

Особенности морфологического строения головотрубки и кормовые связи долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae)

Features of the morphological structure of rostrum, and trophic preferences of weevils of the subfamily Lixinae (Coleoptera, Curculionidae)

Ю.Г. Арзанов
Yu.G. Arzanov

Южный научный центр РАН, а/я 3318, Ростов-на-Дону 344092 Россия
Southern Scientific Center of RAS, P.O. Box 3318, Rostov-on-Don 344092 Russia. E-mail: arzanov@mmbi.krinc.ru

Ключевые слова: долгоносики, Lixinae, головотрубка, морфология, кормовые связи.
Key words: weevils, Lixinae, rostrum, morphology, host plant.

Резюме. В работе рассмотрено строение головотрубки у жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae и обсуждаются морфо-функциональные особенности наружной скульптуры в связи с биологией жуков и местом локализации яйцекладки на кормовом растении.

Abstract. Structure of rostrum of the weevils from the subfamily Lixinae is considered. Morpho-functional features of the external sculpture of rostrum are discussed in connection with the biology of these beetles and localization of their eggs on a host plant.

Введение

Особенности строения головотрубки всегда привлекали внимание исследователей, работающих с долгоносикообразными жуками, для которых головотрубка является одним из основных признаков, отличающих их от остального многообразия жесткокрылых. Появление в эволюции жесткокрылых такого признака, как вытянутая апикальная часть головы в виде хоботка, характерно также для некоторых семейств жесткокрылых и за пределами инфрасемейства Curculionoidea, однако лишь у долгоносикообразных он получил гигантское разнообразие структур и активно используется для таксономических и систематических целей.

Впервые особенности строения головотрубки были использованы Шенхером [Schoenherr, 1826] для выделения триб внутри подсемейства Lixinae. Так, жуки с цилиндрической в сечении головотрубкой и усиковыми бороздками, не доходящими до вершины головотрубки, были помещены в 2 трибы Lixini и Rhinocyllini, а виды с угловатой в сечении головотрубкой и усиковыми бороздками, доходящими до вершины, в другую трибу – Cleonini. Как ни парадоксально, но принцип деления подсемейства Lixinae на трибы, предложенный Шенхером, принят и в настоящее время.

В определительных таблицах признаки дорсальной стороны головотрубки (бороздки, медиальные и латеральные кили, возвышенная треугольная поверхность) часто используются для дифференциации родов, подродов и видов подсемейства Lixinae [Тер-Минасян, 1967, 1988]. Большое значение в систематике Lixinae имеет также и форма головотрубки, на которую обратили внимание и первые исследователи подсемейства, такие, как Мочульский [Motschulsky, 1860] и Шевроля [Chevrolat, 1873]. Не менее интересно и строение вентральной части головотрубки, явившееся темой специального исследования Лиала [Lyal, 1992]. При этом, кроме отмеченных Лиалом особенностей, пристальное внимание заслуживают усиковые бороздки, дистальные части которых у ряда родов сближены или могут соединяться, изолируя субментум от головной капсулы, формируя в основании последнего выступающий зубцевидный бугор, как, например, у видов *Koenigius* Heyden, 1900 (рис. 68) и *Leucophyes* Marshall, 1949 (рис. 107).

Материалы и методы

Для проведения настоящих исследований использованы богатейшие материалы по жукам подсемейства Lixinae коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и коллекции автора.

Всего исследовано 94 таксона, из них 2 подсемейства, 6 триб, 76 родов и 10 подродов.

Изучение головотрубки проводилось на специально приготовленных препаратах головы, смонтированных на картонные плашки. Внутренняя структура головотрубки изучалась на препаратах, полученных путем кипячения отчлененной головы в 10% растворе щелочи (КОН) и на поперечных и продольных срезах, выполненных с помощью бритвенного лезвия.

Все рисунки выполнены с препаратов под микроскопом МБС-10.

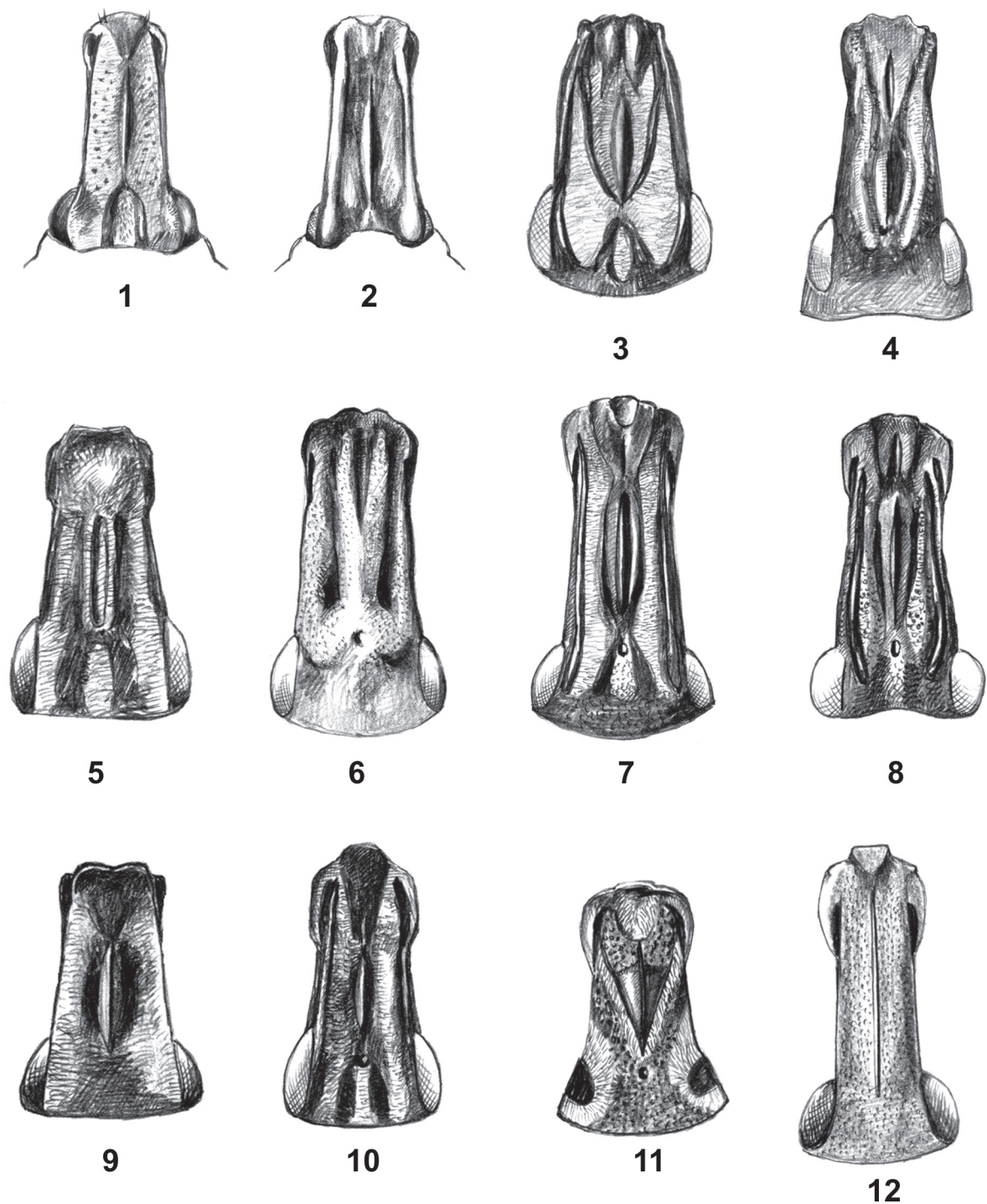


Рис. 1-12. Головотрубка, вид сверху.

