трибы. Использование в фенетическом анализе признаков гениталий и особенно структуры эндофаллуса позволило в ряде случаев иначе оценить значимость признаков в установлении родственных связей между родами.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлась разработка филогенетической, эволюционно обоснованной системы и эволюционного сценария надтрибы *Cleonitae* (триба *Cleonini* sensu Ter-Minassian, 1988).

Для ее реализации решались следующие последовательные задачи.

1. Обосновать две эволюционные стратегии морфо-экологических трансформаций в подсемействе *Lixinae* и установить две новые надтрибы *Lixitae* и *Cleonitae*.

2. Уточнить систематическое и филогенетическое положение надтрибы *Cleonitae*, определить ее объем, границы и выбрать адекватную внешнюю группу для последующего анализа.

3. Провести сравнительно-морфологическое исследование имаго и выбрать филогенетически значимые признаки для их последующего использования.

4. Провести фенетический и филогенетический анализы и создать плоскостную модель системы надтрибы.

5. В надтрибе Cleonitae выделить группы, отражающие филогенетическую близость таксонов с учетом их эволюционных тенденций и установить для них новые трибы и подтрибы.

6. Охарактеризовать адаптивную зону и морфо-функциональные адаптации имаго Cleonitae с точки зрения эволюции надтрибы. Выявить основные направления экологической дифференциации, морфоадаптогенеза и изучить жизненные формы.

7. Проанализировать трофическую приуроченность родов и обобщить данные по хозяйственному значению видов надтрибы Cleonitae.

8. Обобщить и проанализировать географическое распространение таксонов по типам ландшафтов и определить центры видового многообразия отдельных родов.

9. Определить на основе современного распространения родов Cleonitae и истории формирования открытых ландшафтов саванн, степей и пустынь гипотетические центры происхождения и расселения видов надтрибы.

Положения, выносимые на защиту. На защиту выносятся разработанная система и эволюционная модель надтрибы Cleonitae, а также методы ее построения.

1. Самостоятельность подсемейства Lixinae и установленных в нем двух надтриб Lixitae и Cleonitae подтверждается как морфологическими признаками, так и разным для каждой из них набором экологических групп. Надтриба Cleonitae является сестринской группой по отношению к надтрибе Lixitae, а не произошла от нее, как считалось ранее.

2. Надтриба Cleonitae состоит из 6 триб, образующих две крупные филогенетические ветви и распадается на 21 подтрибу.

Научная новизна. Настоящая работа представляет собой оригинальное исследование, выполненное на основе изучения морфологии, распространения, пищевых связей, систематики, филогении и эволюции Cleonitae. Впервые в рамках подсемейства Lixinae (особенно надтрибы Cleonitae) детально исследован и проанализирован ряд морфологических структур имаго (головы, ног, гениталий самцов и самок и, прежде всего, внутреннего мешка эдеагуса), которые использованы при построении системы надтрибы. Обоснованы границы, объем и статус надтрибы Cleonitae. Впервые с помощью различных методов численной кладистики разработана филогенетическая схема надтрибы, выявлены уровни организации и направления анагенеза у Cleonitae, проведен филогенетический анализ и установлены хиатусы между основными группировками таксонов, на основании чего предложена оригинальная система надтрибы. В результате работы подсемейство разделено на 2 надтрибы, описаны 5 новых триб, 20 подтриб, 4 рода, 8 подродов и 2 вида; 31 вид перенесен в другие роды, установлены синонимы для 2 родов и 2 видов.

Уточнены особенности адаптивной зоны и морфо-функциональных адаптаций имаго надтрибы Cleonitae. Выявлены основные направления экологической дифференциации и морфоадаптогенеза и установлены жизненные формы.

Обобщены данные по кормовым связям долгоносиков надтрибы Cleonitae. Выделены группы олигофагов основных кормовых растений надтрибы, проведен

анализ трофической приуроченности родов долгоносиков к растениям разных систематических уровней и жизненных форм. Проанализированы данные по хозяйственному значению и особенностям распространения.

Анализ особенностей распространения таксонов позволил выделить для надтрибы Cleonitae элементарные фауны и установить фауногенетические центры, определить пути и направления расселения таксонов.

Впервые предложен эволюционный сценарий и реконструирована история географического распространения надтрибы Cleonitae, которые могут служить моделью для других групп организмов, распространенных в открытых ландшафтах степей и пустынь. Показано, что эволюция надтрибы Cleonitae тесно связана с историей формирования открытых ландшафтов, а происхождение отдельных групп надтрибы тесно связано с эволюцией и историей расселения растений.

С учетом представлений о системе надтрибы Cleonitae составлен новый каталог группы в объеме мировой фауны.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследования являются существенным вкладом в изучение морфологии, распространения, систематики, филогении и эволюции Cleonitae. Разработана и уточнена система подсемейства Lixinae в целом. Реконструирована история надтрибы, способная служить моделью для других групп организмов, распространенных в открытых ландшафтах степей и пустынь.

Выявление особенностей морфологии, биологии и экологии долгоносиков надтрибы Cleonitae позволило понять направления их эволюции. Данные, полученные в результате этой работы, могут быть использованы в учебных курсах по систематике, филогении и зоогеографии, а также применяться специалистами по защите растений. Составлен каталог мировой фауны Cleonitae.

Апробация результатов и публикации. Результаты исследований докладывались на X съезде Всесоюзного энтомологического общества (Ленинград, 1989 г.), XI–XIII съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 1997, 2002; Краснодар, 2007). Работа заслушана и обсуждена на расширенном заседании отдела наземных экосистем Института Аридных зон при Южном научном центре РАН и на семинаре лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН (2007 и 2009 гг.). По материалам диссертации опубликовано 46 работ общим объемом более 50 п. л.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, библиографии и приложения. Основная часть изложена на 367 страницах машинописного текста и включает 11 таблиц и 77 рисунков. Список литературы содержит 394 наименований, из них 164 на иностранных языках. Приложение объемом 455 страниц включает каталог мировой фауны надтрибы Cleonitae, описания новых таксонов групп семейства и рода и 175 листов с 1734 оригинальными рисунками и сопровождающими их подписями.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения и разработки системы подсемейства Lixinae

1.1. Номенклатура подсемейства. Первым из принятых в современной системе подсемействе Lixinae родов, *Lixus*, был установлен Фабрициусом в 1801 году. К 30-м годам XIX столетия Гермаром (Germar, 1817),

Билбергом (Billberg, 1820), Дежаном (Dejean, 1821), Шонхером (Schoenherr, 1823, 1826) установлены еще несколько родов – *Cleonis*, *Pachycerus*, *Mecaspis*, *Epirrhynchus* и *Bothynoderes*, объединенные в дальнейшем в трибу *Cleonides* (= *Cleonini*). Заметный вклад в изучение трибы *Cleonini* сделан В.И. Мочульским (Motschulsky, 1860), который выделил в ее составе 15 родов. Значительные дополнения родового состава в трибе *Cleonini* сделаны Шевроля (Chevrolat, 1869, 1873), описавшим 16 родов, и Фаустом (Faust, 1904), установившим еще 17 родов.

Триба *Cleonini* (s. l.) до недавнего времени включала 80 родов (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999); в настоящее время, с учетом синонимии и новых описаний, в ее состав входит 85 родов и около 550 видов.

1.2. История построения системы трибы *Cleonini* (sensu lato). Практически современную систему подсемейства *Lixinae* предложил Лакордер (Lacordaire, 1863), у которого известные на то время роды сгруппированы в 3 трибы: *Cleonides* (= *Cleonini*), *Rhinocyllides* (= *Rhinocyllini*) и *Lixides* (= *Lixini*). В последнюю группу Лакордер наряду с родами *Larinus* и *Lixus* включил и род *Peribleptus*, позже перенесенный в трибу *Paipalesomini* подсемейства *Molytinae*. Помещение Лакордером этого рода в трибу *Lixides* объясняется его внешним сходством с родом *Lixus*, что в дальнейшем отмечалось и многими другими авторами (Тер-Минасян, 1967; Aslam, 1967; Жерихин, Егоров, 1990).

Разработка системы трибы *Cleonini* связана с именем Шевроля (Chevrolat, 1873), разделившего трибу «*Cléonides*» на 5 подтриб: «*faux Cléonides*», «*Bothynodéres*», «*Conorrhynchus*», «*Cossinodérides*» и «*Cléonides vrais*» на основе признаков, ранее использовавшихся Мочульским (форма и особенности строения вентральной стороны головотрубки), и новых, таких как строение лапок, степень сращения коготков и форма глаз. При этом Шевроля при группировке родов недооценивал такие важные признаки, предложенные Мочульским, как соотношение длин первых члеников жгутика усика и форму переднеспинки и надкрылий.

Следующим автором, предложившим свой вариант группировки родов трибы *Cleonini*, был Фауст (Faust, 1904), который выделил лишь 2 подтрибы (взамен 5 подтриб Шевроля): «*Paracleoninae*» (nomen invalidum), которая включала роды со свободными коготками и в некоторой степени соответствовала подтрибе «*Cossinoderides*» в понимании Шевроля, и «*Cléonides vrais*», включавшую остальные роды. Понимая сборный характер этой последней группы родов, Фауст, тем не менее, не дает ей или ее подразделениям никакого названия и не делит на «подтрибы».

В настоящее время наиболее удачную определительную таблицу палеарктических *Cleonini* составила Тер-Минасян (1988); эту таблицу можно рассматривать как предварительную попытку создания системы трибы *Cleonini*.

1.3. Изучение преимагинальных стадий долгоносиков *Lixinae*. Преимагинальные стадии долгоносиков подсемейства *Lixinae*, как и в целом для *Curgulionoidea*, изучены слабо. Из наиболее важных работ по морфологии личинок долгоносиков следует отметить исследования Андерсона (Anderson, 1947), ван Эмдена (Emden, 1952), Шерфа (Scherf, 1964), Гилярова (1964), Май (May, 1977), Мамаева и Кривошеиной (1976), Кривец (1988), Кривец и Бурлака (1988, 1991), Никулиной (Nikulina, 2001, 2007), Чайки и Томковича (1997) и Зотова (2009а, б). К сожалению, этими работами и ограничиваются наши знания о личинках долгоносиков.

1.4. Фаунистика, палеонтология, биология и экология трибы *Cleonini*. Фаунистика. Фауны отдельных территорий изучены в разной степени. Наиболее полно изучена фауна *Cleonini* бывшего Советского Союза (Тер-Минасян, 1988).

Для европейской части бывшего СССР имеются работы по Белоруссии (Иоаннисиани, 1972), Среднему Поволжью (Исаев, 1994а, б), Ростовской области (Кизерицкий, 1912; Лукьянович, 1926а; Арзанов, 1990г) и Нижнему Поволжью (Немков и др., 2002). Имеются сведения по фауне юго-востока европейской части России (Арзанов, 1990а, 1990б, 2002в), степной зоны Украины (Воловник, 1984а, б, в, г). Данные по фауне Средней Азии и Казахстана имеются в работах Журавлева (1914), Арнольди (1955, 1956а, б, 1969), Тер-Минасян (1968), Байтенова (1974), Насреддинова (1975). По фауне *Cleonini* Северного Кавказа имеются работы Рейтера (Reitter, 1888), Лукьяновича (1925), Добровольского (1951, 1959), Арзанова (1984а, 1984б, 1988, 2002б), Коротяева и др. (1993), Исмаиловой (1993), А.П. и А.А. Боловых (1997) и Мухтаровой (Магомедовой) (2003). По фауне Кавказа и Закавказья известны работы Гохгута (Hochhuth, 1847, 1851) и Арзанова (2007), по Абхазии – Заркуа (1977), по Армении – Тер-Минасян (1940, 1946), по Грузии – Чолокавы (1985, 1996) и Чолокавы и Заркуа (1985). Фауна Сибири изучалась Коротяевым и Тер-Минасян (1977), Кривец (1999), Легаловым (1999), Хрулевой и Коротяевым (1999). Материалы по фауне Дальнего Востока России имеются в работах Егорова (1976, 1996) и Жерихина и Егорова (1990).

Для Европы имеются данные в работах Ангелова (1978), Беделя (Bedel, 1882, 1888), Гофмана (Hoffmann, 1950), Дикмана (Dieckmann, 1983), Колоннелли (Colonnelli, 2003), Пойраса (Poiras, 1998), Рейтера (Reitter, 1916), Сильферберга (Silfverberg, 1992), Смерчинского (Smreczynski, 1968) и Темпера (Tempere, 1977).

Сведения по фауне азиатской части континента за пределами бывшего СССР содержатся в работах Аслама (Aslam, 1963), Моримото (Morimoto, 1963), Фосса (Voss, 1959, 1960), Фремуча (Fremuth, 1987), Серта и Чагатай (Sert, Çagatay, 1999), Таламелли (Talamelli, 2001) и Тер-Минасян (1974, 1976, 1979, 1989).

Сведения по африканской фауне трибы *Cleonini* имеются в работах Алфиери (Alfieri, 1976), Беделя (Bedel, 1907, 1909), Юсташа (Hustache, 1937), Мерегалли (Meregalli, 2000, 2001, 2002, 2004), Норманда (Normand, 1953), Пейеримхофа (Peyerimhoff, 1907, 1931), Фосса (Voss, 1965), Гейдена (Heyden, 1900) и Шевроля (Chevrolat, 1860).

По фауне долгоносиков трибы *Cleonini* Северной Америки имеется обобщающая работа Андерсона (Anderson, 1988).

Палеонтология. Ископаемые материалы по долгоносикам трибы *Cleonini* незначительны. Известны находки *Cleonis pigra* из нижнего олигоцена Франции, из среднего олигоцена Германии и из верхнего олигоцена Франции, из верхнего миоцена США и Швейцарии, а также *Cleonidius channingensis* Sleeper, 1969 и *C. ritablancaensis* Sleeper, 1969 из кайнозоя Северной Америки.

Биология и экология. Материалы по биологии долгоносиков подсемейства *Lixinae* довольно скудны, имеются сведения о кормовых растениях менее чем для 50% видов. Достаточно подробно изучена биология вредителей сахарной свеклы, к которым относится и значительное число видов *Cleonini* Палеарктики (Алеева, 1953а, б; Бруннер, 1954, 1957а, б, 1958; Добровольский, 1951, 1959; Зверозомб-Зубовский, 1957, и многие другие). Интересные данные по

биологии получены Кривошеиной (1975а, б), Синадским (1978), Каплиным (1984), Воловником (1984в, 1989) и Гюльтекином (Gültekin, 2008).

Глава 2. Материал и методика

2.1. Изученный материал. В ходе подготовки настоящей работы были изучены материалы, хранящиеся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), включающие большинство видов Палеарктической и ряда видов и родов внепалеарктической фаун. Особая ценность этой коллекции заключена в том, что это материал, который использовался в работе М.Е. Тер-Минасян, сравнен ею с типовыми экземплярами из различных музеев мира и содержит также все типы описанных ею видов. Кроме того, в коллекции ЗИН РАН имеются материалы, в том числе и типовые, подписанные рукой Й. Фауста, Г.Л. Суворова, Г.Г. Якобсона и Ф.К. Лукьяновича.

Обработаны коллекции Зоомузея МГУ (Москва), Ставропольского и Кубанского госуниверситетов, Волгоградского, Ростовского и Московского госпедуниверситетов, Ставропольского краеведческого музея им. Прозрителева и Пправе, кафедры земледелия Тегеранского университета (Department of Agriculture, Islamic Azad University; Shahre Rey Branch, Tehran, Iran), музея природы Тель-Авивского университета (National Collection of Insects, National Museum of Natural History, Tel Aviv University). Обработаны богатейшие сборы М.Л. Данилевского, И.В. Мельника и А.А. Рубеняна (Москва), Ф.А. Сараева (Атырау, Казахстан), А.В. Пономарева и Н.П. Калмыкова (Ростов-на-Дону), Е.В. Комарова (Волгоград), С.П. Ващенко (Украина, Херсон), А.В. Анищенко (Литва, Вильнюс), Г.Э. Давидьяна и Р.В. Филимонова (Санкт-Петербург).

Всего в работе использовано более 4500 экз., относящихся к 258 видам и 73 родам из трибы Cleonini.

Всем названным лицам, а также Г.С. Медведеву и Б.А. Коротяеву (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Н.Б. Никитскому и А.А. Гусакову (ЗМ МГУ, Москва), К.В. Макарову и А.В. Маталину (МППУ, Москва), Х. Гахари (H. Ghahari, Department of Agriculture, Islamic Azad University; Shahre Rey Branch, Tehran, Iran), А.Л. Фридману (A.L.L. Friedman, National Collection of Insects, National Museum of Natural History, Tel Aviv University, Israel), автор выражает сердечную благодарность за возможность работы с материалами коллекций, находящимися в их распоряжении.

С особой сердечной теплотой и глубоким уважением хотелось бы выразить благодарность моему первому наставнику – Маргарите Ервандовне Тер-Минасян, оказавшей неоценимую поддержку на начальных этапах работы. Ее душевная теплота, внимание и чуткость навсегда останутся в моей памяти.

2.2. Методы сборов и морфологических исследований. Сбор материала в природных условиях осуществлялся автором в период с 1970 по 2006 год по общепринятым методикам в различных равнинных районах юга и юго-востока европейской части России, предгорных и горных территориях Северного Кавказа, юго-востока Украины и в Туркмении.

Микроскопия имаго осуществлялась с использованием микроскопов МБС-10 с люминесцентным источником света. Рисунки выполнены со специально подготовленных препаратов через окуляр-сетку. Препараты ротовых органов, сперматеки, вентральной спикулы, яйцеклада и метэндостернита изготавливались с

использованием глицерина, всего изготовлено более 600 препаратов для 143 видов. Препараты эндофаллуса изготавливались по ранее разработанной методике (Арзанов, 2003), всего изготовлено более 600 препаратов выдутото эндофаллуса для 162 видов.

