

## Внутренний мешок эдеагуса жуков-дровосеков (Coleoptera: Cerambycidae): морфология, номенклатура структур, таксономическое значение

## The internal sac of aedeagus of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae): morphology, nomenclature of structures, taxonomic significance

Д.Г. Касаткин  
D.G. Kasatkin

Пограничная госинспекция по карантину растений по Ростовской области, ул. 20-я линия 43/16, Ростов-на-Дону 344037 Россия. Домашний адрес: ул. Мечникова, 71, кв. 28, Ростов-на-Дону 344018 Россия.  
Frontier state inspection on quarantine of plants in Rostov Region, 20-ya line str. 43/16, Rostov-on-Don 344037 Russia. Home: Mechnikov str., 71d, ap. 28, Rostov-on-Don 344018, Russia. E-mail: kassatkind@mail.ru

**Ключевые слова.** Cerambycidae, эндофаллус, терминология, строение, таксономическое значение.

**Key words.** Cerambycidae, endophallus, terminology, structure, taxonomic significance.

**Резюме.** В работе проанализировано строение внутреннего мешка эдеагуса жуков-дровосеков на материале из более чем 100 родов, относящихся к 8 подсемействам, а также отдельных представителей Vesperidae и Distenidae. Дана историческая справка по данному вопросу. Описаны различные методы изготовления сухих препаратов вывернутого эндофаллуса Cerambycidae. Описано строение фалломеров и наиболее распространенных структур. Рассмотрено их распределение по таксонам, предложена терминология, их обозначающая. Приведены наиболее характерные черты строения эндофаллусов изученных подсемейств.

**Abstract.** Until recently, the internal sac of the aedeagus (endophallus) of the beetle family Cerambycidae remained practically not investigated. To a large degree such situation is connected with the long term absence of techniques for making dry volumetric preparations for the everted internal sac, which would be adapted to the specific needs of the taxonomic investigation of the family. Such technique has been described only recently and is considered in details in this work.

Representatives from 8 subfamilies (more than 100 genera) of Cerambycidae and some species of the families Distenidae and Vesperidae have been investigated. On the basis of the investigated material, the general plan of the structure of endophallus of longhorned beetles is established and the respective nomenclature for its main structures is given.

The endophallus is divided into three anatomical parts (phallomeres): basal, medial, and apical. Limits of the phallomeres are established based on structures homologous at the majority of representatives of the family, and thus considered as markers.

Prominent membranous structures of the endophallus are designated according to their position concerning the main axis of the latter, namely they are designated as ventral, dorsal, and lateral. The following types of convex membranous structures are distinguished: chambers, tubercles, swellings, blades and appendix. Among sclerites

the following structures are distinguished: plates, spines, spicules, riffling and flagellum. In addition to the listed structures, membranous structures and sclerites which are less common, i.e. specific to particular smaller group can be encountered. The system of designations of such structures may be also more specific.

Morphology of the phallomeres and the most common structures is described. Their distribution across taxa is considered. Special attention is given to BLV sclerites characteristic to the majority of representatives of the family and always (with rare exception) having the same morphological plan.

The most typical morphological features of endophallus are provided for the studied subfamilies.

### Введение

Признаки полового аппарата самцов жуков-дровосеков (Cerambycidae) часто используются в систематике семейства. Для многих авторов применение таких признаков, как форма пениса, тегмена и парамер в таксономических целях является правилом. В то же время внутренний мешок эдеагуса (эндофаллус) применяется с подобной целью весьма ограниченно, хотя в систематике других семейств, например, Carabidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae и Bruchidae [Kingsolver, 1970; Ishikawa, 1973; D`Hotman, Scholtz, 1990; Mann, Crowson, 1996], признаки эндофаллуса очень популярны при исследованиях.