Figs. 1-12. Rostrum, dorsal view.

1 – *Gonocleonus margaritifer* (Lucas, 1844); 2 – *Koenigius palaestinus* Heyden, 1899; 3 – *Pentatropis formosus* (Fähræus, 1842); 4 – *Xenomacrus glacialis* (Herbst, 1797); 5 – *Pleurocleonus quadrivittatus* (Zoubkoff, 1829); 6 – *Calodemas errans* Fähræus; 7 – *Ammocleonus aschabadensis* (Faust, 1884); 8 – *Neocleonus sannio* (Herbst, 1795); 9 – *Bothynoderes declivis* (Olivier, 1807); 10 – *Monolophus praeditus* (Faust, 1883); 11 – *Leucomigus candidatus* (Pallas, 1771); 12 – *Lixomorphus algirus* (Linnaeus, 1758).

Результаты

В настоящем исследовании мы касаемся лишь формы и структуры вентральной и дорсальной сторон головотрубки.

Форма головотрубки. Большинство долгоносиков подсемейства Lixinae имеют более или менее удлиненную головотрубку, обычно прямую или слабо изогнутую в дорсо-вентральном направлении, с прямыми или немного расширенными у вершины сторонами. Такой тип строения головотрубки характерен также и для внешней группы Lixinae для подсемейства Molytinae [Тер-Минасян, 1963; Aslam, 1963], у которых головотрубка почти прямая сбоку и сильно расширена с боков у вершины, лишь у некоторых родов, развитие которых проходит на травах (к примеру, у *Perybleptus*), она сильно изогнутая.

По длине головотрубки среди подсемейства Lixinae можно выделить 3 группы: 1 – роды, имеющие длинную головотрубку, в 2 и более раза больше своей ширины; 2 – роды, имеющие головотрубку, равную своей ширине или немного длиннее; 3 – роды, имеющие короткую головотрубку, короче своей ширины и равную длине головной капсулы. К 1 группе относятся все изученные роды подсемейства Molytinae, а из Lixinae роды *Lixus* Fabricius, 1801, *Ammocleonus* Bedel, 1907 (рис. 7), *Adosomus* Faust, 1904 (рис. 42-43), *Atactogaster* Faust, 1904 (рис. 16), *Cleonis* Dejean, 1821 (рис. 18), *Chromosomus* Motschulsky, 1860 (рис. 39), *Gonocleonus* Marseul, 1866 (рис. 1, 63), *Asproparthenis* Gozis, 1886 (рис. 33-35) и некоторые другие. В 3 группу нами отнесены *Rhinocyllus*, *Conorhynchus* Motschulsky, 1860 (рис. 17), *Pseudotemnorrhinus* Voss, 1960 (рис. 29-31), *Pycnodactylus* Chevrolat, 1873 (рис. 27), *Entymetopus* Motschulsky, 1860 (рис. 37), *Microcleonus* Faust, 1904, *Mongolocleonus* Ter-Minassian, 1974, *Trichocleonus* Motschulsky, 1860, *Pentatropis* Faust, 1904 (рис. 3) и некоторые другие. Остальные изученные рода включены во 2 группу.

У большинства изученных родов апикальная часть головотрубки с параллельными сторонами, однако имеется достаточное число родов, у которых головотрубка от места прикрепления усиков к вершине расширена. В эту 2 группу родов входят также и жуки подсемейства Molytinae и ряд родов из трибы Cleonini – *Georginus* Jakobson, 1913 (рис. 85), *Mecaspis* Schoenherr, 1823 (рис. 53), *Bothynoderes* Schoenherr, 1823 (рис. 9), *Gonocleonus* (рис. 1), *Stephanocleonus* Motschulsky, 1860 (рис. 20-21), *Zaslavskia* Alonso-Zarasaga et Lyal, 1999 (рис. 19), *Koenigius* Heyden, 1900 (рис. 2), *Leucophyes* Marshall, 1949 (рис. 22) и некоторые другие.

Для небольшой группы родов и видов характерна более или менее короткая и конусовидная головотрубка, рассматриваемая нами как ее аутопоморфное состояние. Такое строение головотрубки имеют некоторые виды из трибы Lixini – *Larinus turbinatus* Gyll., *Hypolixus astrachanicus* Faust, *H. tigrinus* Reitter, *H. theophili* Capiomont – и несколько родов из

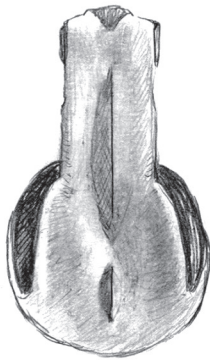
трибы Cleonini – *Bothynoderes* (рис. 9), *Conorhynchus* (рис. 17), *Entymetopus*, *Ephimeronotus* Faust, 1904, *Liocleonus* Motschulsky, 1860 (рис. 108), *Pleurocleonus* Motschulsky, 1860 (рис. 5), *Pseudotemnorrhinus* (рис. 29-30), *Pycnodactylus* (рис. 27), *Hemeurysternus* Voss, 1960, *Pentatropis* (рис. 3) и некоторые другие. Интересно, что конусовидная головотрубка с дорсальной и вентральной стороны у большинства перечисленных родов не имеет высоких килей или бороздок и, следовательно, не может играть роль рычажного механизма при проделывании отверстий в тканях растений, и, видимо, откладка яиц у этих видов проводится в периферическую ткань корня.

Небольшую группу в подсемействе Lixinae составляют роды, имеющие сильно изогнутую от основания головотрубку. По всей видимости, это также особое приспособление для откладки яиц, но объяснения ему мы пока не имеем. Такое строение головотрубки имеют роды *Perybleptus*, *Larinus* (*Larinomesius*) Reitter, 1924, *Bangasternus* Gozis, 1882, *Rhinocyllus* Germar, 1817, *Coniocleonus* Motschulsky, 1860 (рис. 56-58), *Stephanocleonus* (s.str.) Motschulsky, 1860, *Rhabdorrhynchus* Motschulsky, 1860, *Scaphomorphus* Motschulsky, 1860 (рис. 25) и некоторые другие.

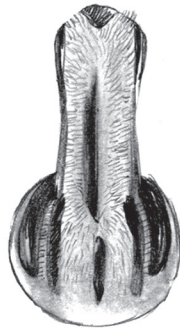
Дорсальная поверхность головотрубки. Эпистомальная часть головотрубки у большинства родов Cleonini симметричная, часто сильно двулопастная, выдается вперед, прикрывая основания мандибул. Эпистом не явственный, часто обособлен с боков более или менее глубокими бороздками. Отсутствие ограждающих боковых бороздок эпистома характерно для большинства родов Molytinae, триб Lixini и Rhinocyllini, а среди трибы Cleonini лишь для *Bothynoderes* (рис. 9), *Conorhynchus* (рис. 17), *Ephimeronotus*, *Isomerops* Reitter, 1913, *Leucochromus* Motschulsky, 1860, *Meneoleonus* Faust, 1904, *Pleurocleonus* (рис. 5), *Porocleonus* Motschulsky, 1860, *Pycnodactylus*, *Pseudotemnorrhinus*, *Scaphomorphus*, *Trichocleonus*. Большинство же родов трибы Cleonini имеют эпистом, ограниченный по сторонам бороздками, создающими дополнительную жесткость апикальной части головотрубки.