Морфологическая терминология заимствована из работ Жерихина и Егорова (1990), Коротяева и Мелешко (1995), Мадисона (Maddison, 1993), Алонсо-Сарасаги (Alonso-Zarazaga, 1990) и Хауден (Howden, 1995). Терминология и гомологизация структур внутреннего мешка эдеагуса разработаны нами ранее (Арзанов, 2002) и в настоящей работе приводятся с некоторыми дополнениями.

2.3. Методы анализа. Главной целью филогенетического анализа явилось выделение основных монофилетических групп для их последующей таксономической интерпретации. Филогенетические реконструкции осуществлялись с применением методики машинного кладистического анализа. Построение исходной матрицы проводилось с использованием редактора WinClada (версии 09.99m24), с последующим экспортом ее в требуемый формат. Для генерации и анализа дендрограмм использовались программы Hennig86 (версия 1.5) в оболочке TreeGardener (версия 2.2) и WinClada. При использовании WinClada проведен эвристический анализ по методу деления-воссоединения при замене ветвей (tree bisection-reconnection method of branch-swapping). Полученные дендрограммы подвергались процедуре консенсуса правила большинства (majority rule consensus).

Фенетический и зоогеографический анализы осуществлялись с использованием двух типов нумерических показателей: мер общности и различия. Наиболее информативным оказался индекс Жаккара. Во избежание неверных интерпретаций из анализа были исключены группы с неизвестными состояниями признаков. Нами использованы два наиболее часто применяемых метода кластерного анализа: по среднему присоединению и по ближайшему соседу. Расчет вторичных матриц и кластеризация проводились с использованием оригинальной компьютерной программы И.С. Плотникова (ЗИН РАН) для WIN-95, любезно предоставленной разработчиком.

Глава 3. Положение подсемейства *Lixinae* в системе *Curculionoidea*

Для определения места подсемейства *Lixinae* в системе *Curculionidae* нами проведен предварительный фенетический анализ по 22 морфологическим признакам имаго двух подсемейств – *Molytinae* с 6 трибами и 10 родами и *Lixinae* с 3 трибами и 14 родами. Фенетический анализ и дендрограмма (рис. 1), рассчитанные с ограничением по ближайшему соседу, показали самостоятельность подсемейства *Lixinae* и его явную обособленность от сестринского подсемейства *Molytinae*.

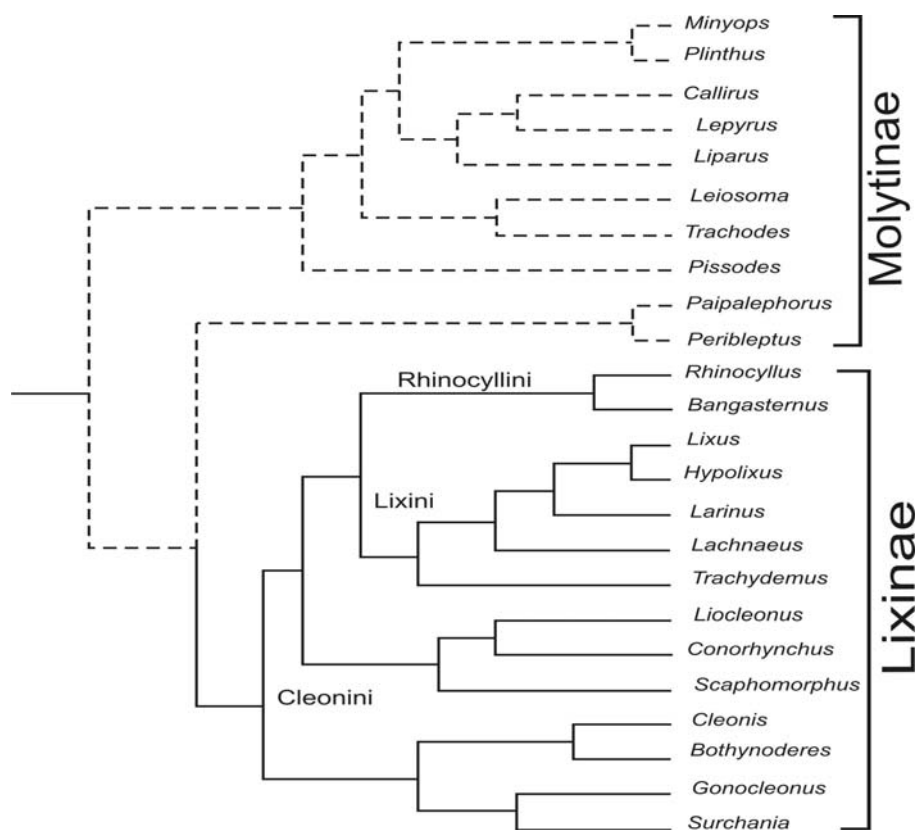


Рис. 1. Дендрограмма, отражающая положение подсемейства Lixinae по отношению к сестринскому подсемейству Molytinae и рассчитанная с использованием коэффициента Жаккара по 22 признакам для 9 триб.

Подсемейство Lixinae Schoenherr, 1823 при всей своей габитуальной близости к Molytinae в отличие от последнего имеет эндофаллус с большим числом выступов и бугров, обширными хетовыми полями и обычно хорошо развитый агнонопорий с лигулой, всегда ориентированный на вентральную сторону эдеагуса. Кроме того, нижняя губа Molytinae, в отличие от Lixinae, всегда имеет вполне развитые щупики, а максиллы несут лишь один лациниальный ряд зубцов.

Выделенные в подсемействе трибы, имея несомненную генетическую близость, включают ряд родов с переходными признаками, отнесение которых к тем или иным трибам весьма затруднительно и в большинстве случаев условно. На наш взгляд, с учетом современных знаний о морфологии, биологии и географическом распространении Lixinae, необходимо насколько возможно уйти от искусственного распределения родов внутри 3 устоявшихся триб и разделить подсемейство на две морфологически и биологически обособленные группы родов, придав им статус надтриб Lixitae и Cleonitae.

Надтриба Lixitae Schoenherr, 1823, должна включать две традиционные трибы: Lixini и Rhinocyllini. Для родов этой надтрибы характерна удлиненная или овальная форма тела; цилиндрическая гладкая и не расширенная у вершины головотрубка; усиковые бороздки на ней не доходят до вершины; надкрылья сверху в щетинковидных чешуйках, часто с напылением из пыльцы кормовых растений или восковым налетом. Жуки надтрибы большую часть времени держатся на растениях, что позволило им выработать ряд морфологических конвергентных черт: крупные булавовидные передние бедра, ряд острых зубчиков на внутренней поверхности передних голеней, широкие лапки с густой войлочной подошвой и некоторые другие признаки, многими исследователями

трактовавшиеся как ключевые для трибы Lixini. Триба Rhinocyllini Lacordaire, 1863 включает 2 рода (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999), строение эндофаллуса подтверждает ее самостоятельность и монофилетичность.

Надтриба Cleonitae Schoenherr, 1823 (= триба Cleonini Schoenherr, 1823, sensu lato) представлена рядом изолированных групп. У представителей Cleonitae выработались особые стратегии для обитания в открытых пространствах степей и пустынь и ухода от губительного влияния аридного климата на преимагинальной стадии (откладка яиц и дальнейшее преимагинальное развитие у них происходит на корнях и в корневой шейке кормового растения). Предпринятая попытка анализа морфологических признаков Cleonitae с приданием особого веса признакам гениталий, и особенно строению эндофаллуса и терминалий самок, показала, что в выбранном наборе родов выделяются несколько самостоятельных ветвей.

Глава 4. Морфология долгоносиков надтрибы Cleonitae

В главе дан подробный сравнительно-морфологический очерк имаго, сопровождаемый иллюстрациями деталей строения и анализом изменчивости отдельных структур. Изучены размеры и пропорции тела и общий габитус; окраска и опушение покровов, строение покровных чешуек, скульптура поверхности тела; форма и поперечное сечение, дорсальная и вентральная стороны головотрубки; расположение усиковых бороздок, строение ротовых органов; строение усиков и глаз; форма и пропорции переднеспинки; степень удлиненности заднегруди; строение метэндростернита; длина и форма ног; форма надкрылий; гениталии самцов и самок. Особое внимание уделено строению эндофаллуса, вентральной спикулы, сперматеки и яйцеклада.

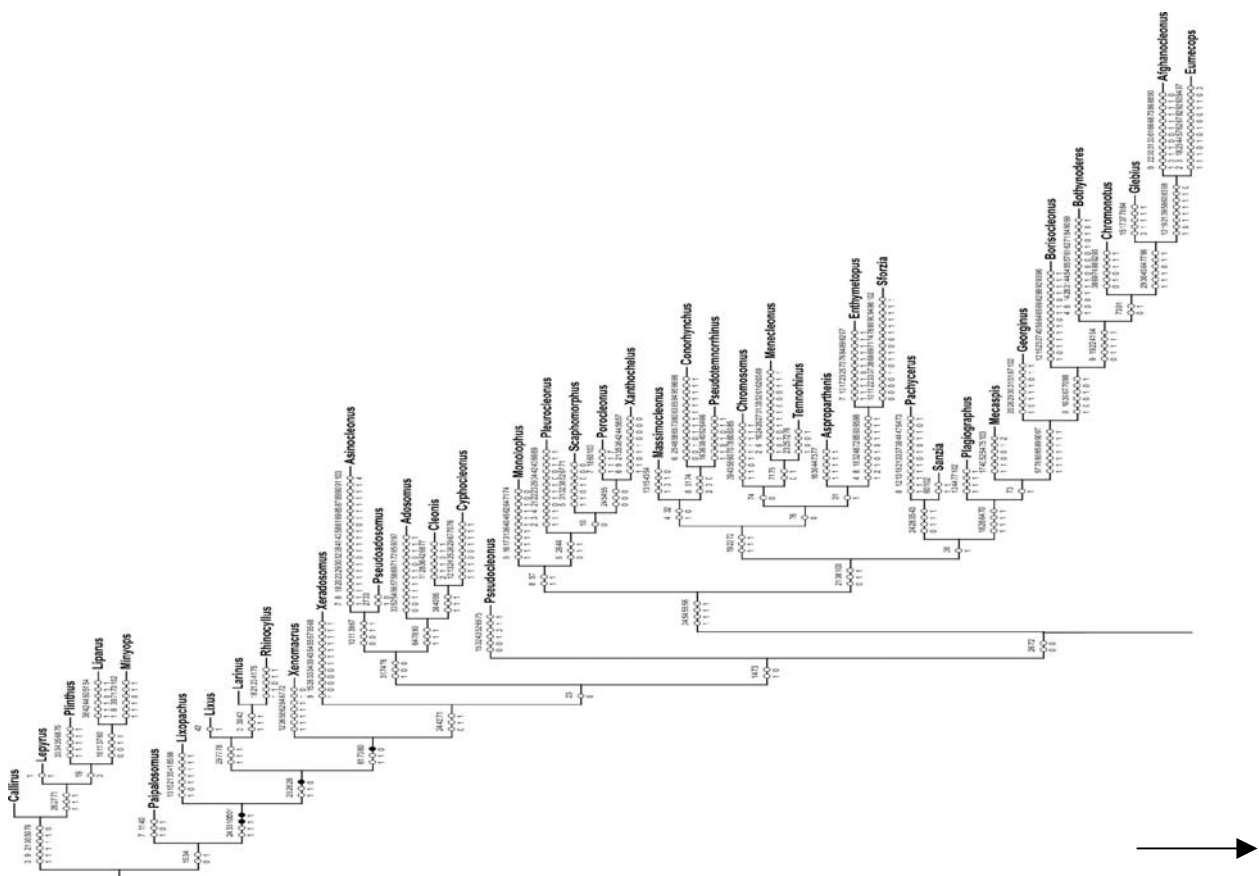
Глава 5. Филогенетический анализ

Из-за невозможности включения в анализ материала по всем таксонам наиболее подходящим оказался метод с выделением объективных групп, предложенный и апробированный на других семействах жесткокрылых (Крьюжановский, 1968а, б; Замотайлов, 2002). Такие группы обладают свойствами надвидовых таксонов, морфологически различны и объем их колеблется от единственного вида до рода. Всего выделено 102 объективных группы, от группы видов и подродов до родов, таксономический ранг которых определяется позже по результатам анализа. Анализ проводился по 103 признакам, проявившим наибольшую стабильность в объективных группах Cleonitae и выбранных для анализа родах подсемейства Molytinae и в надтрибе Lixitae.

5.1. Фенетический анализ проводился на основе матрицы, составленной по 103 указанным выше признакам с учетом полиморфизмов. Полярность признаков определена при сравнении с внешней группой. Всего для первичного анализа и построения плоскостной модели выбрано 102 группы таксонов. Базовая дендрограмма, построенная по первичной матрице и рассчитанная с помощью коэффициента Жаккара (с ограничением по ближайшему соседу) для 102 групп по 103 признакам, оказалась представленной 4 крупными кластерами, каждый из которых распался на несколько второстепенных ветвей. Анализ дендрограммы показывает, что объединение родов в 4 крупные группы достаточно условно. Практически в каждой из ветвей встречаются «случайные» таксоны, однако в целом образованные группы отражают морфологическую близость таксонов и могут рассматриваться как предварительное объединение родов.

5.2. Кладистический анализ. Анализ проводился по двум матрицам: исходной, составленной для 102 групп таксонов по 103 признакам и использованной ранее для фенетического анализа, и сокращенной. Из последней матрицы удалены группы, которые в результате фенетического анализа оказались в одном кластере, что доказывает их монофилетичность и дает повод к их объединению. Кроме того, мы посчитали необходимым добавить в анализ также Lixitae с

группами *Lixus*, *Larinus* и *Rhinocyllus* и внешнюю группу – подсемейство *Molytinae* с группами *Callirus*, *Lepyrtus*, *Liparus*, *Plinthus*, *Myniops* и *Paipalosomus*. Таким образом, для анализа отобрано 86 групп. Данное дополнение оправдано тем, что среди надтрибы *Cleonitae* возможно нахождение переходных групп между надтрибами *Cleonitae* и *Lixitae*. При использовании эвристического анализа в программе *WinClada* было рассчитано 762 одинаково «экономичных» дерева, при этом дальнейшие вычисления существенно не меняли форму новых кладограмм. Сравнительный анализ кладограмм позволил судить о значительном количестве гомоплазий по большинству выбранных признаков. Тем не менее, отдельные состояния таких признаков могут характеризовать достаточно крупные ветви кладограмм при значительном совпадении изменения состояний признаков по узлам. Процент совпадения важнейших ветвей в кладограммах при исключении из анализа групп с высокой неопределенностью достаточно высок. Таким образом, использование процедуры консенсуса правила большинства позволяет получить достаточно информативную кладограмму, отражающую основные закономерности филогенеза (рис. 2).



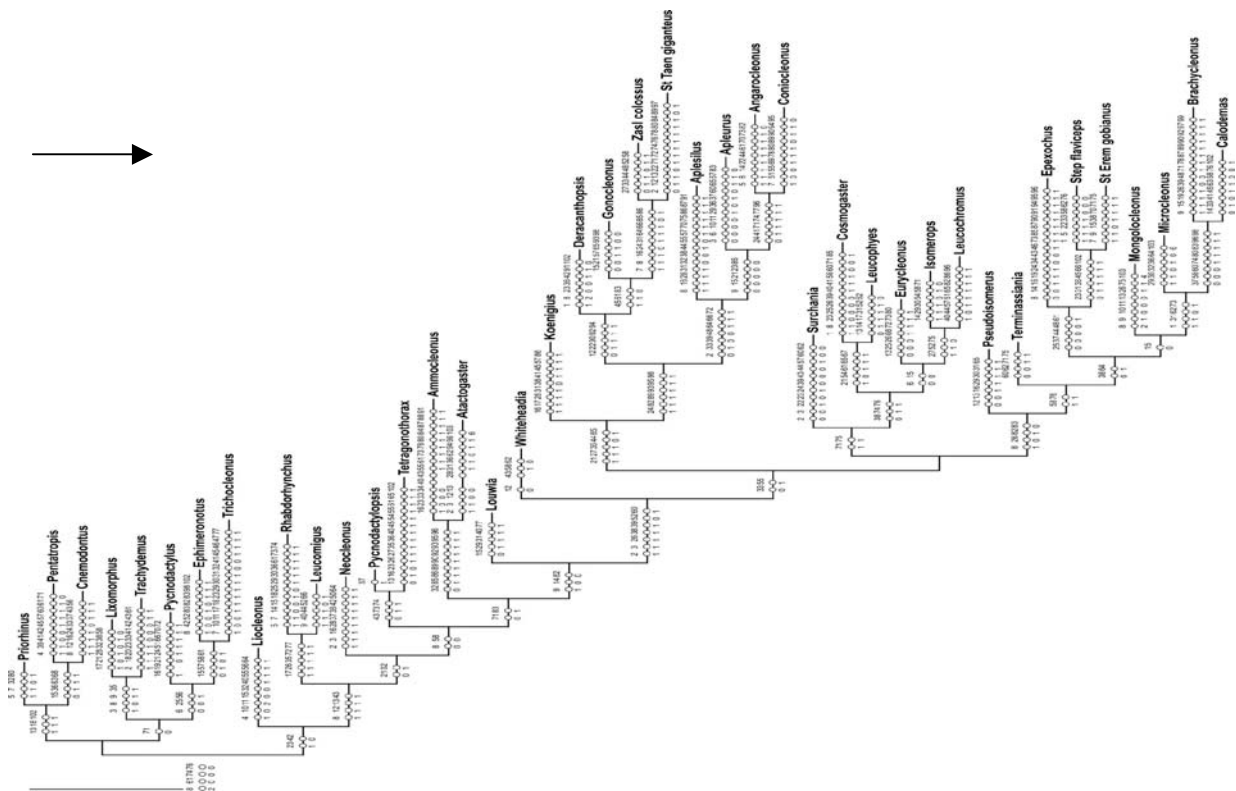


Рис. 2. Дендрограмма, построенная с помощью программы WINClada, для 86 групп видов по 103 признакам на основе 762 исходных методом консенсуса правила большинства. Длина = 1304, Ci = 8, Ri = 41

Как и следовало ожидать, подсемейство Molytinae с группами Calligus, Lerugus, Liparus, Plinthus и Myniops формируют монофилетическую ветвь. Интересно, что группа Paipalosomus входит в другую ветвь, и выбор ее в качестве сестринской подсемейству Lixinae группы оказался вполне оправданным. В непосредственной близости к Paipalosomus, занимая базальное положение на всех кладограммах, расположены группы Lixus, Larinus и Rhinocyllus, относящиеся к надтрибе Lixitae.