В систематике жуков-дровосеков признаки внутреннего мешка эдеагуса практически не использовались. Однако сказать, что эта структура игнорировалась совершенно, тоже нельзя. В различных работах сравнительно-анатомического характера, посвященных половому аппарату самцов, эндофаллус был неоднократно описан, отмечены наиболее заметные (обычно склеротизованные) структуры, его длина относительно эдеагуса, микроскульптура и так далее. Кроме классических работ [Verhoeff, 1898; Sharp, Muir, 1912; Lindrot, Palmén in Tuxen, 1970], следует упомянуть

публикации Эхара [Ehara, 1954], Зия [Zia, 1936], Кубоки [Kuboki, 1981]. Особенно выделяется первая работа [Ehara, 1954], посвященная сравнительной анатомии гениталий самцов жуков-дровосеков. В ней рассмотрено строение эдеагусов 101 вида Cerambycidae, выделены признаки для подсемейств, обсуждены вопросы терминологии, дано большое количество рисунков. Но все эти работы описывали невывернутый эндофаллус, и поэтому информация о его строении, полученная таким образом, очень ограничена.

Некоторые авторы упоминали признаки внутреннего мешка при описании новых таксонов. Чаще всего использовались препараты невывернутого эндофаллуса в глицерине [Holzschuh, 1975, 1993, 1996; Pershing, 1985; Sama, 1988, 1995a, 1995b и др.]. При таком подходе использоваться могли лишь признаки склеротизованных структур, видимых на просвет. Даже в том случае, когда рассматривался вывернутый эндофаллус [Данилевский, 1988a, 1988b; Данилевский, Джавелидзе, 1990; Sama, 1995], его форма не могла использоваться как признак (скорее всего, эти эндофаллусы были вывернуты при копуляции), поскольку речь шла снова о плоских препаратах.

Широкое применение признаков эндофаллуса в систематике некоторых семейств и столь же ограниченное их использование в систематике Cerambycidae, конечно, в первую очередь связано с развитием методик изготовления сухих объемных препаратов внутреннего мешка. Подобные методики для разных групп жуков были неоднократно описаны [Павловский, 1949; Skelley, 1993; Berlov, 1992; Шиленков, 1996 и др.]. Для изготовления препаратов разрабатывалась даже специальная (довольно дорогостоящая) аппаратура [Matthews, 1998]. В основном этот технический метод был направлен на препарирование гениталий Lepidoptera, но в упомянутой публикации приведены и изображения эндофаллусов жуков, в том числе Cerambycidae, вывернутых таким образом. Но все препараты внутреннего мешка усачей, полученных аппаратом vesica everter (или phalloblaster) изучались не в объеме, и были очевидно повреждены (что иногда хорошо заметно на фотографиях). В противном случае сложно объяснить, почему авторы удовлетворились изучением только вооружения, хотя на примере других групп жесткокрылых давно известно, какие результаты дает объемный препарат.

Не последней причиной ограниченного применения структур эндофаллуса в систематике жуков-дровосеков является само строение эдеагуса Cerambycidae, обуславливающее значительные проблемы, возникающие при изготовлении препарата вывернутого внутреннего мешка. У жуков-усачей внутренний мешок значительно длиннее пениса, в связи с чем он не помещен целиком в его трубке, а располагается между аподемами, и, кроме того, часто развита его сильная склеротизация.

Методика, адаптированная для Cerambycidae, была описана лишь недавно [Рубенян, 2002]. Несмотря на достаточно большую трудоемкость и значительное время, требуемое на их освоение, подобные методики оправдывают эти затраты, поскольку при их использовании становятся доступны для изучения структуры, несущие важные признаки.

Недоступность изготовления объемных препаратов эндофаллуса жуков-дровосеков в течение долгого времени имело следствием почти полное отсутствие знаний о его строении. Другим следствием явилось отсутствие единой терминологии, обозначающей основные структуры эндофаллуса, и имелись только названия, которые давались каждым автором произвольно. Лишь для некоторых структур использовались термины, заимствованные из труда Эхара [Ehara, 1954]. Причем внимание уделялось только структурам, непосредственно используемым для той или иной таксономической задачи, а все прочие элементы игнорировались и иногда даже отсутствовали на рисунках. Обозначение одной и той же структуры у разных авторов обычно отличалось. Даже понятиями внутреннего мешка и эндофаллус могли обозначаться разные структуры [Raske, 1972]. Отсутствие номенклатуры выпуклых мембранных элементов эндофаллуса Cerambycidae вполне понятно, так как они не изучались и не могли быть изучены, но аналогичная ситуация обстоит и со склеротизованными частями внутреннего мешка. Несмотря на то, что из всех признаков эндофаллуса чаще всего использовались именно склериты, их обозначения имеют очень пространственный характер. Склериты эндофаллуса обозначались обобщенно как "armature of internal sac" либо как "chitinous armature". В лучшем случае добавлялось указание на топологию данного склерита – базальный или апикальный.