Особую группу составляют роды, у которых дорсальная сторона головотрубки обособлена от лба широким понижением или узкой поперечной бороздкой. В эту группу входят *Asinocleonus*, *Coniocleonus*, *Entymetopus*, *Zaslavskia*, *Stephanocleonus* (*Taeniocleonus*) Ter-Minassian, 1974, *St. (Eremocleonus)* Ter-Minassian, 1974, *Rhabdorrhynchus*, *Trichocleonus* и некоторые другие.

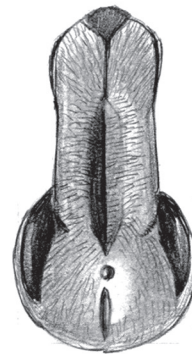
Дорсальная поверхность головотрубки большинства изученных родов имеет более или менее явственный медиальный киль. Наличие медиального килля, а также у некоторых родов и медиальных килей или иных выступающих поверхностей, мы объясняем необходимостью создания жесткой и прочной конструкции для расширения и углубления ямки в



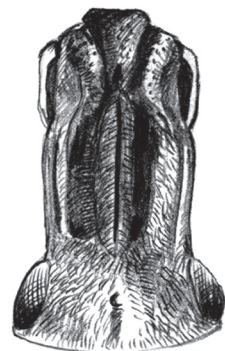
13



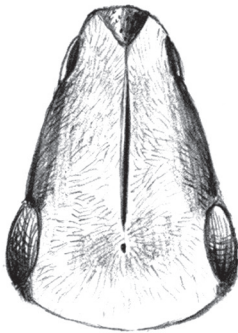
14



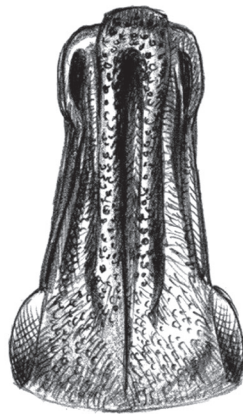
15



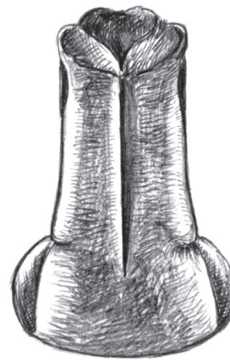
16



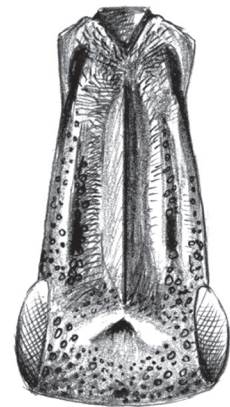
17



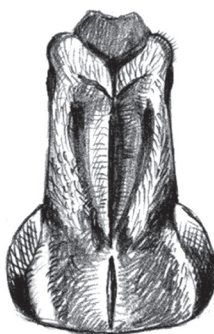
18



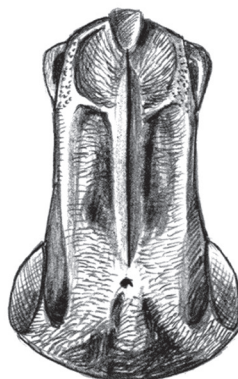
19



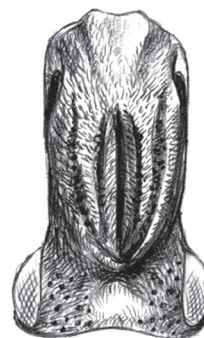
20



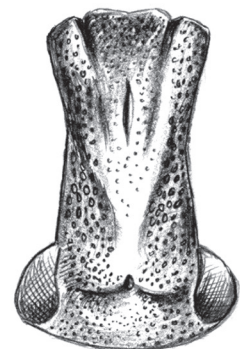
21



22



23



24

Рис. 13-24. Головогрудка, вид сверху.

Figs. 13-24. Rostrum, dorsal view.

13 – *Plagiographus riffensis* Fairmaire, 1884; 14 – *Pl. nigrosuturatus* (Goeze, 1777); 15 – *Coniocleonus hollbergi* (Fähræus, 1842); 16 – *Atactogaster zebra* (Chevrolat, 1873); 17 – *Conorhynchus conirostris* (Gebler, 1830); 18 – *Cleonis pigra* (Scopoli, 1763); 19 – *Zaslavskia colossus* Faust, 1904; 20 – *Stephanocleonus* (*Taeniocleonus*) *giganteus* Ter-Minasian, 1970; 21 – *Stephanocleonus* (*Eremocleonus*) *gobianus* Suvorov, 1912; 22 – *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761); 23 – *Priorhimus canus* (Wiedemann, 1823); 24 – *Asinocleonus taciturnus* (Faust, 1885).

наружной покровной, часто одревесневшей ткани корня.

Медиальный киль на дорсальной стороне может находиться на возвышенной треугольной поверхности, что дополнительно усиливает головоотрубку. Образование этой поверхности происходит, судя по всему, за счет хитинового материала дорсальной поверхности, который, смещаясь к средней линии выступающей поверхности, образует более или менее широкие бороздки или впадины, ограниченные с одной стороны возвышенной поверхностью, а с другой выступающими латеральными киями.

Лишь небольшое число родов не имеет кияля на дорсальной поверхности головоотрубки. Это большинство Molytinae, некоторые *Larinus* и *Lixus*, что обусловлено необходимостью откладки яиц в углубленные отверстия вглубь поверхностных тканей растений, для чего удобна головоотрубка с гладкими сторонами и округлая в сечении, без лишних дополнительных выпуклостей на поверхности, препятствующих процессу вгрызания. Из родов трибы Cleonini дорсальная поверхность без медиального кияля имеется у некоторых *Adosomus*, *Apleurus*, *Asinocleonus* (рис. 24), некоторых *Conorhynchus* (рис. 17), *Porocleonus*, *Scaphomorphus*, *Hemeurysternus*, *Lixopachus* Reitter, 1916 и некоторых *Xanthochelus* Chevrolat, 1873.

Некий средний вариант, когда на дорсальной поверхности имеется не 1, а 2 кияля, можно расценивать как возникновение продольной бороздки на медиальном киле, к примеру, у *Cleonis* (рис. 18), *Pleurocleonus* (рис. 5) и некоторых *Xanthochelus*, или как несколько приподнятые внешние стороны медиальной бороздки, без образования приподнятых килей (*Liocleonus*, *Mongolocleonus* и *Trichocleonus*).

Микротомирование головоотрубки в трансверсальной и фронтальной плоскостях показало, что большинство выпуклостей на поверхности головоотрубки соответствует числу вогнутостей и бороздок на внутренней стороне.

Вентральная поверхность головоотрубки по существу является отражением следствий метаморфоза дорсальной поверхности. Особый интерес представляют дистальные части усиковых бороздок, которые у большинства родов латеральные и не выходят на вентральную поверхность. Обособленную группу составляют роды, у которых дистальные части усиковых бороздок переходят на вентральную сторону головоотрубки и здесь сильно сближены, или, в крайнем случае, сливаются, отделяя головоотрубку от головной капсулы. У таких родов, как *Adosomus* (s. str.) (рис. 78), *Leucomigus* Motschulsky, 1860 (рис. 82), *Glebius* Arzanov, 2006 (рис. 74), *Leucophyes* (рис. 107) и ряда других усиковые бороздки на вентральной стороне головоотрубки соединяются и отграничивают субментум от головной капсулы. Небольшую группу формируют роды *Cosmogaster* Faust, 1904 (рис. 83), *Georginus* (рис. 85), *Mecaspis* (рис. 86), *Aplesilus* Reitter,

1913 (рис. 87), *Lixomorphus* (рис. 88) и другие, у которых дистальные части усиковых бороздок сильно сближены на вентральной стороне, сужая субментум до узкой перемычки.