Обращает на себя внимание группа таксонов, формирующих монофилетическую ветвь Xeradosomus–Asinocleonus–Pseudocleonus–Adosomus–Cleonus–Cyrhocleonus. Монофилию этой группы таксонов следует считать доказанной.

По особенностям строения задней лапки (узкая и длинная, с вентральной стороны без войлочных подошв) выделяется крупный куст с двумя второстепенными. 1-й второстепенный куст включает группу с несросшимися коготками – Monolophus–Pleurocleonus–Scaphomorphus–Pleurocleonus. 2-й куст с 2 ветвями. Первая ветвь включает таксоны с коротким 1-м члеником жгутика, глазами в виде яблочного семечка и сперматекой с сильно выпуклым нодулюсом (группы Massimocleonus–Conorhynchus–Pseudotemnorrhinus–Chromosomus–Menecleonus–Temnorhinus–Asproparthenis–Entymenopus–Sforzia). Вторая ветвь объединила группы с грубой скульптурой переднеспинки (группы Pachycerus–Plagiographus–Sanzia–Mecaspis–Georginus–Glebius–Borisocleonus–Bothynoderes–Chromonotus и другие). Монофилия обеих ветвей не доказана. Далее выделяется небольшая группа родов с укороченной рукоятью усиков и треугольной возвышенной площадкой на дорсальной поверхности головотрубки (группы

Priorhinus–Pentatropis–Cnemodontus), монофилия группы доказана. Близка к этой группе, но имеет сперматеку с конусовидно выдвинутым коллум, группа Lixomorphus–Trachydemus–Pycnodactylus–Ephimeronotus–Trichocleonus, монофилетичность которой не доказана. Изолированное положение занимает группа Liocleonus, монофилетичность которой доказана.

Отдельный крупный куст составляют группы Rhabdorrhynchus, Leucomigus, Neocleonus, Pycnodactylopsis, Tetragonothorax, Ammocleonus, Atactogaster, Louwia, Whiteheadia, у которых головотрубка с расширенным к вершине дорсальным килем, лежащим на возвышенной треугольной площадке, и удлиненная форма тела.

Достаточно крупный куст формируют группы, у которых основание переднеспинки прямое и ее дорсальная поверхность в точках. Этот куст распадается на 3 самостоятельные ветви. 1-я ветвь включает группы Koenigius–Deracanthopsis–Gonocleonus–Zasl colossus–St Taen giganteus–Aplesilus–Apleurus–Angarocleonus–Coniocleonus с поперечными члениками жгутика усиков, прементумом с 2 парами хет, грубой скульптурой переднеспинки, развитыми плечами и отсутствием базо-дорсального выступа на эндофаллусе. 2-я ветвь включает группы Surchania–Cosmogaster–Leucophyes–Eurycleonus–Isomerops–Leucochromus, у которых сперматека имеет конусовидный коллум и вентральная спикула несет длинный манубриум. 3-я ветвь объединяет группы Pseudoisomerus–Terminassiania–Erexochus–Steph flaviceps–St Er gobianus–Mongolocleonus–Microcleonus–Brachycleonus–Calodemus, у которых прементум несет 1 пару хет и эндофаллус имеет более или менее крупный одновершинный базо-дорсальный выступ. Монофилетичность всех 3 ветвей не доказана.

Таким образом, кладистический анализ, проведенный с учетом полиморфных признаков, по существу не выявил монофилетических линий большинства групп, хотя и обозначил основные группировки, отражающие тенденции эволюции надтрибы Cleonitae.

Несмотря на принцип экономии, примененный при расчете вышеописанного древа, оно не отражает достаточно сложную и мозаичную картину филогенеза. Гомопластичными оказались 54 из 103 анализируемых признаков, что составило 52.4%. Число гомопластических шагов колеблется в основном между 2 и 5.

Таким образом, результаты кладистического анализа с произвольной трактовкой состояний признаков тех или иных структур без учета «веса признаков» по существу не дали возможность получить однозначное решение и построить оптимальное древо, в котором конвергентные и гомопластичные признаки не влияли бы на общий характер ветвления и группировку таксонов внутри кроны. Особые сложности в процессе группирования возникли с таксонами, обитающими в сходных условиях или совместно, с таксонами с вторично приобретенными признаками.

5. 3. Основные положения и обоснование выделения новых таксонов. Предыдущие системы трибы Cleonini s. l., основанные на признаках внешнего строения, не учитывали гомоплазии и конвергенции. Это подтверждается и нашим анализом матрицы фенетического и кладистического анализов, результаты которого, взятые за основу при построении древа, нельзя использовать для однозначного или даже приблизительного построения системы надтрибы.

Большое число морфологических признаков, успешно используемых в определительных таблицах родов и видов, нами принимается с крайней

осторожностью в сочетании с другими признаками. К таким признакам относятся степень сращения коготков, окраска тела, наличие или отсутствие крыльев, форма глаз, наличие или отсутствие пятен на вентритах, зубцов на голенях, общая форма тела и кия на дорсальной стороне голоотрубке и переднеспинке, степень вдавленности переднегруди и наличие или отсутствие прекоксальных бугров.

Особый вес мы придаем признакам эндофаллуса и вентральной спиккулы. Признаки эндофаллуса, по нашему мнению, наряду с признаками внешней морфологии, должны рассматриваться как основа для построения системы Cleonitae. Изученный нами материал показывает, что в пределах рода строение эндофаллуса довольно устойчиво. Большой серийный материал из различных географических точек по разным видам показал удивительное постоянство формы и наличие всех выпуклых образований (выступов и бугров), характерных для конкретного вида. Это справедливо и в отношении разных видов одного рода, у которых наблюдается единый план строения, за исключением некоторых модификаций при слиянии бугров. Форма пениса, и особенно его апикальной части, широко используемая при определении видов (Тер-Минасян, 1974, 1988), не может считаться систематически значимым признаком для выделения надродовых групп, так как в пределах родов она широко варьирует.

В связи с этим нами предлагается иной набор признаков для группирования таксонов. Основу его составляют эндосоматические признаки, которые на наш взгляд наиболее надежны при установлении филогенетической близости таксонов и позволяют избежать погрешностей кладистического анализа.

Основные ветви, отходящие от общего корня, образованы самостоятельными трибами, каждая из которых имеет свой план строения эндофаллуса. Строение эндофаллуса в эволюционном плане изменялось в направлении усложнения (т.е. появления большого числа бугров в каждой области), а затем – олигомеризации и вторичного упрощения. Базальным узлом эволюционных преобразований следует считать крупный, слабо дифференцированный эндофаллус, близкий по строению к таковому у рода *Tetragonothorax*, для которого характерен также ряд плезиоморфных признаков внешнего строения.

5.4. Филогения и эволюция долгоносиков надтрибы Cleonitae. На основе кладистического и кластерного анализов, с использованием признаков строения имаго, в первую очередь особенностей генитального аппарата самцов и самок, установлены новые трибы и подтрибы в надтрибе Cleonitae. Первая дивергенция в надтрибе Cleonitae (рис. 3) связана с особенностью строения ног. В первый кластер входят две сестринские трибы *Neocleonini trib. nov.* и *Cleonini sensu nov.*, имеющие короткие и широкие лапки с преимущественно хорошо развитыми войлочными подошвами и передние голени, имеющие на внутренней стороне ряд зубцов. Эти трибы нам представляются наиболее ранними ответвлениями от ствола Lixinae в надтрибе Cleonitae, имеющими существенные симплезиоморфии с надтрибой Lixitae, которые выражены главным образом в приспособлениях к жизни на поверхности кормовых растений.

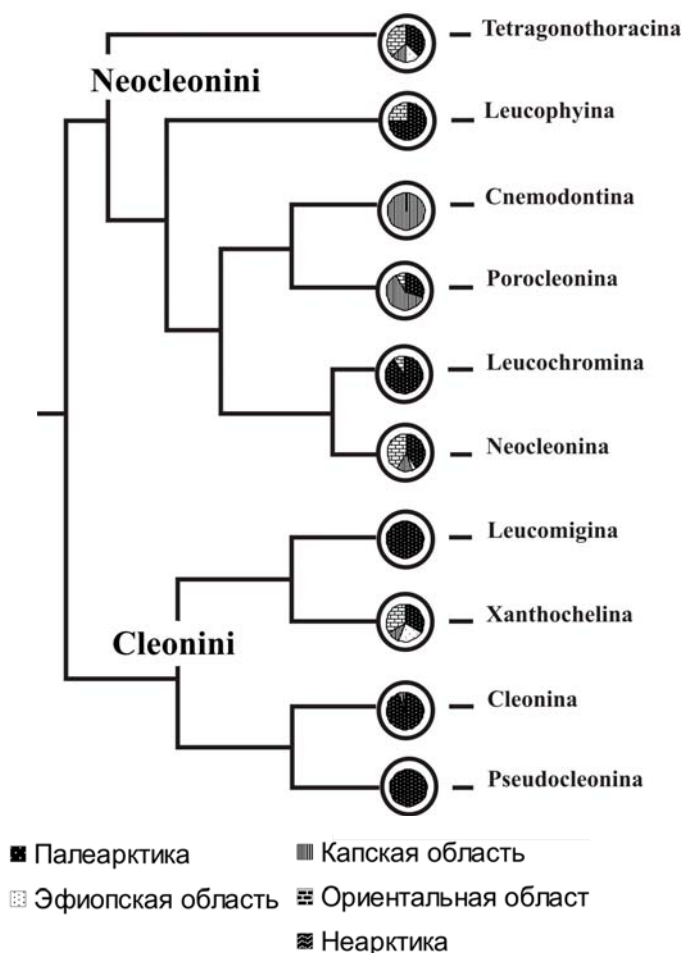


Рис. 3. Первая дивергенция надтрибы Cleonitae.

Базальное положение среди этих триб занимает триба Neocleonini, представители которой в большинстве имеют слабо дифференцированный на отдельные бугры эндофаллус, очень близкий по строению к эндофаллусам родов подсемейства Molytinae, и ямковидно-точечную скульптуру поверхности тела, характерную для всех Molytinae и Lixitae. В то же время для Neocleonini характерны аутапоморфии: удлинённые, часто переходящие на вентральную сторону головы глаза и большое число хет на прементуме.

Сестринская к Neocleonini триба Cleonini имеет существенную апоморфию – зернисто-бугорчатую скульптуру поверхности тела и эндофаллус с крупным и длинным базо-дорсальным выступом. В эту трибу включены в ранге подтриб Leucomigina и Pseudocleonina, имеющие в отличие от остальных представителей трибы вентральную спикулу с развитым манубриумом. Некоторые представители подтрибы Cleonina имеют явное габитуальное сходство с родами, отнесенными к надтрибе Lixitae, опушение из щетинковидных или удлинённо-ланцетовидных чешуек и слабо выраженный киль на головотрубке и переднеспинке (роды *Lixopachys*, *Lixomorphus* и *Trachydemus*), что также подчеркивает плезиоморфность трибы в целом.

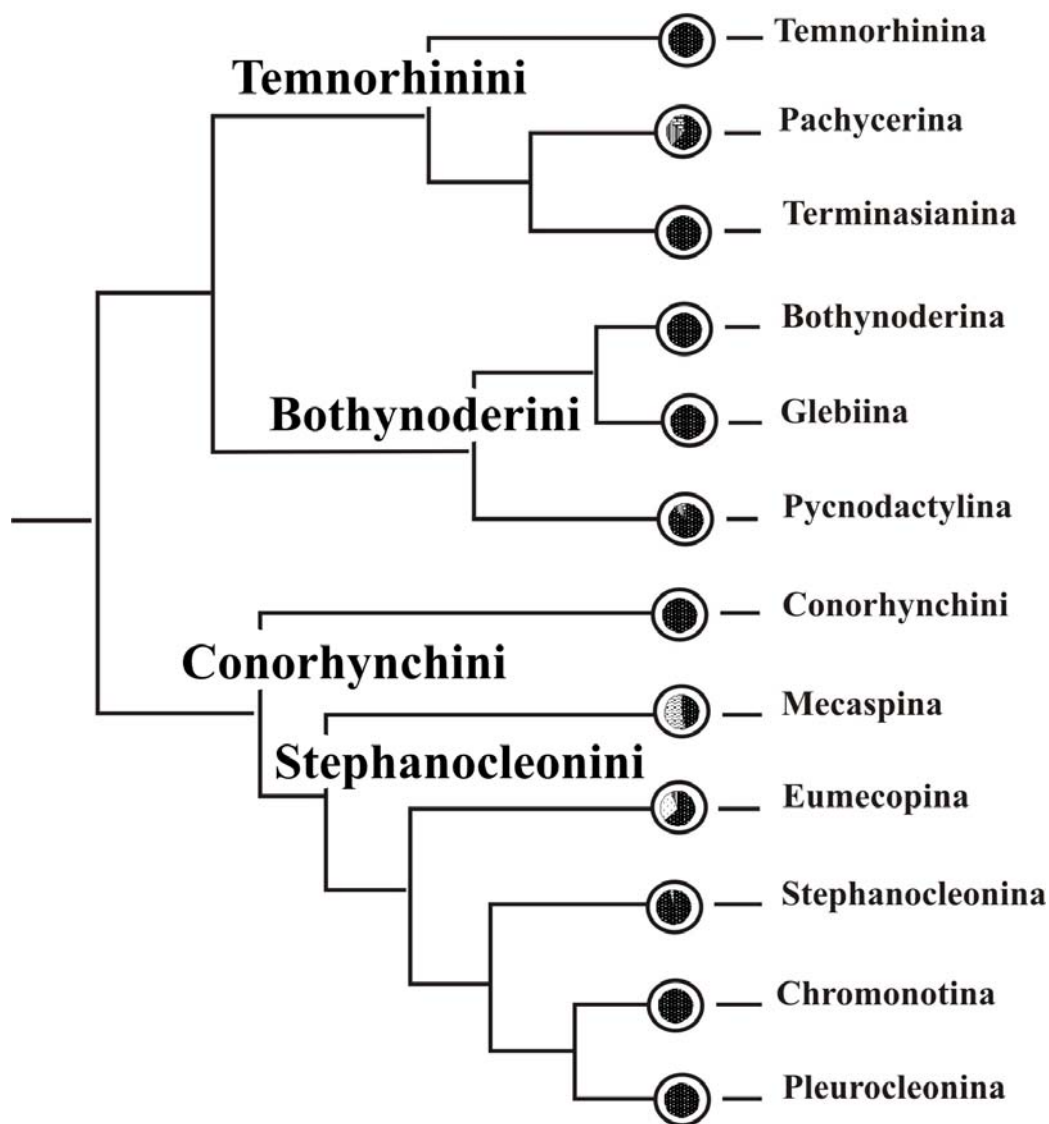


Рис. 4. Вторая дивергенция надтрибы Cleonitae (условные обозначения как на рис. 3).

Во второй кластер входят 4 трибы *Temnorhinini trib. nov.*, *Bothynoderini trib. nov.*, *Conorhynchini trib. nov.* и *Stephanocleonini trib. nov.* (рис. 4), задние лапки которых удлиненные и не несут полных войлочных подошв. Трибы *Temnorhinini* и *Bothynoderini* являются сестринскими. Для них характерны аутапоморфии в строении сильно суженных к нижнему краю глаз, хорошо развитые заглазничные лопасти, зернисто-бугорчатая скульптура поверхности тела (иногда с редкими зернами), лировидная вентральная спикула и для большинства представителей – лопастные покровные чешуйки. По ряду морфологических признаков, таких как скульптура поверхности, лировидная вентральная спикула и некоторым другим, триба *Temnorhinini* достаточно близка к трибе *Cleonini* из предыдущего кластера, однако строение глаз, ног и лопастные чешуйки не позволяют рассматривать их как сестринские. Триба *Bothynoderini* имеет существенную аутапоморфию – двувершинный базо-дорсальный выступ эндофаллуса – и зернисто-бугорчатую скульптуру тела, как у *Temnorhinini*, но зерна единичные, редкие. Интересно также и то, что включенный в эту трибу род *Bothynoderes* имеет ланцетовидные чешуйки и широкие и короткие лапки, что формально сближает его с трибой *Cleonini*. Трибе *Conorhynchini* присущ ряд

синапоморфий с *Temnorhinini* и *Bothynoderini*, таких как конусовидная головотрубка без эпистома, резко суженные книзу глаза в виде яблочного семечка, прементум с 1 хетой по боковому краю, удлинённые и узкие задние лапки, лировидная вентральная спикула. Триба кроме своеобразной формы головы имеет апоморфии в строении эндофаллуса, который снабжен крупными сильно выступающими базодорсальным и медио-вентральным выступами, небольшой круглой апикальной областью, большим числом обычно слитых в выпуклую поверхность бугров в медиальной области и гонококситом II со створчатыми лопастями. Триба *Stephanocleonini*, входящая в этот же кластер, имеет более глубокие преобразования в связи с обитанием на поверхности почвы и нами рассматривается как наиболее продвинутая. Триба имеет ряд аутапоморфий, которые определяют ее самостоятельный статус – обычно овальная форма тела с наибольшей шириной в задней половине, короткая заднегрудь, отсутствие или сильная редукция крыльев, изогнутая дорсо-вентрально головотрубка часто с крупным, сильно выступающим медиальным килем, обычно лежащим на возвышенной треугольной площадке, особое строение гонококсита II. Характерный для трибы тип строения гонококсита II оказался присущим также роду *Pseudotemnorhinus* из трибы *Bothynoderini*.

Триба *Neocleonini* (рис. 5). Базальной группой трибы *Neocleonini* является мотипическая подтриба *Tetragonothoracina* с родом *Tetragonothorax* с 8 видами, распространенными в Афротропической и Индо-Малайской областях Палеотропического царства и характеризующимися широкими лапками с редуцированными войлочными подошвами, прементумом с 2 хетами по боковому краю, крупным пальпигером с 2 щетинками по внешнему краю, коротким 1-м члеником жгутика усика и свободными коготками. Близка к ней монотипическая подтриба *Leucorhyina* с родом *Leucorhyes*, для которой характерны следующие апоморфии: усиковые бороздки продолжены на вентральную сторону головотрубки и соединяются друг с другом, широкие и плоские глаза, боковой край прементума с несколькими хетами и клиновидная ламелла вентральной спикулы с длинным манубриумом. Подтриба *Snemodontina* является сестринской базальной и входит в один кластер с подтрибой *Rogocleonina*. Для нее характерны короткая суженная к вершине головотрубка, на дорсальной стороне которой имеется треугольная возвышенная площадка с коротким медиальным килем, ограниченная по сторонам узкими латеральными киями, прементум с 1 хетой по боковому краю, короткие усики с длинным 1-м члеником жгутика, короткие передние голени с рядом зубцов на внутренней стороне и сросшиеся коготки. Для подтрибы *Rogocleonina* характерны прементум с 1–4 хетами по боковому краю, удлинённые первые два членика жгутика усиков и переднегрудь без прекоксальных бугров.

Следующий кластер формируют две ветви, первая из которых – подтриба *Neocleonina* – характеризуется такими апоморфиями: дорсальная сторона головотрубки с широким продольным медиальным валиком, расширенным на вершине; прементум с 1 хетой по боковому краю, пальпигер с 1 хетой; 1-й и 2-й членики жгутика усиков удлинённые; глаза овальные сильно удлинённые своим нижним краем переходят на вентральную сторону головы. Вторую группу в этом кластере формируют роды, объединённые в подтрибу *Leucochromina*, для которых характерны широкие резко треугольные членики лапки с сильно вытянутыми лопастями с рудиментами войлочных подошв в виде слипшихся щетинок в лопастях члеников, головотрубка с выступающим медиальным килем, и 2-й членик жгутика усиков превышающий по длине 1-й.

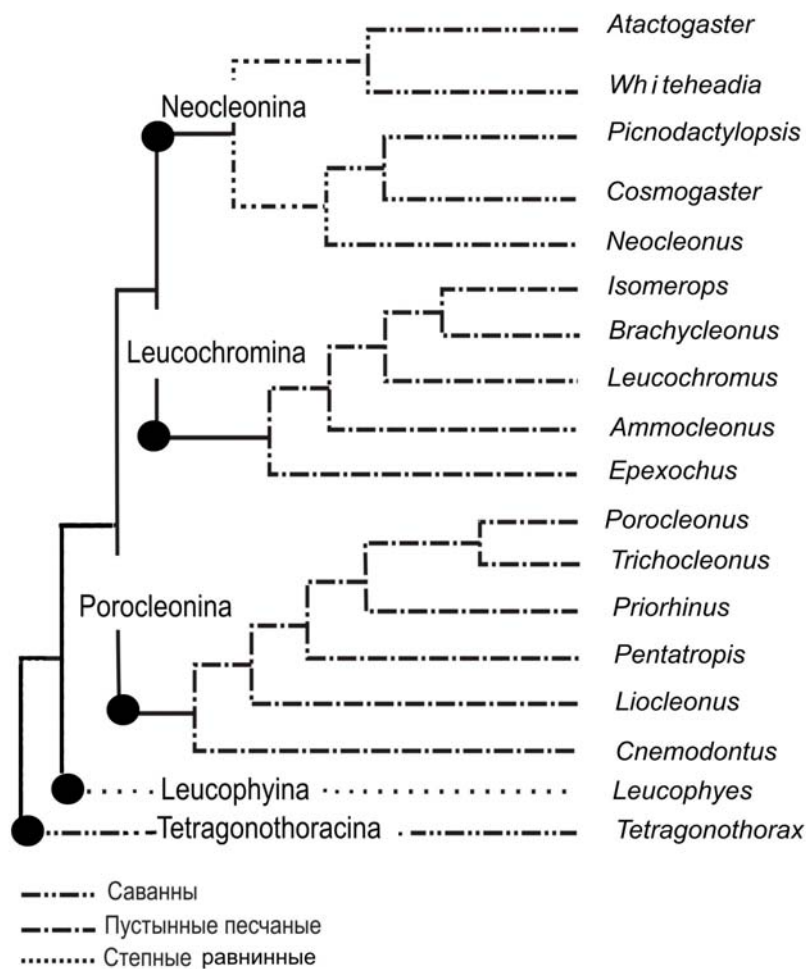


Рис. 5. Филогения трибы Neocleonini.

Триба Cleonini (рис. 6). Первая дихотомия трибы определена степенью развития зерен на поверхности тела. К наиболее крупной ветви относится большинство родов трибы, остальные группируются в подтрибе Pseudocleonina. От крупной базальной ветви выделяется самостоятельная монотипическая подтриба Xanthochelina с родом *Xanthochelus*, включающая виды, имеющие длинную, более или менее тонкую головотрубку, дорсальная сторона которой несет 2 кия, разделенных узкой продольной бороздкой, или ровная; продольную медиальную бороздку на переднеспинке и вентральную спикуну с длинным манубриумом.

От базальной ветви отделена также монотипическая подтриба Leucomigina с родом *Leucomigus*, апоморфиями которой являются возвышенная треугольная площадка на дорсальной стороне головотрубки с медиальным килем, ограниченная по сторонам узкими латеральными киями, удлинённый 2-й членик жгутика усика, удлинённо-овальные глаза, медиальный киль на переднеспинке и вентральная спикунула с манубриумом.

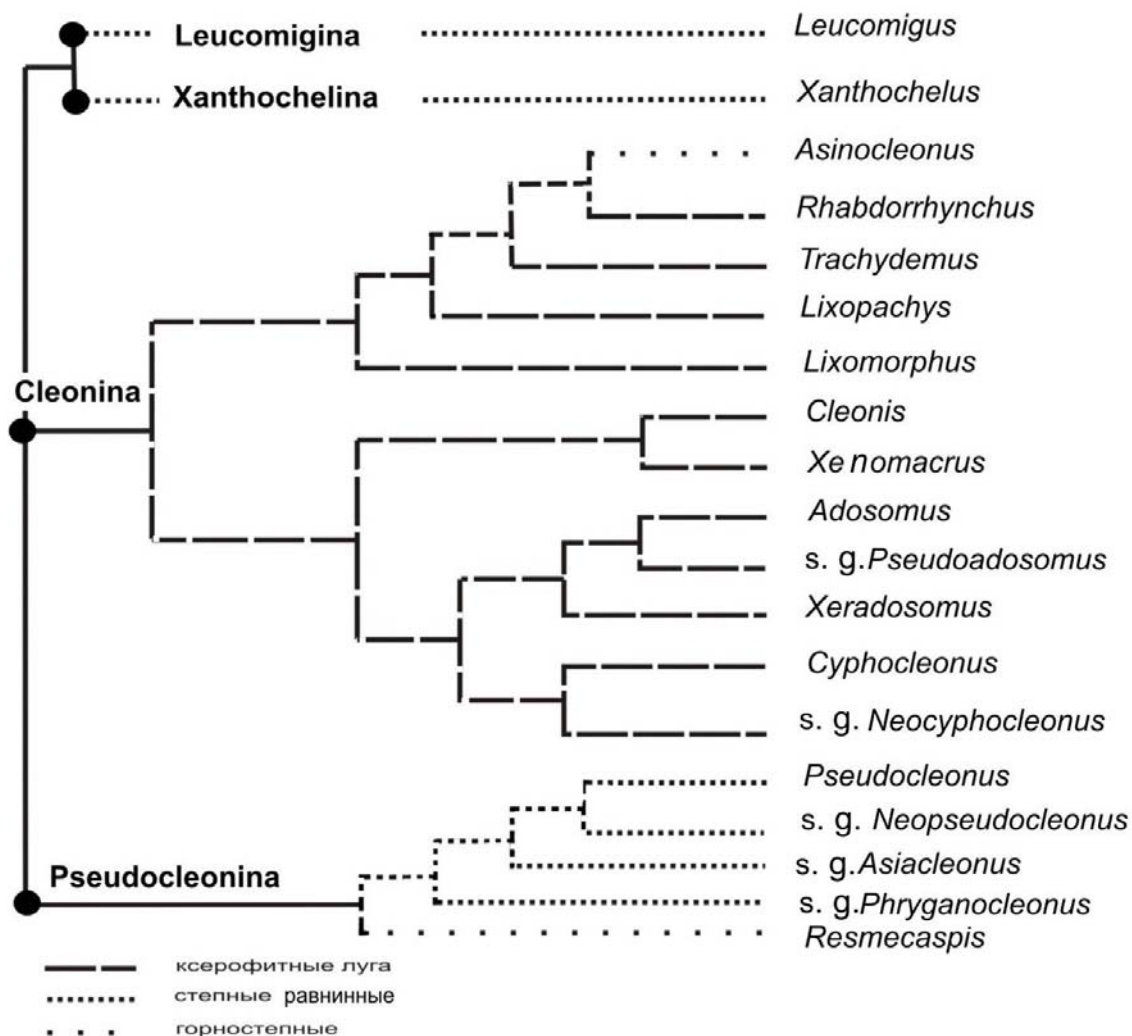


Рис. 6. Филогения трибы Cleonini.

Крупный кластер составляет группа родов, объединенная в подтрибу *Cleonina*. Для нее характерны мощная или средних размеров головотрубка с более или менее развитыми медиальным килем или медиальной продольной бороздкой, ряд зубчиков на внутренней стороне передних голеней и лировидная вентральная спикула.

Для подтрибы *Pseudocleonina* помимо слабо развитых зерен характерно отсутствие на дорсальной стороне головотрубки латеральных килей и боковых кантов и короткий, развитый лишь в передней половине переднеспинки или отсутствующий медиальный киль, вентральная спикула с длинным манубриумом.

Триба *Temnorhinini* (рис. 7) представлена базальной группой – подтрибой *Temnorhinina* характеризующейся слабо суженной к вершине головотрубкой с острым медиальным килем, ограниченным по сторонам широкими продольными бороздками, резко суженными книзу глазами в виде яблочного семечка, удлинненным 2-м члеником жгутика усика, лировидной вентральной спикулой и крупным базо-вентральным выступом эндофаллуса. Подтриба включает два очень близких по внешнему строению и особенностям гениталий рода – *Temnorhinus* и *Chromosomus*, отличие между которыми сводятся лишь к разной степени развития зерен на поверхности тела. Ранее род *Chromosomus* отличали по клиновидному выступу основного края переднеспинки, в то время как у видов рода *Temnorhinus* оно прямое. Развитие выступа основного края

переднеспинки, как и отсутствие плеч, составляют часть «синдрома аптерии» и для построения классификации большого значения не имеют.

Сестринской к подтрибе *Temnorhinina* выступает группа родов характеризующаяся овальными и широкоовальными надкрыльями, удлинено-овальными глазами, удлинённым 1-м члеником жгутика усиков и редкими зернами на поверхности тела. Базальной в этой группе является подтриба *Pachycerina*, у представителей которой короткая и крупная головотрубка, прементум с 1 хетой по боковому краю, лопастные чешуйки в опушении, вентральная спикула с сильно сближенными в основании ветвями, формирующими “ложный манубриум”, и вентриты с крупными круглыми черными пятнами.

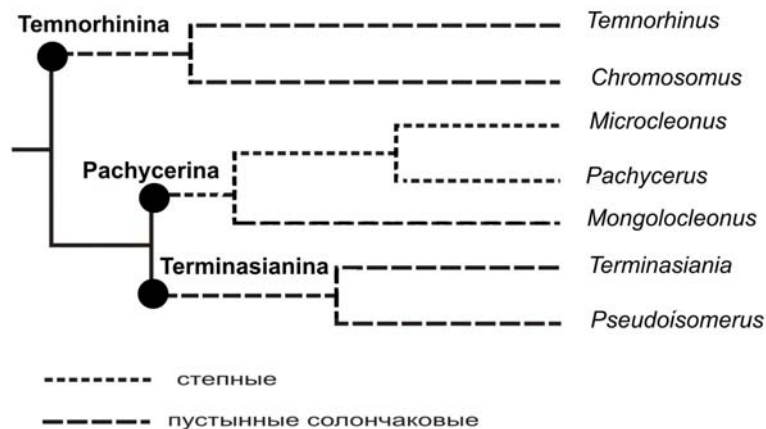


Рис. 7. Филогения трибы *Temnorhinini*.

Сестринской к подтрибе *Pachycerina* является подтриба *Terminasianina*, которая характеризуется более удлиненной головотрубкой с крупным треугольным эпистомом, высоким медиальным килем, ограниченным по сторонам широкими глубокими бороздками, и вентритами без голых черных пятен.

Триба *Bothynoderini* (рис. 8). Подтриба *Pusnodactylina*, апоморфиями которой являются широкая, конически суженная к вершине головотрубка с медиальным килем, прементум с 1 хетой по боковому краю, гонокситы II с сильно расширенной базальной и очень узкой апикальной частью и вентральная спикула с более или менее развитым манубриумом. Сестринской группой к подтрибе *Pusnodactylina* являются две подтрибы, имеющие головотрубку с хорошо развитыми латеральными киями и конусовидные гонокситы II.

Первую ветвь образует подтриба *Bothynoderina*, для которой характерны удлиненная и немного суженная к вершине головотрубка, хорошо развитые прекоксальные бугры переднегруди и лировидная вентральная спикула.

Вторая сестринская к *Pusnodactylina* подтриба *Glebiina* характеризуется короткой параллельносторонней головотрубкой, прементумом с 1 или 2 хетами по боковому краю, сильно расширенной у вершины рукоятью усика, переднеспинкой с

Scaphomorphus, у которых головотрубка не имеет латеральных килей и боковых кантов и более или менее округлая в сечении.

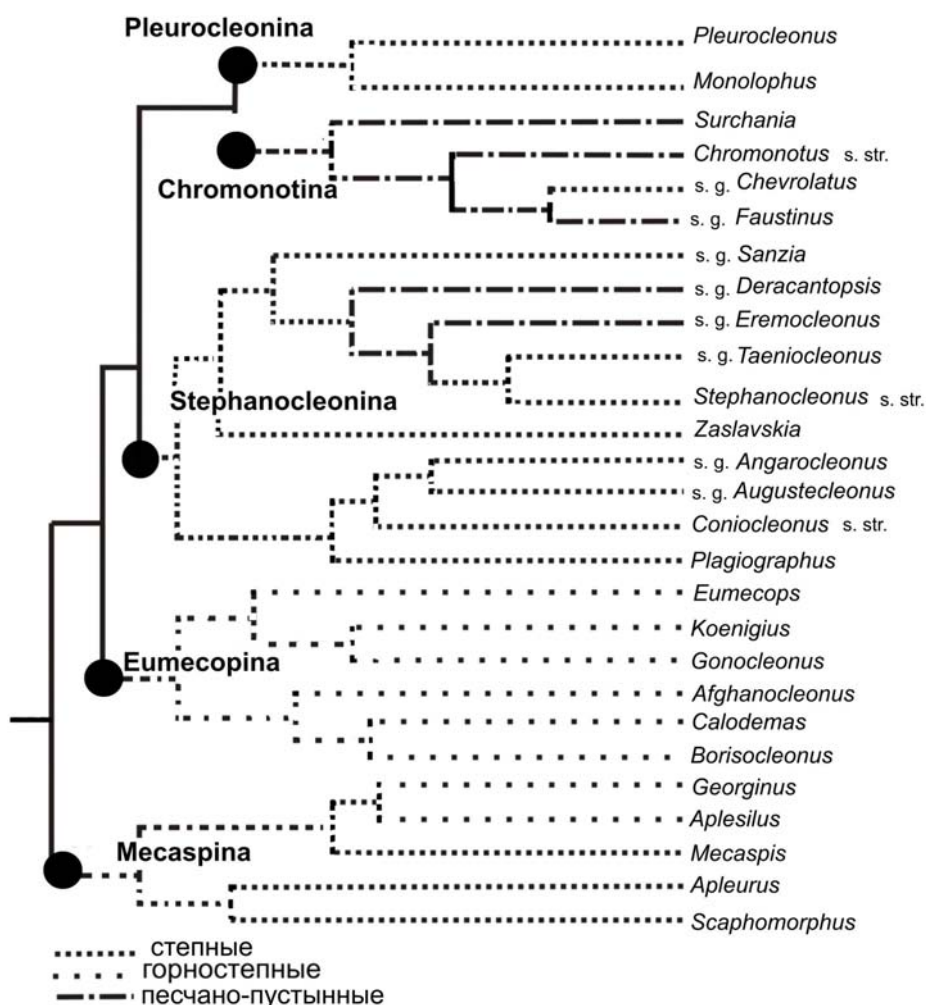


Рис. 9. Филогения трибы Stephanocleonini

5.5. Таксономическая структура надтрибы Cleonitae. Результаты, полученные в ходе сравнительно-морфологического, фенетического и филогенетического анализов надтрибы Cleonitae, послужили основанием для пересмотра таксономической структуры надтрибы и нашли отражение в предлагаемой ниже системе. В рамках надтрибы выделены 6 новых триб и 21 подтриба.