У большинства родов вентральная поверхность головоотрубки более или менее плоская, что особо характерно для родов, откладывающих яйца глубоко в ткани растений. Ряд родов, таких, как *Asproparthenis* (рис. 73), *Pleurocleonus* (рис. 84), *Leucochromus* (рис. 106) и некоторых других, имеет выступающий субментум, у других он более или менее утоплен – *Aplesilus* (рис. 87), *Coniocleonus* (рис. 89), *Afghanocleonus* Ter-Minassian, 1976 (рис. 92). У некоторых по границе субментума имеются углубленные бороздки – *Xeradosomus* (рис. 80), *Cleonis* (рис. 81), *Stephanocleonus* (рис. 94-95), *Monolophus* Faust, 1904 (рис. 100) – или выступающие кили – *Stephanocleonus* (рис. 95), *Atactogaster* (рис. 109), *Neocleonus* Faust, 1904 (рис. 111) и некоторые другие.

Несомненный интерес представляют и, видимо, самостоятельного надродового таксона заслуживают роды *Atactogaster* (рис. 109), *Pycnodactylopsis* (рис. 110), *Neocleonus* (рис. 111), *Tetragonothorax* Chevrolat, 1873 (рис. 112), у которых нижний край глаза переходит на вентральную сторону головной капсулы.

Трофические связи для долгоносиков подсемейства Lixinae изучены пока недостаточно. Триба Rhinocyllini включает исключительно олигофагов сложноцветных. В трибе Lixini трофические связи родов шире. В нее входят олигофаги сложноцветных, маревых, крестоцветных и некоторые другие. При этом в пределах подрода *Eulixus* Reitter рода *Lixus* отмечается приуроченность к растениям неродственных семейств (зонтичных и маревых). В некоторой степени это наводит на мысль о сборном характере таких родов и о неразработанности системы. Кормовые связи жуков трибы Cleonini изучены недостаточно, что во многом объясняется скрытым образом жизни имагинальной и личиночной стадий и редким выходом жуков на поверхность почвы в поиске благоприятных условий при летней сухости воздуха. Кормовые растения достоверно известны лишь для серьезных вредителей сельскохозяйственных культур, главным образом сахарной свеклы и некоторых других, имагинальные стадии которых встречаются открыто на растениях. Распределение родов по кормовым растениям показало, что большая часть родов перераспределена между 2 порядками растений: Asterales – 11 родов и Caryophyllales – 16 родов, остальные порядки представлены несколькими родами олигофагов: Boraginales – 5 родов, Fabales – 3 рода, Tamaricales – 2, Capparales – 2, Plumgaginales – 1, Apiales – 1. Несомненно, что дальнейшие исследования внесут существенные дополнения в характер распределения олигофагов по группам кормовых растений, однако основными трофическими группами останутся сложноцветные и маревые. Оба эти порядка растений являются доминирующими в открытых ландшафтах различных биомов тропических

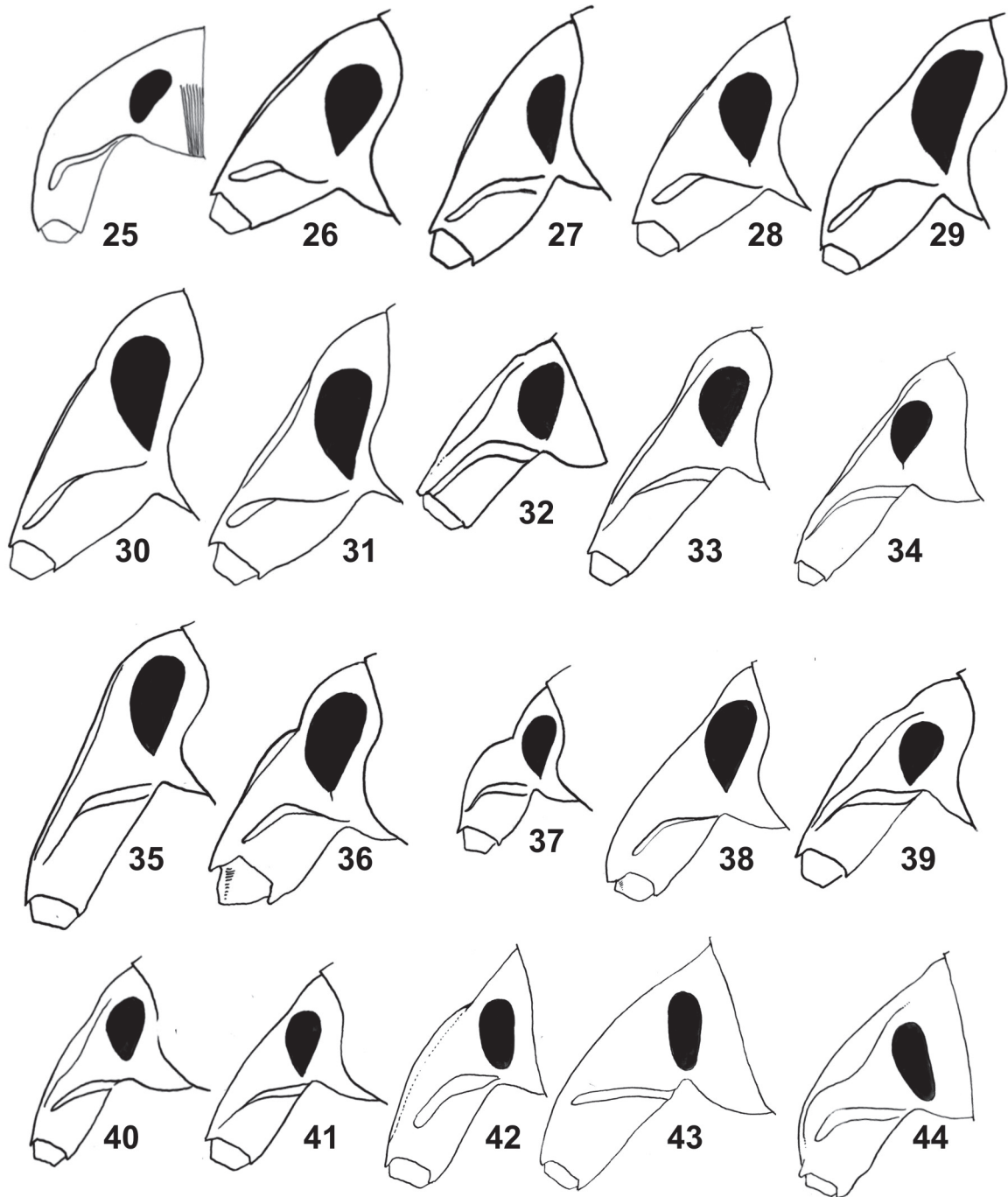


Рис. 25-44. Головогубка, вид сбоку.

Figs. 25-44. Rostrum, lateral view.