Семейство CURCULIONIDAE Latreille, 1802

Подсемейство LIXINAE Schoenherr, 1823

Надтриба CLEONITAE **supertrib. nov.**

Триба NEOCLEONINI **trib. nov.** (типовой род *Neocleonus* Chevrolat, 1873)

Подтриба NEOCLEONINA **subtrib. nov.** (типовой род *Neocleonus* Chevrolat, 1873).

Включаемые роды: *Neocleonus* Chevrolat, 1873; *Pycnodactylopsis* Voss, 1963; *Whiteheadia* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999; *Atactogaster* Faust, 1904; *Cosmogaster* Faust, 1904.

Подтриба TETRAGONOTHORACINA **subtrib. nov.** (типовой род *Tetragonothorax* Chevrolat, 1873).

Включаемый род: *Tetragonothorax* Chevrolat, 1873.

Подтриба CNEMODONTINA **subtrib. nov.** (типовой род *Cnemodontus* Chevrolat, 1873).

Включаемый род: *Cnemodontus* Chevrolat, 1873.

Подтриба LEUCOPHYINA **subtrib. nov.** (типовой род *Leucophyes* Marshall, 1946).

Включаемый род: *Leucophyes* Marshall, 1946.

Подтриба LEUCOCHROMINA **subtrib. nov.** (типовой род *Leucochromus* Motschulsky, 1860).

Включаемые роды: *Leucochromus* Motschulsky, 1860; *Isomerops* Reitter, 1913; *Epexochus* Reitter, 1913; *Eurycleonus* Bedel, 1907; *Paraleucochromus* Obst, 1908; *Ammocleonus* Bedel, 1907; *Brachycleonus* Faust, 1904.

Подтриба POROCLEONINA **subtrib. nov.** (типовой род *Porocleonus* Motschulsky, 1860).

Включаемые роды: *Porocleonus* Motschulsky, 1860; *Trichocleonus* Motschulsky, 1860; *Trichotocleonus* Voss, 1959; *Liocleonus* Motschulsky, 1860; *Pentatropis* Faust, 1904; *Priorhinus* Chevrolat, 1873.

Триба CLEONINI **sensu nov., non Schoenherr, 1826** (типовой род *Cleonis* Dejean, 1821).

Подтриба CLEONINA **status nov.** (типовой род *Cleonis* Dejean, 1821).

Включаемые роды: Род *Cleonis* Dejean, 1821; Род *Adosomus* Faust, 1904; *Cyphocleonus* Motschulsky, 1860; *Xenomacrus* Faust, 1904; *Trachydemus* Chevrolat, 1873; *Xeradosomus* Arzanov, 2005; *Rhabdorrhynchus* Motschulsky, 1860; *Lixomorphus* Faust, 1904; *Lixopachys* Reitter, 1916; *Asinocleonus* Faust, 1904.

Подтриба LEUCOMIGINA **subtrib. nov.** (типовой род *Leucomigus* Motschulsky, 1860).

Включаемый род: *Leucomigus* Motschulsky, 1860.

Подтриба PSEUDOCLEONINA **subtrib. nov.** (типовой род *Cleonis* Dejean, 1821).

Включаемые роды: *Pseudocleonus* Chevrolat, 1873; *Resmecaspis* Hoffmann, 1959; *Ephimeronotus* Faust, 1904.

Подтриба XANTHOCHELINA **subtrib. nov.** (типовой род *Xanthochelus* Chevrolat, 1873).

Включаемый род: *Xanthochelus* Chevrolat, 1873.

Триба TEMNORHININI **trib. nov.** (типовой род *Temnorhinus* Chevrolat, 1873).

Подтриба TEMNORHININA **subtrib. nov.** (типовой род *Temnorhinus* Chevrolat, 1873).

Включаемые роды: *Temnorhinus* Chevrolat, 1873; *Chromosomus* Motschulsky, 1860.

Подтриба PACHYCERINA **subtrib. nov.** (типовой род *Pachycerus* Schoenherr, 1823).

Включаемые роды: *Pachycerus* Schoenherr, 1823; Род *Microcleonus* Faust, 1904; *Mongolocleonus* Ter-Minassian, 1974.

Подтриба TERMINASIANINA **subtrib. nov.** (типовой род *Terminasiania* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999).

Включаемые роды: *Terminasiana* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999; *Pseudisomerus* Ter-Minassian, 1988.

Триба **STEPHANOCLEONINI trib. nov.** (типовой род *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860).

Подтриба **STEPHANOCLEONINA subtrib. nov.** (типовой род *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860).

Включаемые роды: *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860 с подродами *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860, *Eremocleonus* Ter-Minassian, 1974, *Sanzia* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999, *Taenioleonus* Ter-Minassian, 1974, *Deracantopsis* Voss, 1967; *Coniocleonus* Motschulsky, 1860 с подродами *Coniocleonus* Motschulsky, 1860, *Angarocleonus* Arzanov, 2006, *Augustecleonus* Arzanov, 2006; *Plagiographus* Chevrolat, 1874, *Zaslavskia* Alonso-Zarazaga et Lyal, 1999.

Подтриба **PLEUROCLEONINA subtrib. nov.** (типовой род: *Pleurocleonus* Motschulsky, 1860).

Включаемые роды: *Pleurocleonus* Motschulsky, 1860; *Monolophus* Faust, 1904.

Подтриба **CHROMONOTINA subtrib. nov.** (типовой род *Chromonotus* Motschulsky, 1860).

Включаемые роды: *Chromonotus* Motschulsky, 1860; *Surchania* Lebedev, 1931.

Подтриба **MECASPINA subtrib. nov.** (типовой род *Mecaspis* Schoenherr, 1823).

Включаемые роды: *Mecaspis* Schoenherr, 1823; *Georginus* Jakobson, 1913; *Apleurus* Chevrolat, 1873; *Aplesilus* Reitter, 1913; *Scaphomorphus* Motschulsky, 1860.

Подтриба **EUMECOPINA subtrib. nov.** (типовой род *Eumecops* Hochhuth, 1853).

Включаемые роды: Род *Eumecops* Hochhuth, 1853; *Pseudoeumecops* Meregalli, 2004; *Gonocleonus* Marseul, 1866; *Afghanocleonus* Ter-Minassian, 1976; *Borisocleonus* Arzanov, 2006; *Koenigius* Heyden, 1900; *Calodemus* Faust, 1904.

Триба **CONORHYNCHINI trib. nov.** (типовой род *Conorhynchus* Motschulsky, 1860).

Включаемый род: *Conorhynchus* Motschulsky, 1860 с подродами *Conorhynchus* Motschulsky, 1860, *Massimocleonus* Arzanov, 2006.

Триба **BOTHYNODERINI trib. nov.** (типовой род *Bothynoderes* Schoenherr, 1824).

Подтриба **BOTHYNODERINA subtrib. nov.** (типовой род *Bothynoderes* Schoenherr, 1824).

Включаемые роды: *Bothynoderes* Schoenherr, 1824; *Asproparthenis* Gozis, 1886; *Menecleonus* Faust, 1904.

Подтриба **GLEBIINA subtrib. nov.** (типовой род *Glebius* Arzanov, 2006).

Включаемые роды: *Glebius* Arzanov, 2006; *Entymetopus* Motschulsky, 1860; *Hemeurysternus* Voss, 1960.

Подтриба **PSYCNODACTYLINA subtrib. nov.** (типовой род *Psycnodactylus*

Chevrolat, 1873).

Включаемые роды: *Pycnodactylus* Chevrolat, 1873; *Pseudotemnorrhinus* Voss, 1960; *Heterocleonus* Nordmann, 1953.

Глава 6. Образ жизни и биологические особенности надтрибы Cleonitae

6.1 Адаптивная зона подсемейства. Существенным условием, определяющим эволюцию долгоносиков надтрибы Cleonitae, является комплекс факторов, включающий кормовое растение, почву и микроклиматические условия станции.

Долгоносики надтрибы Cleonitae не являются строго зональными формами, хотя во многих зональных сообществах степей и пустынь представлены характерными видами. В а зональных растительных сообществах они представлены значительным числом особей. Представители надтрибы Cleonitae в отличие от Lixitae менее требовательны к синхронности ритма развития растения и сезонным изменениям погодных условий. Для большинства представителей надтрибы характерны два пика активности имаго – ранневесенний и осенний – при одной годовой генерации. Ранневесенний пик связан с выходом имаго после зимовки, которую они проводят в галлах на корнях кормовых растений или в почве, и осенний – когда жуки нового поколения выходят из куколок для дополнительного питания и в поисках мест зимовки. Интересно, что лишь некоторые роды надтрибы Cleonitae имеют круглогодичную активность имаго (*Cleonis pigra*, *Cyphocleonus dealbatus* и *C. trisulcatus*), что объясняется историческими обстоятельствами и выработкой у них широких адаптивных возможностей к сезонным перепадам температуры и необходимостью дополнительного питания.

6.2. Морфо-экологические типы долгоносиков подсемейства Lixinae. В соответствии с принципами, взятыми за основу системы жизненных форм жуков-листоедов (Дубешко, Медведев, 1989), жизненная форма должна характеризоваться общим габитусом и признаками, отражающими особенности адаптивности структур отдельных частей тела, скульптуры наружных покровов и их окраски. На основе указанных принципов мы выделяем 4 группы жизненных форм долгоносиков надтрибы Cleonitae, объединенные в 2 класса: фитофилы (обитатели растений) и геофилы (обитатели поверхности почвы). К первому классу отнесены факультативные фитофилы, которые способны взбираться на стебли растений и проводить дополнительное питание. Второй класс – геофилы объединяет 3 группы жизненных форм: эпигеобионты, петробиионты и псаммобионты, которые не способны взбираться на кормовые растения.

Класс *Фитофилы* включает единственную группу – *факультативных фитофилов*, объединяющую 16 родов и более 60 видов. Класс представлен родами из триб Cleonini и Neocleonini, которые развиваются на корнях растений, а дополнительное питание проводят на надземных частях растений (стеблях, листьях или цветках). Роды, входящие в этот подкласс, образуют несколько групп, окрасочные признаки которых (цвет, форма и густота чешуек, наличие крупных пятен или полос на надкрыльях) в большинстве случаев зависят от степени увлажненности местообитаний. Фитофилов следует рассматривать как производных от фитофильных предков подсемейства Molytinae, которые сохранили тесную связь с кормовым растением, переместив развитие личинки из стебля в корень. При этом морфологические преобразования коснулись главным

образом общего сложения тела и строения головотрубки, что оказалось существенным для развития в почве, но не отразилось на строении конечностей и не были связаны с образом жизни в целом и привели к перестройке жизненного цикла.

Класс Геофилы включает 68 родов и 474 вида встречающиеся во всех ландшафтных зонах, но чаще – в аридных зонах. Для геофилов характерны овальная или обратнойцевидная форма тела; длинные ноги (голени обычно равны по длине бедрам), голени у вершины часто расширены в копательную лопасть; лапки лишь с рудиментами войлочных подошв или они замещены жесткими щетинками; полная или частичная редукция крыльев. Для класса характерно ослабление связи с кормовым растением, вследствие чего жуки переходят к широкой олигофагии или даже полифагии. Особое развитие ног для большей маневренности позволяет жукам активно перемещаться в поиске кормовых растений и благоприятных мест для откладки яиц.

Всех обитателей поверхности почвы мы подразделяем на несколько групп. Основой для такого группировки послужили строение ног и степень развития щетинистого покрова на вентральной поверхности лапки, что определено особенностями местообитаний.

Группа *эпигеобионтов* представлена 32 родами и 335 видами, встречающимися открыто на поверхности почвы, имеющими различные приспособления для маскировки в виде выпуклых междурядий, глубоких точек для удержания на поверхности надкрылий частиц почвы или пестрый рисунок дорсальной поверхности, часто из поперечных или косых перевязей. Ноги у большинства длинные, с длинными и тонкими голеними и лапками без следов войлочных подошв, с короткими и жесткими щетинками по краю члеников. Для большинства видов характерен «синдром аптерии», в частности каплевидная или обратнойцевидная форма тела и отсутствие плеч.

Группа *петробионтов* включает 8 родов и 56 видов, встречающихся в предгорных и в горных районах, в каменистых степях и по меловым обнажениям; виды тяготеют к каменистым или щебнистым участкам. Для видов характерны покровы тела повышенной плотности, иногда со слабо возвышенными ребрами, ноги не имеют явных приспособлений для закапывания, но всегда с короткими, часто утолщенными голеними, толстыми и удлинненными и слабо изогнутыми коготками.

Группа *псаммобионтов*. Долгоносики этой группы (28 родов и 83 вида) обитают на легких песчаных почвах, способны активно перемещаться по сыпучему грунту и закапываться на значительную глубину. Они часто имеют относительно короткие и широкие лапки с длинными щетинками на вентральной стороне, часто слитыми по боковому краю члеников в жесткие гребни, и обтекаемое тело. Окраска верха часто пятнистая, расчленяющая.

Обращает на себя внимание то, что число таксонов в классе геофилов существенно преобладает над числом фитофилов, причем, если соотношение их по числу родов равно 4, то соотношение по числу видов составляет 8. Это говорит о том, что эволюционно прогрессирующей группой среди долгоносиков Cleonitae являются геофилы, причем темпы видообразования у них по крайней мере в 2 раза больше, чем у фитофилов. Наиболее многочисленной группой в классе геофилов являются эпигеобионты, далее следуют группы псаммобионтов и петробионтов.

Эволюционные преобразования морфологической организации у жуков-долгоносиков надтрибы Cleonitae шли от архаичных триб Neocleonini и Cleonini (группа факультативных фитофилов) к более специализированным группам класса геофилов.

Глава 7. Трофические связи жуков подсемейства Lixinae

7.1. Основные этапы исторического развития и пути экологической дифференциации Lixinae. В историческом развитии подсемейства Lixinae выделяется два основных этапа: этап его становления и этап увеличения разнообразия. Оба эти этапа проходят на определенном экологическом фоне с выработкой адаптаций к окружающей среде и различаются главным образом по своим эволюционным последствиям.

Первый этап обусловлен выработкой адаптаций общего порядка, ведущих к расширению эволюционных возможностей группы. Он базируется на достижении нового уровня организации и определен переходом группы в новую адаптивную зону с изменением ряда ее экологических свойств. По всей видимости, с этими процессами связан вопрос о формировании Lixinae и обособлении в нем группы таксонов, личиночные стадии которых связаны с корнями кормовых растений, причем приуроченных лишь к некоторым порядкам покрытосеменных растений.

В основе второго этапа эволюционного развития группы лежит видообразование, протекающее в ходе приобретения адаптаций частного порядка, с дальнейшим обособлением надвидовых таксонов. Экологическая специализация оказывается здесь определяющей и приводит к закреплению за каждым вновь образующимся таксоном особой, уникальной экологической ниши.

7.2. Связь Lixinae с растениями различных ботанических таксонов. Сведения по трофической приуроченности родов носят предварительный характер, так как в настоящее время кормовые растения установлены лишь для 49 родов долгоносиков надтрибы Cleonitae, что составляет лишь 58.3% от известных родов.

Все многообразие трофических связей Cleonitae охватывает 5 подклассов, включающих 6 порядков, класса цветковых растений. Наибольшее число родов олигофагов в надтрибе Cleonitae связано с подклассом Caryophyllidae – 22 рода олигофагов, включающие 139 видов. В этом подклассе наибольшим предпочтением пользуются растения порядка Caryophyllales, главным образом из семейства маревых (20 родов олигофагов); на семействах Aizoaceae и Plumbaginaceae питаются лишь по 1 роду и 1 виду. На втором по предпочтению месте стоит подкласс Asteridae, порядок Asterales, семейство Asteraceae, на котором обитает 12 родов, объединяющих 92 вида. Далее по заселенности следует подкласс Dilleniidae, на котором питаются 8 родов, при этом наибольшим предпочтением пользуется порядок Tamarales, семейства Tamaricaceae, на котором обитает 3 рода с 10 видами и порядок Capparales – с 2 родами, по одному в семействах крестоцветных и вересковых. С остальными порядками этого подкласса – Thymelaeales, Malvales и Ericales – связаны по 1 роду олигофагов и по несколько видов в каждом, – с подклассом Rosidae связаны 8 родов олигофагов; наибольшим предпочтением в нем пользуется порядок Fabales, с которым связаны 5 родов, из них 4 рода и 9 видов развиваются на семействе Fabaceae и 1 род с 2 видами на семействе Mimosaceae; порядок Apiales имеет 2 рода и 21 вид и порядок Rutales с

семейством *Zygophyllaceae* – 1 род и около 18 видов. На растениях подкласса *Lamiidae* обитают 6 родов олигофагов, наибольшим предпочтением пользуется порядок *Boraginales*, на которых питаются 5 родов – 4 рода и 28 видов на семействе *Boraginaceae* и 1 род и 1 вид на семействе *Scrophulariaceae*, и порядок *Lamiales* с единственным родом и 4 видами олигофагов.