25 – *Scaphomorphus pallasii* (Faust, 1890); 26 – *Conorhynchus conirostris* (Gebler, 1830); 27 – *Pycnodactylus hololeucus* (Pallas, 1781); 28 – *Conorhynchus nigrivittis* (Pallas, 1781); 29 – *Pseudotemnorhynchus verecundus* (Faust, 1883); 30 – *Ps. nasutus* (Hochhuth, 1847); 31 – *Ps. oryx* (Reitter, 1897); 32 – *Bothynoderes declivis* (Olivier, 1807); 33 – *Asproparthenis carinatus* (Zoubkoff, 1829); 34 – *A. punctiventris* (Gebler, 1824); 35 – *A. steveni* (Faust, 1891); 36 – *Glebius confluens* (Fähræus, 1842); 37 – *Entymetopus lineolatus* Motschulsky, 1860; 38 – *Chromonotus vittatus* (Zoubkoff, 1829); 39 – *Chromosomus crispicollis* (Ballion, 1878); 40 – *Temnorhynchus strabus* (Gyllenhal, 1834); 41 – *Menecleonus anxius* (Gyllenhal, 1834); 42 – *Adosomus granulatus* (Mannerheim, 1825); 43 – *A. roridus* (Pallas, 1781); 44 – *Xeradosomus samsonovi* (Gebler, 1845).

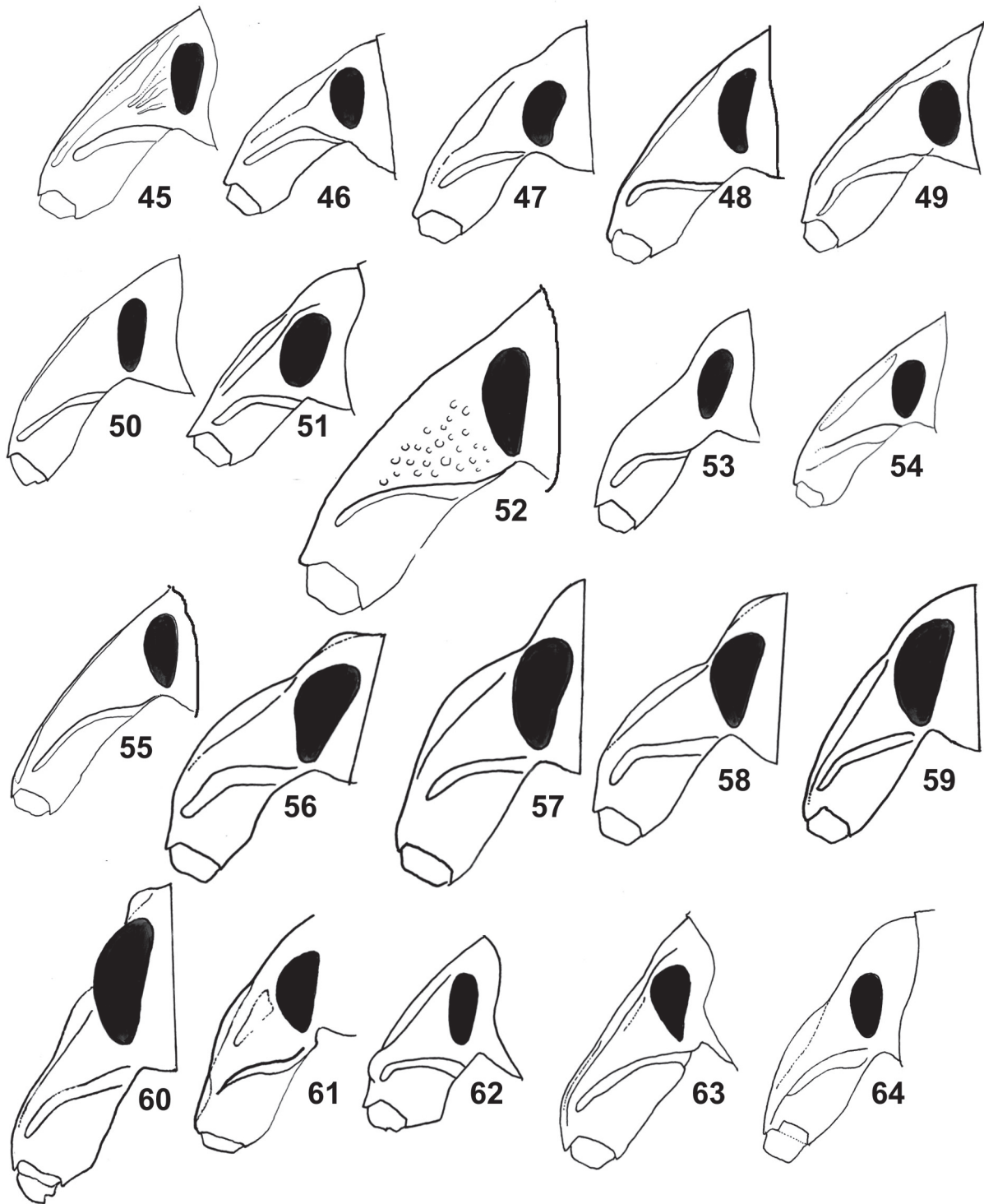


Рис. 45-64. Головогубка, вид сбоку.

Figs. 45-64. Rostrum, lateral view.

45 – *Xenomacrus glacialis* (Herbst, 1797); 46 – *Cyphocleonus dealbatus* (Glemin, 1790); 47 – *C. cenchrus* (Pallas, 1781); 48 – *Cosmogaster lateralis* (Gyllenhal, 1834); 49 – *Pseudocleonus cinereus* (Schrank, 1781); 50 – *Xanthochelus nomas* (Pallas, 1771); 51 – *Pleurocleonus sollicitus* (Gyllenhal, 1834); 52 – *Georginus bellus* Semenov et Lukjanovitsch, 1925; 53 – *Mecaspis alternans* (Herbst, 1795); 54 – *Trachydemus rugosus* (Lucas, 1849); 55 – *Lixomorplus algirus* (Linnaeus, 1758); 56 – *Coniocleonus hollbergi* (Fåhraeus, 1842); 57 – *C. schoenherri* (Gebler, 1830); 58 – *C. turbatus* (Fåhraeus, 1842); 59 – *Plagiographus nigrosuturatus* (Goeze, 1777); 60 – *Pl. ruffensis* Fairmaire, 1889; 61 – *Monolophus praeditus* (Faust, 1883); 62 – *Pachycerus segnis* (Germar, 1824); 63 – *Gonocleonus margarifer* (Lucas, 1844); 64 – *Terminassiana granosa* (Zoubkoff, 1833).

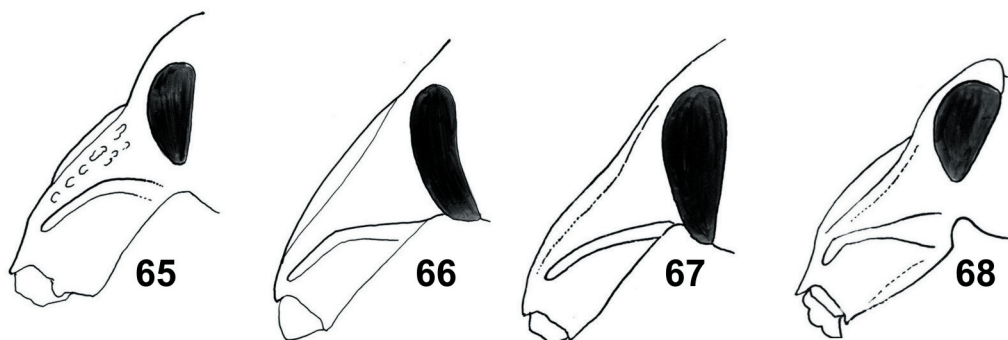


Рис. 65-68. Головотрубка, вид сбоку.

Figs. 65-68. Rostrum, lateral view.

65 – *Isomerops fausti* (Petri, 1908); 66 – *Pycnodactylopsis mitis* (Grstaecker, 1871); 67 – *Tetragonothorax senectus* (Fabricius, 1801); 68 – *Koenigius palaestinus* Heyden, 1899.

и субтропических областей и, несомненно, сыгравшими существенную роль в становлении трибы Cleonini.

Обсуждение

Головотрубка, как отмечено выше, является существенным органом для долгоносикообразных жуков. У большинства долгоносиков, развитие которых проходит на поверхности растения, а преимагинальные стадии в надземной его части, головотрубка используется для углубления отверстия в тканях растения и для проталкивания в глубь него яйца [Scherf, 1964; Кривошеева, 1975]. Это необходимо для того, чтобы отложенные яйца были удалены от наружных покровов растения, подвергающихся значительным воздействиям окружающей среды, и приближены к наиболее питательным тканям этой части растения. В связи с этим головотрубка достаточно длинная, при этом у самок ее апикальная часть от основания усиков до вершины обычно несколько конусовидно суженная и гладкая и значительно удлинена по сравнению с таковой у самцов. Кроме того, головотрубки у таких долгоносиков в сечении округленные и обычно дуговидно изогнутые.

У видов, развитие которых происходит на подземных частях растений, головотрубка, как правило, иного строения. Она обычно короткая, прямоугольная или трапециевидная в сечении, дорсальная сторона ее часто с латеральными и одним медиальным килем, иногда с медиальной бороздкой, ограниченной по сторонам выступающими киями. Вентральная сторона также неровная, с киями или бороздками. Головотрубка таких долгоносиков играет роль орудия, принимающего участие в прокладывании ходов в почве при закапывании и при внедрении в корень растения, при разрывании кукольного кокона и других функциях. Яйца такими долгоносиками откладываются под наружные покровы корня, не углублены к центру, так как питательные ткани в корнях сосредоточены на периферии и нет необходимости глубоко внедрять яйца, к тому же почва достаточно хорошо защищает

преимагинальные стадии от воздействия внешней среды. Личинки родов этой группы развиваются в наружных частях корня и стебля вблизи корневой шейки растения. Короткие ходы в виде неглубоких бороздок идут как вдоль, так и поперек корней, часто опоясывая последние. Сверху ходы прикрыты плотно сцементированными комочками субстрата или кровлеобразно прикрыты снаружи как бы плотным панцирем, образованным застывшими студенистыми выделениями личинки, в который снаружи вкраплены частички субстрата. У некоторых видов (*Bothynoderes declivis* Ol.) развитие проходит внутри сформированного растением галла.

Выработка особой стратегии выживания, такой, как развитие в галлах на растениях, постройка сцементированных колыбелек, быстрое развитие личинок, заканчивающееся в короткий период вегетации растений, позволила некоторым довольно крупным видам долгоносиков успешно завершать свое развитие в экстремальных условиях пустынных районов.

Первоначально головотрубка долгоносиков Lixinae была округленной в сечении с тонким слабо выступающим медиальным килем. Такая головотрубка была приспособлена к сверлению отверстия для откладки яиц на достаточную глубину, чтобы, с одной стороны, погрузить яйца максимально глубоко в стабильную внутреннюю среду растения, с другой стороны, приблизить их к более питательным внутренним слоям стебля. При этом головотрубка должна быть достаточно длинной, более или менее изогнутой для создания рычажного механизма, облегчающего внедрение ее вовнутрь, и апикальная часть ее должна быть гладкой и несколько заостренной к вершине. Такое строение головотрубки характерно для многих родов трибы Lixini.

Развитие на головотрубке медиального кия, уплощение ее дорсальной стороны или образование на ней седловидного вдавления появляется у жуков (*Larinus* и триба Rhinocyllini), которые для откладки яиц в соцветия сложноцветных должны сверлить

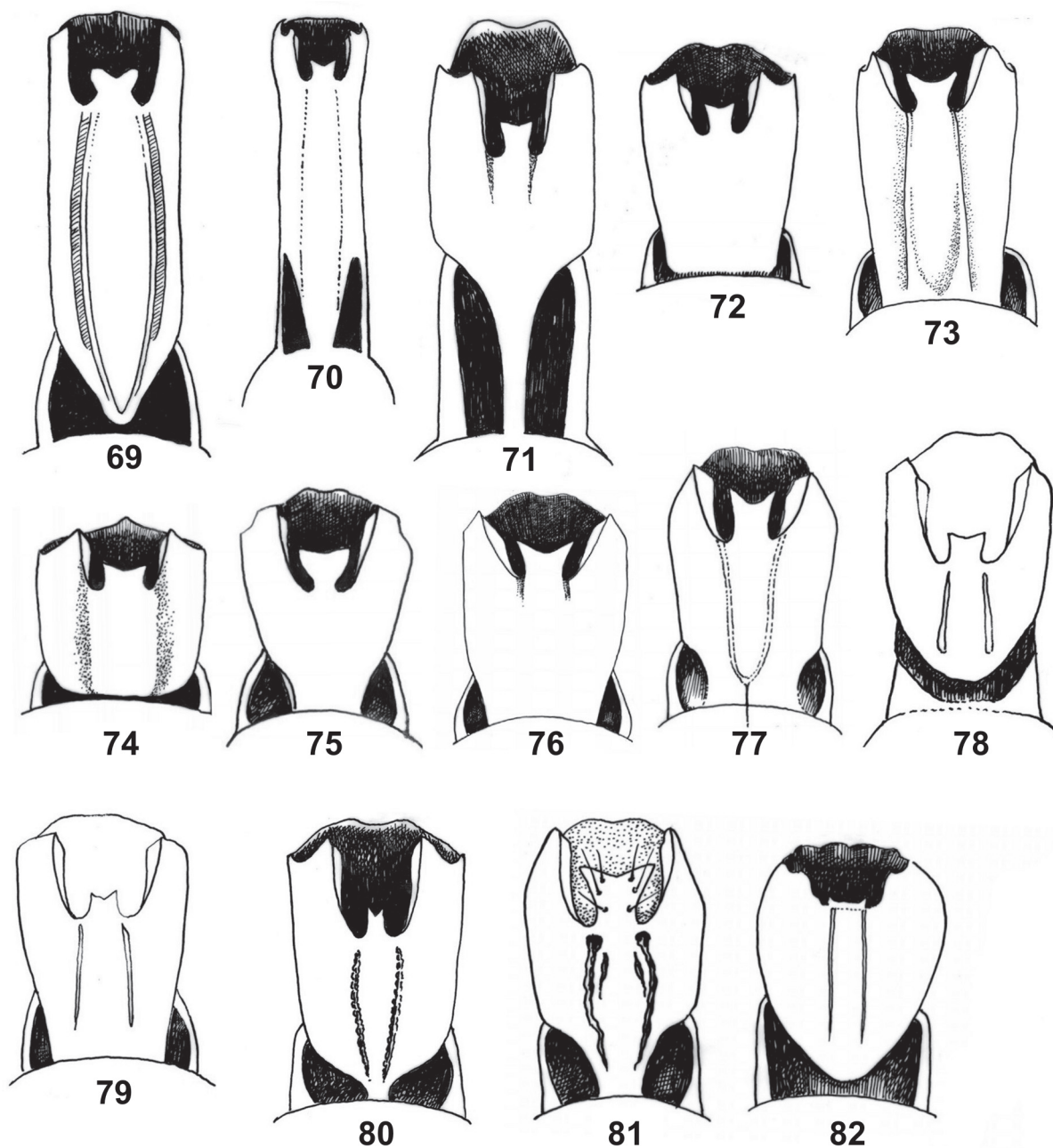


Рис. 69-82. Головотрубка, вид снизу.