Преобладание среди *Cleonitae* таксонов – олигофагов маревых и астровых соответствует правилу Емельянова (1967) о распределении олигофагов на доминантных растениях, с поправкой на специфику трофики данной растительной группы. Маревые и астровые в открытых ландшафтах умеренной зоны представлены большим числом видов и доминируют в растительных группировках, уступая лишь однодольным, на которых *Cleonitae* не питаются.

Анализ трофических связей долгоносиков *Cleonitae* с подклассами их кормовых растений показал, что тесная приуроченность к конкретному подклассу отмечена лишь у трибы *Conorhynchini* и в подтрибе *Bothynoderina* трибы *Bothynoderini*. Лишь эти таксоны связаны с одним подклассом – *Caryophyllidae* – и за пределами его не имеют кормовых растений. Остальные надродовые таксоны *Cleonitae* обитают на 2 и большем числе достаточно близких подклассов кормовых растений.

Распределение *Cleonitae* по подклассам кормовых растений не равномерно. Так, с *Rosidae* и *Asteridae* связаны 2 трибы, с *Lamiidae* и *Dilleniidae* – 3 трибы, с *Caryophyllidae* – 5 триб.

Кластерный анализ распределения триб *Cleonitae* на кормовых растениях и группировку триб по трофическим связям с подклассами растений показал, что в обоих случаях дендрограмма состоит из 2 крупных ветвей (рис. 21). В первом случае в один кластер объединены роды *Cleonitae*, развивающиеся на *Lamiidae* и *Caryophyllidae*, во второй – роды, связанные с остальными подклассами растений. Это определяет две основные стратегии освоения олигофагами подклассов кормовых растений. С одной стороны, это обитание на галофитных ксеромезофитных видах в пониженных участках рельефа, с другой – обитание на плакорных видах-эдификаторах. Близкие результаты получены и при анализе группировки триб на кормовых растениях. Выделяются также кластер таксонов, обитающих на плакоре, и кластер галофитных триб.

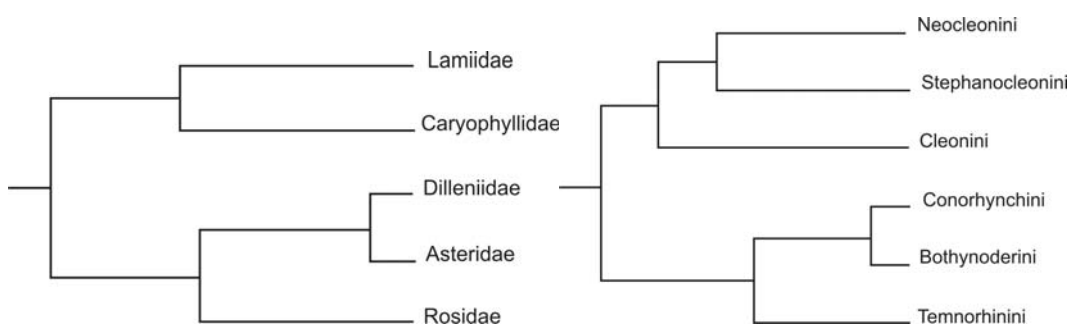


Рис. 10. Анализ трофических связей в надтрибе *Cleonitae*

7.3. **Хозяйственное значение.** По хозяйственному значению долгоносики надтрибы *Cleonitae* разделены на 4 группы: вредители сахарной свеклы, вредители огородных культур, вредители пескоукрепляющих растений и фитофаги сорняков и рудеральной растительности.

Среди долгоносиков надтрибы Cleonitae вредителями сахарной свеклы являются 44 вида. В последней сводке по вредителям сахарной свеклы (Давидьян, 2008), из долгоносиков отмечен лишь один вид – *Asproparthenis punctiventris*, причем автор указывает, этот вид наиболее вредоносен в европейской части территории бывшего СССР. Ареал свекловичного долгоносика находится в пределах распространения культурных посадок свеклы, хотя и ограничен лишь южными районами, а зоны вредоносности вида, как наиболее благоприятные для обитания, приходится на районы с мягкой зимой и средней влажностью почвы.

К вредителям огородных культур относят лишь 3 вида долгоносиков Cleonitae. Сведения о причиняемом ими вреде сильно преувеличены, так как эти виды не образуют достаточной плотности, чтобы нанести существенный урон огородным культурам.

Особую группу составляют виды, которые можно отнести в разряд вредителей пескоукрепляющих растений. Эта группа не однородна и представлена как облигатными фитофагами, развивающимися на корнях или побегах пустынных растений, высаживаемых для закрепления песков, так и факультативными фитофагами, приносящими случайный вред.

Среди вредителей сорной и рудеральной растительности в посевах сельскохозяйственных культур выделяются виды, способные сдерживать развитие сорняков, серьезно повреждая корневую систему. Это особенно актуально для завозных сорняков, у которых в новых районах обитания нет специализированных фитофагов.

Глава 8. Распространение долгоносиков надтрибы Cleonitae

8.1. Распределение долгоносиков Cleonitae в зональных типах ландшафтов суши. Подробно рассмотрены физико-географические и геоботанические характеристики ландшафтов, приведены фаунистические списки долгоносиков Cleonitae для наиболее значимых типов и проведен краткий анализ распределения видов надтрибы.

8.2. Анализ распределения родов Cleonitae по типам ландшафтов суши. Кластерный анализ 19 типов ландшафтов для 84 родов долгоносиков с расчетом коэффициентов сходства Жаккара (по ближайшему соседу) (рис. 11А) показал группировку фаун в 3 крупных кластера: фауны жаркого пояса, пустынь и прерий Неарктики и остальные фауны. В первом кластере обращает на себя внимание то, что в него вместе с саваннами Ориентальной области (Индостан и Индокитай) вошли и аридные ландшафты Африки. Интересно также обособление 2-го кластера, в который входят лишь биомы Неарктики: пустыни и прерии. 3-й кластер распадается на две ветви: в первую входят холодные пояса Палеарктики и Неарктики, во вторую – аридные и семиаридные ландшафты Палеарктики. Обращает на себя внимание, что фауна Средиземноморья наиболее близка к фауне степей и полупустынь юго-востока европейской части России и Северного Казахстана, но отделена от фауны Средней Азии и Ирана.

Кластерный анализ с ограничением по ближайшему соседу также разбивает все исследуемые биомы на 3 кластера. Первый кластер включает биомы Палеотропического царства и Сахару. При этом Сахару следует рассматривать как переходный выдел между Палеотропическим и Голарктическим царствами. 2-й

кластер включает биомы Неарктики. 3-й кластер, наиболее крупный, делится на два. Первый куст включает центральноазиатскую и восточносибирскую фауны и группу биомов Древнего Средиземья. Особый интерес вызывает то, что биомы Иранского нагорья, Казахстана и Средней Азии оказываются в одном кусте, а биомы Восточной Европы, Северного Казахстана, степи и полупустыни европейской части России – в другом кусте. Обращает на себя внимание то, что первая группа биомов включает роды ирано-туранского происхождения, а вторая группа в основном сложена средиземноморскими элементами.

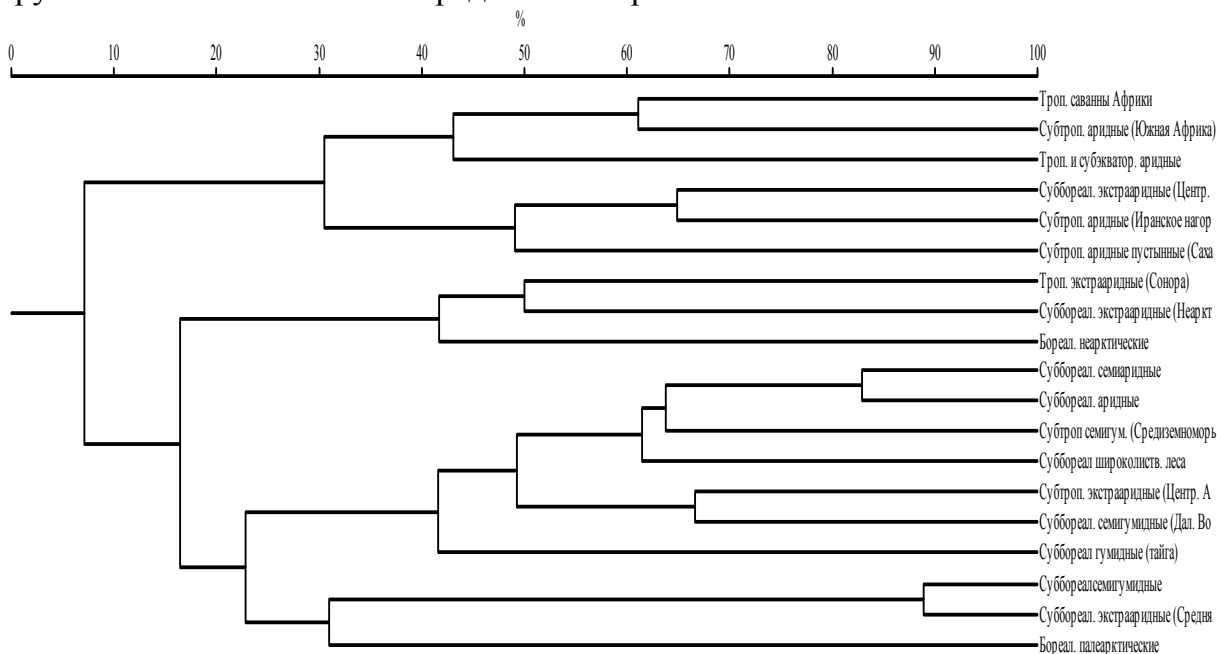


Рис. 11. Дендрограмма фаунистического сходства типов ландшафтов, рассчитанная с использованием коэффициента Чекановского–Сьеренсена для 84 родов долгоносиков надтрибы Cleonitae.

8.3. Распределение долгоносиков Cleonitae в зоогеографических выделах. Для каждого зоогеографического царства в приведены роды и виды, ограниченные одним крупным зоогеографическим выделом и за его пределами не встречающиеся.

Таблица 1

Распределение таксонов долгоносиков надтрибы Cleonitae по зоогеографическим царствам суши (число родов/видов)

Таксоны	Зоогеографические царства*					
	T	N	P	A	O	U
Триба NEOCLEONINI	–	–	16(38)	8(27)	3(4)	–
Подтриба TETRAGONOTHORACINA	–	–	1(2)	1(4)	1(3)	–
Подтриба LEUCOPHYINA	–	–	1(3)	–	1(1)	–
Подтриба CNEMODONTINA	–	–	–	1(5)	–	–
Подтриба POROCLEONINA	–	–	4(5)	2(8)	–	–
Подтриба LEUCOCHROMINA	–	–	7(22)	–	–	–
Подтриба NEOCLEONINA	–	–	3(6)	4(10)	3(10)	–
Триба CLEONINI	–	–	16(88)	3(9)	1(6)	–
Подтриба LEUCOMIGINA	–	–	1(1)	–	–	–
Подтриба XANTHOCHELINA	–	–	1(4)	1(6)	1(6)	–
Подтриба CLEONINA	–	–	11(62)	2(3)	–	–
Подтриба PSEUDOCLEONINA	–	–	3(21)	–	–	–

Триба TEMNORHININI	–	–	6(34)	1(4)	1(1)	–
Подтриба TEMNORHININA	–	–	1(18)	–	–	–
Подтриба PACHYCERINA	–	–	3(13)	1(4)	1(1)	–
Подтриба TERMINASIANINA	–	–	2(3)	–	–	–
Триба BOTHYNODERINI	–	–	8(66)	1(3)	–	–
Подтриба BOTHYNODERINA	–	–	3(24)	–	–	–
Подтриба GLEBIINA	–	–	3(6)	–	–	–
Подтриба PYCNODACTYLINA	–	–	2(36)	1(3)	–	–
Триба CONORHYNCHINI	–	–	1(15)	–	–	–
Триба STEPHANOCLEONINI	–	3(31)	18(222)	4(13)	–	–
Подтриба MECASPINA	–	2(27)	4(24)	1(1)	–	–
Подтриба EUMECOPINA	–	–	5(26)	3(12)	–	–
Подтриба STEPHANOCLEONINA	–	1(4)	5(156)	–	–	–
Подтриба CHROMONOTINA	–	–	2(12)	–	–	–
Подтриба PLEUROCLEONINA	–	–	2(4)	–	–	–
Incertae sedis	–	–	2(2)	6(7)	1(1)	–
ИТОГО	–	3(31)	67(465)	23(63)	6(13)	–

* – Примечание: Т – Неотропическое; N – Неарктическое; P – Палеарктическое; A – Эфиопское; O – Ориентальное; U – Австралийское.

Из табл. 1 видно, что долгоносики Cleonitae полностью отсутствуют в Неотропическом и Австралийском царствах. Наибольшее число родов и видов Cleonitae связано с Палеарктическим царством (67 родов и 465 видов), причем в этом крупном выделе надтриба Cleonitae представлена всеми трибами и подтрибами (за исключением подтрибы Snemodontina). Эфиопское царство, населенное 23 родами и 63 видами, существенно уступает Палеарктике по числу триб и подтриб. Неарктическое царство из Cleonitae ограничивается лишь трибой Stephanocleonini, причем лишь двумя ее подтрибами, и насчитывает 3 рода и 31 вид. Самым меньшим числом видов обладает Ориентальное царство, для которого известно лишь 9 родов и 25 видов, но разнообразие триб выше, чем в Неарктическом царстве, при этом эндемичных триб или надтриб нет.

С учетом принятой нами схемы районирования суши рассчитана основная матрица, отражающая наличие или отсутствие вида в зоогеографических выделах и объединяющая все многообразие ареалов в отдельные группы. Матрица составлена по распространению всех известных на настоящий момент долгоносиков Cleonitae (82 рода и 550 вида) мировой фауны.

8.4. Элементарные фауны. На генерализованной дендрограмме (рис. 12) выделено 14 основных кластеров, образованных путем объединения низших выделов в более крупные и представляющие собой элементарные фауны (по Кривоухатскому, Емельянову, 2000). Элементарные фауны включают, как правило, таксоны (роды или виды), ареалы которых не выходят или частично выходят за границы зоогеографических выделов. В отличие от предварительной матрицы настоящая матрица включает кроме анализа родов также и анализ распространения видов и в дальнейшем приспособлена для объединения видов в группы по широте охвата ими зоогеографических выделов. При этом в один кластер попадают виды, имеющие сходное распределение.

Наибольшее число эндемичных родов (табл. 2) отмечено в африкано-мадагаскарской фауне (14 родов), туранской (6 родов), иранской и сахаро-синдской (по 5 родов); средиземноморская и сонорская фауны имеют 2 и 1 эндемичный род соответственно. Таким образом, эндемичные роды распределены в основном в Палеарктическом царстве (иранская + туранская + сахаро-синдская +

средиземноморская фауны), которое насчитывает 16 эндемичных родов, и в Эфиопском царстве (африкано-мадагаскарская фауна) – 14 родов (против 2 эндемичных родов Неарктического царства).

Эндемичные виды в элементарных фаунах распределены более или менее равномерно. Наибольшее число видов отмечено в центральноазиатской фауне (126 видов), ей значительно уступают туранская (62 вида), африкано-мадагаскарская (60 видов) и иранская (51 вид) фауны. Несколько меньше эндемичных видов в средиземноморской (48 видов) и скифской (42 вида) фаунах. Интересно, что центральноазиатская фауна, имеющая лишь 2 эндемичных рода (*Mongolocleonus* и *Monolophus*), обладает наибольшим числом эндемичных видов.

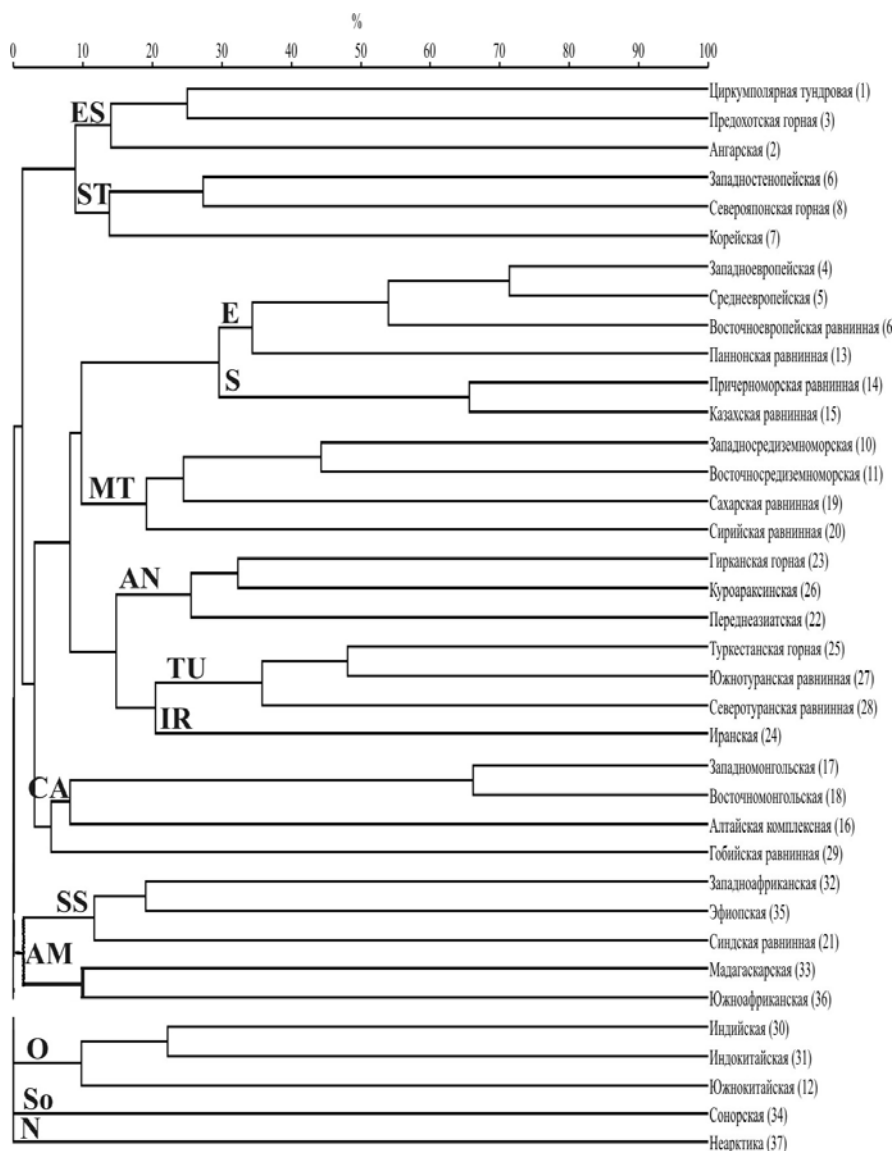


Рис 12. Дендрограмма фаунистического сходства зоогеографических выделов (по Емельянову, 1974, и Крыжановскому, 2002), составленная с использованием коэффициента Чекановского для 550 видов долгоносиков надтрибы Cleonitae. Цифры в скобках – названия зоогеографических выделов (обозначение в тексте).