Figs 69-82. Rostrum, ventral view.

69-82. *Larinus inaequalicollis* Capiomont, 1874; 70 - *L. centaureae* Olivier, 1807; 71 - *Scaphomorphus pallasi*; 72 - *Bothynoderes declivis*; 73 - *Asproparthenis carinatus*; 74 - *Glebius confluens*; 75 - *Chromonotus vittatus*; 76 - *Chromosomus fischeri* (Fähræus, 1842); 77 - *Meneleonus lagopus* (Fähræus, 1842); 78 - *Adosomus roridus*; 79 - *A. granulatus*; 80 - *Xeradosomus samsonovi*; 81 - *Cleonis pigra*; 82 - *Leucomigus candidates*.

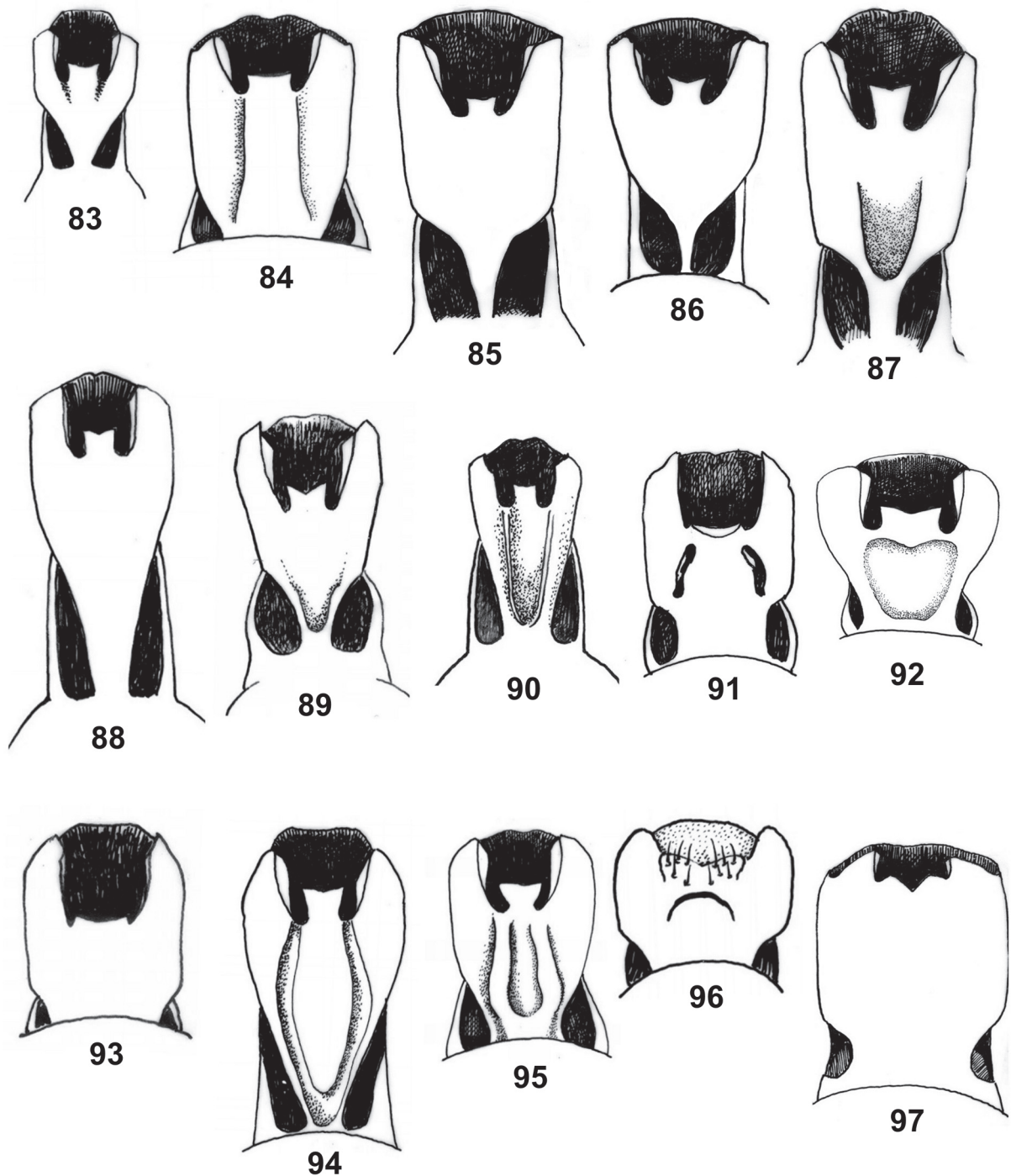


Рис. 83-97. Головотрубка, вид снизу.

Figs. 83-97. Rostrum, ventral view.

83 – *Cosmogaster lateralis*; 84 – *Pleurocleonus sollicitus*; 85 – *Georginus bellus*; 86 – *Mecaspis alternans*; 87 – *Aplesilus ruginodis*; 88 – *Lixomorphus algirus*; 89 – *Coniocleonus schoenherri*; 90 – *Plagiographus nigrosuturatus*; 91 – *Microcleonus panderi*; 92 – *Afghanocleonus haarloevi*; 93 – *Mongolocleonus gobiensis*; 94 – *Stephanocleonus (Sanzia) tetragrammus*; 95 – *St. (s.str.) paradoxus*; 96 – *Pachycerus desertorum*; 97 – *Rhabdorrhynchus seriegranosus* Chevrolat, 1873.