Цифры в скобках – названия зоогеографических выделов. ES – Евросиберская; E – Европейская; ST – Стенепейская; S – Скифская степная; MT – Средиземноморская; AN – Анатолийская; TU – Туранская; IR – Иранская; CA – Центральноазиатская; SS – Сахаро-Синдская; AM – Африкано-Мадагаскарская; O – Ориентальная; So – Сонорская; N – Неарктическая.

Характеристика элементарных фаун Cleonitae

Элементарные фауны	Число родов	Число видов	Эндемичные роды
Евросибирская элементарная фауна (ES)	11	32	–
Стенопейская (ST)	8	17	–
Европейская (E)	12	26	–
Скифская степная элементарная фауна (S)	26	44	–
причерноморская группа	12	21	–
степная казахстанская группа	13	23	–
Средиземноморская элементарная фауна (MT)	45	72	–
западносредиземноморская группа	12	23	–
африканско средиземноморская группа	16	35	–
сирийская группа	9	10	–
восточносредиземноморская группа	8	14	–
Анатолийская (AN)	22	15	–
Туранская (TU)	35	62	–
северотуранская группа	15	25	3
южнотуранская группа	20	37	3
Иранская элементарная фауна (IR)	35	66	–
североиранская группа	24	51	3
южноиранская группа	11	15	2
Центральноазиатская (CA)	22	124	–
восточномонгольская группа	10	70	–
западномонгольская группа	6	23	2
алтайская группа	5	19	–
гобийской равнинная группа	1	12	–
Сахаро-Синдская (SS)	18	36	5
Африканская (AM)	32	69	–
эфиопская группа	13	26	2
(афротропическая) группа	5	11	2
южноафриканская группа	10	26	6
мадагаскарская группа	4	6	1
Ориентальная (O)	9	25	1
Сонорская (SO)	3	23	1
Неарктическая (N)	1	4	–

8.5. Фауногенетические центры. Анализ родовых ареалов с учетом центра многообразия позволяет сгруппировать роды долгоносиков Cleonitae в 11 центров, или очагов формообразования (табл. 3.).

Самый многочисленный по числу видов оказался центральноазиатский очаг, включающий 144 вида, из которых 112 эндемичны. Вторым следует гесперийский очаг, который насчитывает 87 видов, из которых 36 эндемичны; далее следует ирано-туранский и среднеазиатский очаги – по 78 и 77 видов, соответственно, и по 39 и 28 эндемичных видов. Интересно, что по числу эндемичных родов распределение очагов несколько иное. Первое место по числу эндемичных родов занимает ирано-туранский очаг (9 родов), далее следуют

южноафриканский, эфиопский и гесперийский очаги – по 8, 6 и 5 родов соответственно.

Таблица 3

Число видов и родов в основных фауногенетических центрах

Фауногенетический центр	Число видов	Число эндемичных видов	Число родов	Число эндемичных родов
Центральноазиатский	144	112	8	3
Гесперийский	87	36	12	5
Ирано-Туранский	78	39	19	9
Среднеазиатский	77	28	10	4
Эфиопский	40	30	10	6
Южноафриканский	39	27	11	8
Сонорский	30	27	2	1
Сахаро-Синдский	24	17	6	2
Стенопейский	12	7	2	–
Ориентальный	11	9	2	1
Бореальный степной	4	2	3	2
ВСЕГО	546	332	84	39

Интересные показатели получаются при выявлении доли эндемичных родов и видов в фауне отдельного очага (табл. 3–4). Так, доля эндемичных родов в южноафриканском очаге составляет 72% от родового состава очага, что составляет 9.5% от числа родов мировой фауны. Далее следует эфиопский очаг, имеющий 60% эндемичных родов, составляющие 7.1% от общего числа родов. Сонорский и ориентальный очаги включают по 50% эндемичных родов, но доля их от общего числа родов в мировой фауне незначительна, всего по 1.2%. Ирано-Туранский очаг включает 47.3% эндемичных родов, но в соотношении к общему числу родов это составляет – 10.7%.

Таблица 4

Доля эндемичных таксонов в основных фауногенетических центрах Cleonitae

Фауногенетический центр	В пределах в фауны центра		К общей фауне	
	доля эндемичных родов	доля эндемичных видов	доля эндемичных родов	доля эндемичных видов
Южноафриканский	72.0	69.2	9.5	4.9
Эфиопский	60.0	75.0	7.1	5.5
Ориентальный	50.0	81.8	1.2	1.6
Сонорский	50.0	90.0	1.2	4.9
Ирано-Туранский	47.3	50.0	10.7	7.1
Гесперийский	41.6	41.3	5.9	6.6
Среднеазиатский	40.0	36.3	4.7	5.1
Центральноазиатский	37.0	77.7	3.6	20.5
Сахаро-Синдский	33.3	70.8	2.4	3.1
Стенопейский	–	58.3	–	1.3
Бореальный степной	66.6	40.0	2.4	0.4

Не менее интересные показатели дает выявление доли эндемичных видов. Наибольшая доля эндемичных видов отмечена в сонорском и ориентальном очагах – по 90 и 81.8%, соответственно, однако это составляет всего 4.9 и 1.6% от мировой фауны. Следующие места занимают центральноазиатский и эфиопский очаги – по 77.7 и 75% эндемичных видов, соответственно и по 20.5 и 5.5% от всей фауны. При этом в среднеазиатском очаге самое большое представительство эндемичных видов среди всех очагов. Далее следует сахаро-синдский очаг – 70.8% видовых эндемиков в очаге, что составляет всего 2.4% от всей фауны. Ирано-туранский и гесперийский очаги имеют всего 50 и 41.3% эндемичных видов, однако доля их в мировой фауне достаточно высока – 7.1 и 6.6%.

Глава 9. Эволюционный сценарий и этапы фауногенеза надтрибы *Cleonitae*

Время и место появления первых *Cleonitae* на основании палеонтологических данных не могут быть установлены однозначно. Самая ранняя находка относится к среднему эоцену Европы. Недостаточность палеонтологических данных в отношении *Cleonitae*, особенно для неогена и плейстоцена, заставляет опираться на метод актуализма, суть которого состоит в том, что современное распространение группы следует рассматривать в качестве модели для познания прошлого. Естественная ограниченность этого метода состоит в том, что он может очертить лишь возможные рамки развития событий.

9.1. Палеогеография суши. Наибольший интерес для нас представляет история формирования биоты Африки, Азии и Северной Америки с кайнозоя до настоящего времени. Все современные *Cleonitae* связаны с цветковыми растениями, поэтому их возраст не может быть старше цветковых флор, т.е. их формирование произошло не ранее середины мелового периода.

9.2. Эволюция и направления расселения долгоносиков надтрибы *Cleonitae*. Предками современных *Cleonitae* на основании морфологического строения следует считать представителей сестринского подсемейства *Molytinae*, перешедших с питания на древесной растительности к питанию на кустарниках и травах. Такой группой, по мнению Тер-Минасян (1967), Аслама (1967) и других являются долгоносики из трибы *Paipalesomini* подсемейства *Molytinae*, родиной которых считается Юго-Восточная Азия.

Родиной *Cleonitae* следует считать Палеарктику, на территории которой сосредоточено наибольшее многообразие представителей надтрибы. Их связь с Африкой, Юго-Восточной Азией и Северной Америкой, несомненно, вторична и определена в историческом времени исчезновением преград и возникновением условий для миграций таксонов из Палеарктики. Последовательная ксерофилизация надтрибы в ходе ее исторического развития от гемиксерофилов до пустынных гиперксерофилов демонстрирует явную параллель с аридизацией Древнего Средиземья в течение кайнозоя.

Изучение особенностей распространения и стациальной приуроченности примитивных *Cleonitae*, а также данные палеонтологических находок свидетельствуют о том, что они возникли в конце эоцена в области Древнего Средиземья в экотонной зоне на границе с Тропической и Бореальной областями (в понимании Ахметьева, 1987) при отсутствии крупных орографических барьеров между нею и последними.

На первом этапе формирования примитивных клеонит выделились группы, тяготеющие к ландшафтам определенных флор экотонной зоны, притом морфология этих групп была достаточно близкой. В экотонной зоне примитивные клеониты освоили новую, незанятую нишу (подземные части растений), перейдя от открытого обитания на растения, к обитанию в почве за счет внутренних тканей корня и стебля и таким образом смогли уйти от губительного действия сухого климата. При этом, как можно судить по ряду рецентных форм, их биология была скоррелирована с сезонным погодным ритмом и циклом развития растений. Для ранних клеонит был характерен лишь по всей видимости один ранневесенний пик численности, личиночная стадия была длительной и захватывала весь оставшийся период. Не исключено, что у некоторых видов могли наблюдаться эстивации и осенний период виды использовали для активного распространения и расширения ареала.

С середины олигоцена предки Cleonitae начинают широко расселяться по безлесным пространствам к северу, так как на юге их путь преграждали тропические леса и поднимающиеся горы. При этом у «праклеонин» определились две стратегии в освоения новых экологических ниш: ксерофильная и связь с кустарниковой саванновой растительностью или редколесьем (линия Neocleonini), и мезофильная, с обитанием на ксерофитных лугах, с приуроченностью к многолетней травянистой растительности и обязательным дополнительным питанием на генеративных органах (линия Cleonini). Таким образом, таксоны линии Neocleonini освоили ландшафты, занятые ксерофитной и гиперксерофитной растительностью, а таксоны линии Cleonini – тургайской, гемиксерофитной. Для обеих триб характерна трофическая связь с растениями с крупным стеблем (кустарники и многолетние травы), на который они взбираются для дополнительного питания зелеными частями растения или генеративными органами. В связи с этим у них развит ряд плезиоморфных черт в строении конечностей (слабоизогнутые передние голени с рядом зубчиков по внутреннему краю, широкие лапки с короткими члениками и войлочной подошвой). Примитивность этих двух триб определяется также и их распространением и соответствует предположению де Кандоля, сформулированному в правиле “age and area”. Современное распространение трибы Neocleonini, часть родов которой имеет ареалы за пределами Палеарктики (в Эфиопской, Капской и Ориентальной областях), и трибы Cleonini, ареалы ряда представителей которой заходят в лесную зону Бореальной области, в ландшафты, типичные для большинства представителей надтрибы, соответствует этому правилу.

Второй важный этап эволюции надтрибы Cleonitae связан с освоением ландшафтов со средиземноморскими условиями. Формирование семиаридных протосредиземноморских условий и соответствующей им биоты происходило в течение эоцена–олигоцена на фоне общего усиления аридизации и распространении от центральноазиатского очага на север и запад в пределы климата с летним минимумом осадков. Наиболее вероятный путь продвижения Cleonitae из первичного центральноазиатского очага проходил по югу Руссоскандии, с которой палеогеновая Азия время от времени соединялась перешейком в области Тургайского пролива. Для клеонит в этих условиях был очень существен отказ от дополнительного питания и как следствие из этого переход от движения по вертикальным поверхностям субстрата к обитанию на поверхности почвы. Таксоны, сформированные на этом втором этапе, выработали в

ходе эволюции ряд морфологических и экологических особенностей, позволяющих им обитать на поверхности почвы, иметь относительно короткий период развития и избегать губительного воздействия сильного перегрева и обмораживания и при этом довольствоваться запасом энергии, накопленным за период питания личинки. Одной из существенных апоморфий у триб этого эволюционного этапа было появление бегательных и «облегченных» ног без войлочных подошв, выпрямление и удлинение голеней без вооружения на них в виде ряда зубчиков на внутренней поверхности. Однако представители триб *Conorhynchini*, *Bothynoderini* и некоторые *Temnorhinini* частично сохранили связь с кустарниками и как следствие имеют более или менее редуцированные войлочные подошвы. Обращает на себя внимание, что из 4 триб, входящих во вторую эволюционную ветвь, три, *Temnorhinini*, *Bothynoderini* и *Conorhynchini*, трофически связаны главным образом с различными растениями семейства маревых и приурочены к интразональным ландшафтам, главным образом к солончакам. Триба *Stephanocleonini* в отличие от них освоила плакорные степные и горностепные местообитания и имеет более широкие трофические связи с несколькими подклассами цветковых растений.

Преобразование климата, связанное с начавшимся похолоданием, привело в олигоцене к усилению зональных контрастов, сужению и сдвигу на юг переходной семиаридной зоны, несмотря на продолжающуюся аридизацию центра Евразии. Поскольку средиземноморские климатические условия в неогене постепенно сдвигались на запад Древнего Средиземья, а более засушливые, а затем и более холодные условия формировались на востоке и севере, мало продвинутые представители надтрибы остались на западе Палеарктики, а более продвинутые – сосредоточились на востоке и севере, в условиях континентального климата. Бедность современной фауны Центральной Азии таксонами родового уровня имеет вторичное, более позднее происхождение и вызвана значительным ухудшением местных условий. В конце плиоцена и в плейстоцене, когда иссушение и похолодание достигли своего наивысшего выражения, произошло существенное уменьшение разнообразия надвидовых таксонов, что способствовало всплеску видообразования внутри немногих родов.

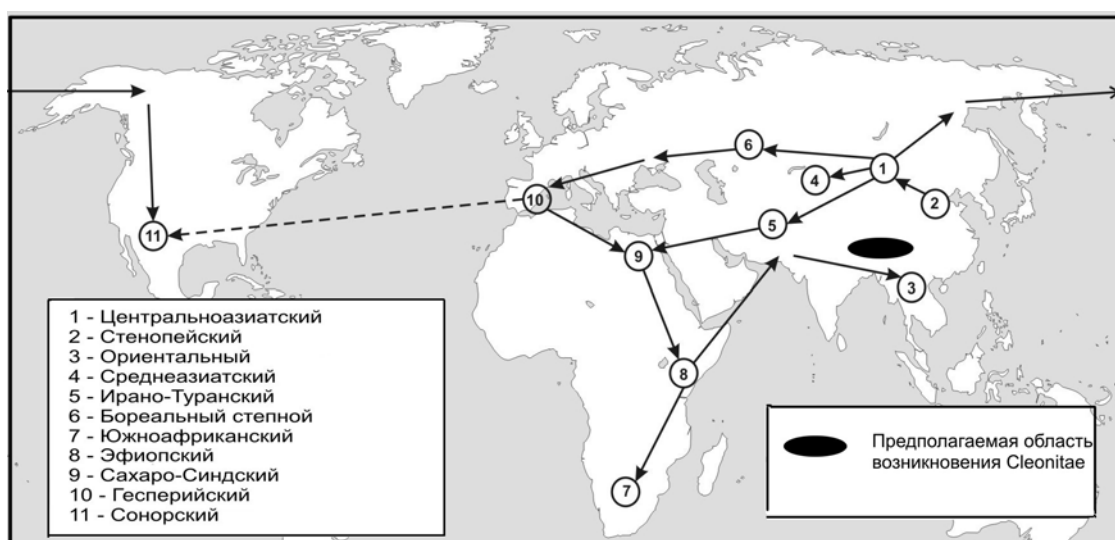


Рис. 13. Предполагаемые центры и направления расселения надтрибы Cleonitae.

Если для большинства триб второй важный этап эволюции Cleonitae был связан с прогрессивным освоением новых условий в Древнем Средиземье, таких как степи на тяжелых, легких и каменистых почвах и пустыни, то для некоторых родов трибы Stephanocleonini (*Stephanocleonus*, *Scaphomorphus* и *Apleurus*), как наиболее прогрессивной среди клеонит, оно было связано с проникновением в Неарктику без существенного изменения в морфологии и предпочитаемых местообитаниях.

Мы считаем, что появление этих родов в Северной Америке произошло в разное время и разными путями. Более ранним в Неарктику проник ксерофильный род *Apleurus*, который является эндемиком Сопоры и представлен 8 видами. Появление этого рода в Северной Америке могло произойти только через Атлантику в среднем эоцене, по аналогии с носатками подсемейства Orgeriinae (Емельянов, 1980). В эоцене единый аридный пояс, пересекающий древнюю Атлантику, носил саванновый характер и мог обеспечить миграцию предков рода *Apleurus* в Северную Америку. В некоторой степени это подтверждается нахождением в Неарктике вымершего рода *Eocleonus*, по всей видимости, предполагаемого предка рода *Apleurus*, правда, датированного олигоценом (?). Сестринский к роду *Apleurus* суббореальный степной *Scaphomorphus* (19 видов в Неарктике и 3 вида в Палеарктике) распространен в Неарктике шире, охватывая большую часть Великих Равнин и проникая на север до Аляски. Появление представителей рода *Scaphomorphus* на Евразийском континенте, как и палеарктического рода *Stephanocleonus* в Неарктике могло быть осуществлено лишь через Берингийский мост в плейстоцене, по которому осуществлялись континентальные миграции суббореальной и бореальной фаун. Являясь мостом между континентами, Берингия позволяла видам мигрировать в обоих направлениях. Судя по числу видов в родах *Stephanocleonus* и *Scaphomorphus* в Палеарктике и Неарктике, следует предположить, что род *Scaphomorphus*, имеющий наибольшее число представителей в Неарктике, сформировался в Северной Америке и затем мигрировал в Палеарктику, а род *Stephanocleonus*, имеющий большое число видов в Палеарктике, перешел в Неарктику. Это вполне согласуется с выводами Коротяева (1977) о том, что Берингия не являлась ареной видообразования для долгоносиков степного и горно-степного комплексов, а служила лишь миграционным путем, с обязательным образованием викарных пар на обоих континентах, при этом иммиграция американских видов в плейстоцене была незначительной.

Таким образом, современное распространение надтрибы Cleonitae по зоогеографическим выделам представляет результат нескольких разновозрастных экспансий. Самой древней и принципиальной из них является проникновение Neocleonini в Центральную Азию из южных, пограничных с Ориентальной областью, районов Палеарктики. В результате более поздних экспансий происходило в основном заселение обширных равнинных пространств Евразии, Африки и Северной Америки, особую роль в этих экспансиях играл Тетийский очаг.

ВЫВОДЫ

1. Надтриба Cleonitae представляет собой достаточно крупную группу долгоносиков подсемейства Lixinae, насчитывающую в настоящее время 546 видов

из 84 родов и достигающую максимального разнообразия в пустынях и степях Палеарктики.

2. Подсемейство *Lixinae* хорошо обособлено от сестринского подсемейства *Molytinae*, габитуально близкого к нему, но ясно отличного по типу строения эндофаллуса, нижней губы и особенностям строения ног. Обращает на себя внимание, что триба *Paipalesomini* из подсемейства *Molytinae* наиболее близка к таксонам *Lixinae* и может справедливо характеризоваться как наиболее близкий сестринский таксон ко всем *Lixinae*.

3. В целях разработки системы надтрибы *Cleonitae* выявлено 103 морфологических признака, проявляющих наибольшую стабильность в пределах основных групп *Cleonitae*. Высокую информативность показали некоторые детали строения головы, гениталий самцов (особенно строение эндофаллуса) и самок, которые впервые изучены и использованы в анализе.

4. Для объективного анализа выделено 102 элементарных группы видов, показывающих явную общность морфологических признаков, особенностей распространения и трофической приуроченности. Эти группы, объем которых колеблется от одного вида до достаточно большого рода, являются исходным материалом для установления реальных рангов и взаимоотношений таксонов.

5. На основании изучения морфологических признаков, закономерностей морфогенеза и проведенного филогенетического и кластерного анализа реконструированы филогенетические связи внутри надтрибы *Cleonitae*. Анализ филогенетических отношений доказывает наличие в ее пределах следующих монофилетических групп, которым придан статус триб: *Neocleonini*, *Cleonini*, *Temnorhinini*, *Stephanocleonini*, *Bothynoderini* и *Conorhynchini*. Каждая из триб, кроме последней, распадается на ряд подтриб. Всего установлена 21 подтриба.

6. Изучение морфофункциональных адаптаций и биологических особенностей позволило определить основные направления экологической дифференциации и впервые для надтрибы установить жизненные формы имаго. Выделены 4 группы жизненных форм долгоносиков надтрибы *Cleonitae*, объединенные в 2 класса: фитофилы и геофилы. К первому классу отнесены факультативные фитофилы, которые способны взбираться на стебли растений и проводить дополнительное питание вегетативными или генеративными органами растений; второй класс – геофилов – объединяет 3 группы жизненных форм: эпигеобионты, петробиионты, псаммобионты, которые способны подниматься на кормовые растения, но делают это крайне редко.

7. Анализ трофических связей долгоносиков *Cleonitae* показал, что они развиваются на цветковых растениях 6 порядков из 5 подклассов. Наибольшее число родов олигофагов связано с подклассом *Caryophyllidae* – 22 рода, включающие 139 видов; на втором по предпочтению месте находится подкласс *Asteridae* – 12 родов, объединяющих 92 вида, далее следует подкласс *Dilleniidae* с 8 родами и 10 видами олигофагов. Маревые и астровые в открытых ландшафтах умеренной зоны богаты видами, в том числе доминирующими в растительных группировках, уступая лишь однодольным, и преобладание в надтрибе *Cleonitae* олигофагов, связанных с этими подклассами, соответствует правилу Емельянова (1967) о предпочтении олигофагами доминантных видов растений.

Тесная связь с конкретным подклассом отмечена лишь у трибы *Conorhynchini* и в подтрибе *Bothynoderina* трибы *Bothynoderini*, которые связаны лишь с подклассом *Caryophyllidae* и за пределы его не выходят. Остальные надродовые

таксоны Cleonitae обитают на 2 и большем числе близких подклассов кормовых растений.

8. Хозяйственное значение надтрибы невелико. Из серьезных вредителей сахарной свеклы при достаточном числе видов, отмеченных для этой культуры, может быть назван лишь свекловичный долгоносик – *Asproparthenis punctiventris*, причем вред его отмечается лишь в отдельные годы и только на юге европейской части России и Украины.

9. Анализ распределения родов Cleonitae по типам ландшафтов суши показал, что наиболее богатые фауны населяют суббореальные ландшафты, фауны тропических и экваториальных ландшафтов по числу видов заметно им уступают. Кластерный анализ 19 типов ландшафтов показал группировку фаун в 3 крупных кластера: фауны жаркого пояса, пустынь и прерий Неарктики и остальные фауны.

Наибольшее число родов и видов Cleonitae связано с Палеарктическим царством (67 родов и 465 видов), Эфиопское царство населено 23 родами и 63 видами, в Неарктическом царстве представлена лишь триба Stephanocleonini с 3 родами и 31 видом.

Анализ многообразия ареалов позволил выделить 14 основных кластеров, представляющие собой элементарные фауны (по Кривоухатскому и Емельянову, 2000). Анализ родовых ареалов с учетом центра многообразия позволяет сгруппировать роды Cleonitae в 11 фауногенетических центров, или очагов формообразования.

10. С учетом палеогеографических и палеоклиматологических данных установлены гипотетические центры происхождения и диверсификации, порядок и направления расселения Cleonitae.

11. Создан каталог жуков надтрибы Cleonitae мировой фауны, включающий 6 триб, 21 подтрибу, 84 рода, 546 видов. Он содержит данные о типах, синонимии и распространении видов.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Работы, опубликованные в периодических изданиях, рекомендованных ВАКом:

- Арзанов Ю.Г. К фауне жуков-долгоносиков подсемейства Cleoninae (Coleoptera, Curculionidae) Северного Кавказа // Энтومол. обозр. – 1988. – Т. 67, вып. 3. – С. 514–522.
- Арзанов Ю.Г. Обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской области и Калмыцкой АССР // Энтومол. обозр. – 1990. – Т. 69, вып. 2. – С. 313–331.
- Арзанов Ю.Г. К познанию долгоносиков рода *Gymnetron* Schoenh. (Coleoptera, Curculionidae) // Энтومол. обозр. – 1991. – Т. 70, вып.2. – С. 426–428.
- Коротяев Б.А., Исмаилова М.Ш., Арзанов Ю.Г., Давидьян Г.Э., Прасолов В.Н. Весенняя фауна жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Низменного и Предгорного Дагестана // Энтومол. обозр. – 1993. – Т. 72, вып. 4. – С. 836–865.
- Арзанов Ю.Г., Давидьян Г.Э. Обзор долгоносиков рода *Nastus* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) фауны Крыма, европейской части России и Кавказа // Энтومол. обозр. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 622–639.

- Арзанов Ю.Г. Обзор долгоносиков рода *Mecinus* Germar, 1821 (Coleoptera, Curculionidae) фауны Европейской части России и Кавказа // Энтомол. обозр. – 2000. – Т. 79, вып. 4. – С. 865–875.
- Арзанов Ю.Г. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Gymnetron* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) из Крыма // Энтомол. обозр. – 2001. – Т. 80, вып. 3. – С. 673–679.
- Арзанов Ю.Г. Использование признаков внутреннего мешка эдеагуса в систематике долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомол. обозр. – 2003. – Т. 82, вып. 3. – С. 701–719.
- Давидьян Г.Э., Арзанов Ю.Г., 2004. Обзор жуков-долгоносиков рода *Graptus* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомол. обозр. – 2004. – Т. 83, вып. 2. – С. 413–436.
- Арзанов Ю.Г. Род *Ephimeronotus* Faust, 1904 и его систематическое положение в трибе Cleonini (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae) // Вестник Южного научного центра, 2007. – Т. 3, вып. 2. – С. 101–102.
- Арзанов Ю.Г. Положение и система подсемейства Lixinae в семействе Curculionidae (Coleoptera, Curculionidae) // Вестник Южного научного центра – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 102–111.

Работы, опубликованные в прочих отечественных и иностранных изданиях:

- Арзанов Ю.Г., Фомичев А.И. Редкие и новые виды долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) для фауны Калмыкии и сопредельных областей // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. – Элиста. – 1977. – С. 17–22.
- Арзанов Ю.Г., Фомичев А.И. Долгоносики Калмыкии // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. – Элиста. – 1977. – С. 22–31.
- Арзанов Ю.Г. Долгоносики // Ресурсы живой природы. – Ч. 2. – Насекомые. – Ростов-на-Дону. – 1984. – С. 106–108.
- Арзанов Ю.Г. Жуки-долгоносики Предкавказья // Фауна и экология животных Калмыкии и сопредельных районов. – Элиста. – 1984. – С. 3–9.
- Арзанов Ю.Г. Литоральный комплекс жуков-долгоносиков в условиях Калмыкии // Животные водных и околоводных биогеоценозов полупустыни. – Элиста. – 1987. – С. 4–9.
- Арзанов Ю.Г. Кормовые связи жуков-долгоносиков Ростовской области и Калмыкии // Материалы X съезда ВЭО / Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. – Л. – 1990. – С. 9–11.
- Арзанов Ю.Г. Некоторые особенности распределения жуков-долгоносиков в степной и пустынной зонах юго-востока европейской части СССР // Механизмы адаптации животных и растений к экстремальным факторам среды. – Ростов-на-Дону. – 1990. – Т. 1. – С. 13–14.
- Арзанов Ю.Г. Некоторые представления о формировании фауны полупустынь Калмыцкой АССР // Фауна и фаунистические комплексы юга России. – Ставрополь. – 1990. – С. 3–10.
- Арзанов Ю.Г. Материалы к «Красной книге» Ростовской области по жесткокрылым насекомым // Фундаментальные и прикладные исследования в зоопарках. – Ростов-на-Дону. – 1993. – С. 137–140.
- Арзанов Ю.Г. Зоогеографический анализ жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) степной зоны Ростовской области и Калмыкии // Актуальные

- вопросы экологии и охраны природы степных экосистем и сопредельных территорий. – Краснодар. – 1993. – С. 101–102.
- Арзанов Ю.Г. К анализу фауны Прикаспийской низменности // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных районов России. – Краснодар. – 1996. – С. 117–118.
- Арзанов Ю.Г. Распространение долгоносиков рода *Bothynoderes* на юге европейской части России // Проблемы почвенной зоологии / Материалы докладов 1 Всероссийского совещания. – Ростов-на-Дону. – 1996. – С. 4–6.
- Арзанов Ю.Г. Экологические комплексы жуков-долгоносиков и история формирования ландшафтов Прикаспийской низменности // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных территорий России. – Волгоград. – 1998. – С. 110–112.
- Арзанов Ю.Г. Фауна долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Нижнего Дона // Актуальные вопросы экологии и охраны природы южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар. – 1998. – С. 146–147.
- Арзанов Ю.Г., Хачиков Э.А., Шолохов А.М. Материалы к фауне жесткокрылых (Coleoptera) Государственного музея-заповедника М.А. Шолохова // Природа Государственного музея-заповедника М.А. Шолохова. – Ростов-на-Дону. – 2000. – С. 51–54.
- Арзанов Ю.Г. Коллекция жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ставропольского краеведческого музея им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2001. – Т. 9, вып. 1–2. – С. 47–54.
- Арзанов Ю.Г. Предварительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) долины Западного Маныча // Труды государственного заповедника «Ростовский». – Вып. 1 – Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР». – 2002. – С. 107–131.
- Арзанов Ю.Г. Использование признаков строения эндофаллуса в систематике долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) // XII съезд Русского энтомологического общества / Тезисы докладов/ – Санкт-Петербург. – 2002. – С. 18–19.
- Арзанов Ю.Г. Анализ фауны жуков-долгоносиков (sensu lato) музея заповедника М.А. Шолохова (Ростовская область) // Материалы первой научно-практической конференции «Музей-заповедник: – Экология и культура» (ст. Вешенская, 25–26 августа 2004). – 2004. – С. 121–122.
- Арзанов Ю., Хачиков Э., Касаткин Д., Набоженко М., Шохин И., Рудайков А.Е. Предварительный список жесткокрылых (Coleoptera) территории музея заповедника М.А. Шолохова // Вешенский вестник. – Ростов-на-Дону. – 2004. – № 3. – С. 185–223.
- Арзанов Ю.Г., Хачиков Э.А., Брехов О.Г., Касаткин Д.Г., Набоженко М.В., Шохин И.В., Рудайков А.Е. Жесткокрылые // Флора, фауна и микобиота государственного музея-заповедника М.А. Шолохова (посвящается 100-летию со дня рождения М.А. Шолохова). – Вешенская. – 2004. – С. 105–153.
- Арзанов Ю.Г. К пониманию систематики рода *Conorhynchus* (Coleoptera, Curculionidae) // К 100-летию С.М. Яблокова-Хнзоряна. – Ереван. – 2004. С. 21–24.
- Арзанов Ю.Г. Долгоносики // Красная книга Ростовской области. Животные. – Ростов-на-Дону. – 2004. – С. 106–113.
- Арзанов Ю.Г. Обзор палеарктических долгоносиков трибы Cleonini (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae), обитающих на сложноцветных // Тр. государственного

- природного заповедника «Ростовский» / Биоразнообразие заповедника «Ростовский» и его охрана. – Ростов-на-Дону. – 2004. – С. 209–227.
- Арзанов Ю.Г. К познанию систематики рода *Conorhynchus* sensu lato (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2005. – Т. 1, вып. 1. – С. 57–64.
- Арзанов Ю.Г. История и перспективы изучения долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) Северного Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты. – Нальчик. – 2005. – Т. 1. – С. 27–33.
- Арзанов Ю.Г. К познанию систематики долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato). 1. Роды *Pseudocleonus* Chevrolat, 1873, *Cleonis* Dejean, 1821, *Adosomus* Faust, 1904, *Cyphocleonus* Motschulsky, 1860 и *Xeradosomus* gen. n. (Coleoptera, Curculionidae) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2005. – Т. 1, вып. 2. – С. 129–149.
- Арзанов Ю.Г. Таксономические замечания по долгоносикам трибы Cleonini (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2005. – Т. 1, вып. 2. – С. 150.
- Арзанов Ю.Г. *Borisocleonus* gen. n. – новый род долгоносиков трибы Cleonini // Russian Entomol. J. – 2006 – Vol. 15, № 1. – P. 63–66.
- Арзанов Ю.Г. К познанию долгоносиков рода *Chromonotus* Motschulsky (sensu lato) (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) // Труды Русского энтомологического общества 2006. – Т. 77. – С. 8–17.
- Арзанов Ю.Г. К познанию долгоносиков *Coniocleonus* Motschulsky (sensu lato) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2006. – Т. 2, вып. 1. – С. 109–126.
- Арзанов Ю.Г. 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. – 2006. – С. 20–22.
- Арзанов Ю.Г. Материалы к изучению трибы Cleonini (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae). Роды *Asproparthenis*, *Chromosomus* и *Temnorhinus* // Кавказский энтомол. бюлл. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 187–198.
- Арзанов Ю.Г. К познанию долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato) с конусовидной головотрубкой // Вестник Южного научного центра. – 2006. – Т. 2, вып. 3. – С. 58–61.
- Арзанов Ю.Г. Особенности морфологического строения головотрубки и кормовые связи долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2007. – Т. 3, вып. 1. – С. 51–62.
- Арзанов Ю.Г. Положение рода *Leucophyes* Marshall, 1946 в системе долгоносиков трибы Cleonini sensu lato (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae) с описанием нового вида *Leucophyes* из Восточной Индии // Кавказский энтомол. бюлл. – 2008. – Т. 4, вып. 1. – С. 93–99.
- Арзанов Ю.Г. Долгоносики трибы Cleonini (Coleoptera: Curculionidae) в коллекции В.И. Мочульского // Кавказский энтомол. бюлл. – 2008. – Т. 4, вып. 2. – С. 215–224.
- Арзанов Ю.Г. Некоторые закономерности в морфологии жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) // Кавказский энтомол. бюлл. – 2008. – Т. 4, вып. 3. – С. 337–347.
- Арзанов Ю.Г. Новый род жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera: Curculionidae) с Аравийского полуострова // Кавказский энтомол. бюлл. 2009. Т. 5, вып. 2. – С. 253–255.