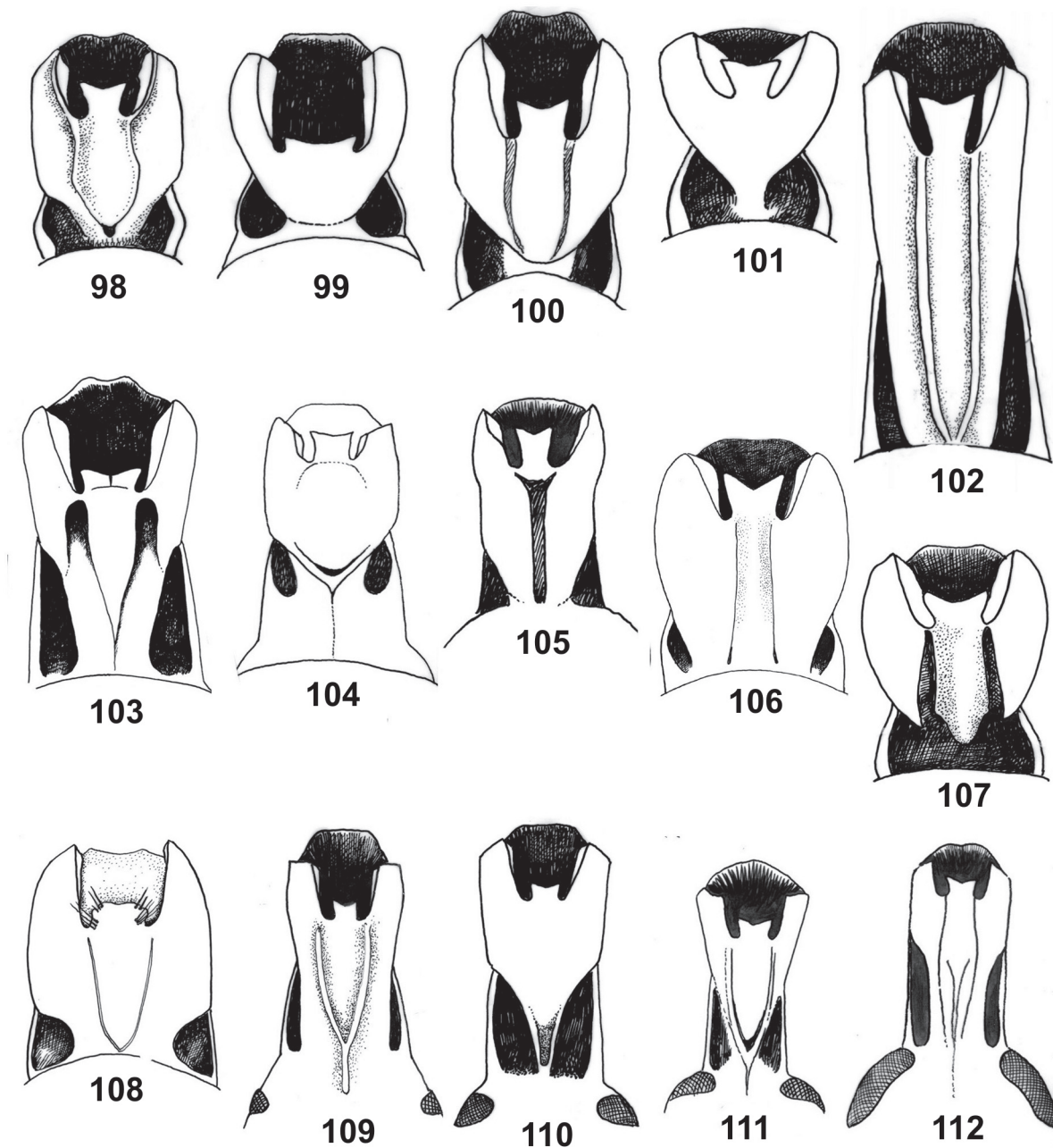


Рис. 98-112. Головогрубка, вид снизу.

Figs. 98-112. Rostrum, ventral view.

98 – *Eumecops kittaryi*; 99 – *Porocleonus candidus*; 100 – *Monolophus praeditus*; 101 – *Trichocleonus leucophyllus*; 102 – *Ammocleonus aschabadensis*; 103 – *Surchania sijazovi*; 104 – *Terminassiana granulose*; 105 – *Isomerops fausti*; 106 – *Leucochromus imperialis*; 107 – *Leucophyes pedestris*; 108 – *Liocleonus clathratus*; 109 – *Atactogaster zebra*; 110 – *Pycnodactylopsis mitis*; 111 – *Neocleonus sannio*; 112 – *Tetragonothorax senectus*.

отверстия в более плотной, чем стебель, ткани соцветия или непосредственно внедряться в семя.

Относительно короткие и мощные головотрубки большинства Cleonini предназначены для грубой работы по сверлению одревенелой внешней части корня, при этом глубина отверстия не существенна для откладки яйца. Однако было отмечено, что у родов, развитие которых проходит в аридном климате и их яйцевые камеры должны быть на достаточной глубине, головотрубки прямые и длинные (к примеру, *Attocleonus*).

Таким образом, плезиоморфной следует рассматривать головотрубку округлую в поперечном сечении и лишенную на дорсальной стороне выступов или впадин. При увеличении механической нагрузки на головотрубку она сжимается с боков, принимая в сечении яйцевидную форму с наиболее узкой дорсальной стороной. Повышенные нагрузки на дорсальную сторону, распределяясь вдоль осевой линии, приводят к ее сжатию и формированию медиального кия, а действия нагрузки к периферии формируют латеральные валики головотрубки и седловидное вдавление.

Короткая головотрубка Cleonini в условиях повышенных нагрузок, определяемых степенью одревеснения коры корня, претерпевает аналогичные преобразования от более или менее округлой в сечении, с узким, слабо выступающим килем до системы килей дорсальной стороны (медиальный, латеральные, возвышенная срединная выпуклость, ограниченная глубокими продольными бороздками).

Благодарности

Считаю своим приятным долгом поблагодарить Г.С. Медведева и Б.А. Коротяева, благодаря любезности которых мне представилась возможность работать с богатейшими коллекциями Зоологического

института РАН (Санкт-Петербург). Я также благодарен своим друзьям и коллегам, предоставившим в мое распоряжение свои интересные материалы – В.Ю. Савицкому (МГУ, Москва), М.Л. Данилевскому (ИЭМЖ, Москва), К.В. Макарову (МГПУ, Москва), Г.Э. Давидьяну (ВИЗР, Пушкин), Р.В. Филимонову (Санкт-Петербург), А.М. Шаповалову (Оренбург), А. Зотову (УГУ, Ульяновск), Д.Г. Касаткину, М.В. Набоженко, П.П. Ивлиеву (Ростов-на-Дону), А.В. Анищенко (Мадрид, Испания), Л. Фридману (Тель-Авивский университет, Израиль).

Литература

- Кривошеева Н.П. 1975. К биологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae), развивающихся на пескоукрепляющих растениях Туркмении // Энтомолог. обзор. Т. 54. Вып. 1. С. 117-126.
- Тер-Минасян М.Е. 1963. О филогенетических связях жуков подсемейства Cleoninae в семействе Curculionidae (Coleoptera) // Энтомолог. обзор. Т. 42. Вып. 4. С. 782-792.
- Тер-Минасян М.Е. 1967. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Цветожилы и стеблееды (триба Lixini) // Определители по фауне СССР. Л.: Наука. Т. 95. 144 с.
- Тер-Минасян М.Е. 1988. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Корневые долгоносики (триба Cleonini) // Определители по фауне СССР. Л.: Наука. Вып. 155. 234 с.
- Aslam N.A. 1963. On the genera of indo-pakistan Cleoninae and Hylobiinae (Coleoptera: Curculionidae) // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Entomology. Vol. 13. № 3. P. 47-66.
- Chevrolat L.A.A. 1873. Mémoire sur les Cléonides // Mémoire de la Société Royale des Sciences de Liège. Ser. 2. Vol. 5. P. 1-118.
- Faust J. 1904. Revision der Gruppe Cléonides vrais // Dtsch. entomol. Z. N. 1. S. 177-284.
- Lyal C.H.C. 1992. The ventral structures of the weevil head (Coleoptera: Curculionidae) // Memoirs of the Entomological Society of Washington. Vol. 14. P. 35-51.
- Motschulsky V. 1860. Coléoptères rapportés en 1859 par M. Sévertsev des Steppes méridionales des Kirghises et énumérés par V. de Motschulsky // Bulletin Physico-Mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg. T. 2. N 8. P. 513-544.
- Scherf H. 1964. Die Entwicklungsstadien der mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie) // Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt am Main. Bd. 506. S. 1-335.
- Schoenherr C. J. 1826. Curculionidum dispositio methodica cum generum characteribus atque observationibus variis seu Prodromus ad Synonymiae Insectorum. Lipsiae. Freischer. Part IV. X+338 pp.