В последнее время в направлении изучения эндофаллуса жуков-дровосеков и его таксономического применения наметился определенный прогресс. Примером могут служить работы, посвященные решению различных таксономических задач, для которых привлекались признаки внутреннего мешка [Wu, Chiang, 1989; Wu, 1998; Wu, Shi, 1999; Wang, 1998; Calder, 2000; Lingafelter et Hobebe, 2002; Anichtchenko, Verdugo, 2004; Schnitzler, Wang, 2005; Lu, Wang, 2005]. В некоторых из этих публикаций применяется разделение внутреннего мешка на условные «сегменты» и рассматривается их микроскульптура (иногда на основе типа микроскульптуры, покрывающей данный участок, и производилось выделение сегментов), склеритное вооружение. Следует отметить, что это первые известные нам серьезные попытки разделения эндофаллуса жуков-дровосеков на анатомические фрагменты. В ревизии рода *Anoplophora* Норе, 1839 [Lingafelter et Hobebe, 2002] авторами выделяется даже морфотипы эндофаллуса. Но форма эндофаллуса (выпуклые мембранные структуры) опять-таки не изучалась, поскольку авторами использовались просветленные плоские препараты нераздутых внутренних мешков. Кроме того, выделенные «сегменты» не могут использоваться в объеме семейства, так как они были установлены на довольно ограниченном материале. Строение эндофаллуса (на основе объемных сухих препаратов), как основной признак для решения таксономических задач на макроуровне, было впервые применено на примере ревизий таксономической структуры рода *Plagionotus* Mulsant, 1842 [Касаткин, 2005] и трибы Dorcadionini [Danilevsky et al., 2005]. В этих работах наглядно была продемонстрирована значимость структур внутреннего мешка для макросистематики Cerambycidae.

## Материалы и методы

Материалом для работы послужили представители более чем 100 родов из 8 подсемейств Cerambycidae, а также отдельные представители Vesperidae и Distenidae. В основе работы лежало изучение сухого препарата вывернутого, максимально раздутого эндофаллуса, а также использовались плоские препараты вывернутых внутренних мешков в глицерине. Последние лучше всего подходят для более подробного изучения микрокультуры и мелких склеритов эндофаллуса.

Для изготовления сухих препаратов вывернутого и раздутого эндофаллуса предпочтительно использовать не очень старый материал, желателен умерщвленный этилацетатом. На первом этапе у размягченных жуков извлекался эдеагус, затем проводилось его кипячение в растворе КОН (7-10 %) в течение 2-5 минут для удаления жировых и мышечных тканей. У старых экземпляров эдеагус выдерживался в 10-15 % растворе щелочи несколько суток и лишь после этого подвергался кипячению в щелочи, а при необходимости и в воде. Очищенный таким образом от мягких тканей эдеагус промывался в теплой воде. Затем отделялся тегмен с параметрами и расправлялся внутренний мешок.

Второй этап заключается в выворачивании эндофаллуса наружу через дистальное отверстие пениса. Для выворачивания внутреннего мешка нами применялось два способа. Первый способ близок к методике, описанной Шиленковым [1996], а второй был описан Рубеняном [2002]. Нет необходимости заново подробно описывать уже опубликованные методы, потому мы остановимся на отдельных моментах рекомендательного характера, позволяющих успешнее использовать упомянутые выше методы.

Проталкивание эндофаллуса внутрь трубки пениса лучше осуществлять стеклянным капилляром или обточенной головкой энтомологической булавки. Выворачивание внутреннего мешка давлением воды применялось в том случае, когда особенности строения эндофаллуса и эдеагуса не позволяли прибегнуть к помощи капилляра. При изготовлении препаратов подобным способом следует соблюдать осторожность, так как избыточное давление воды может повредить эндофаллус.

Второй способ, использовавшийся нами чаще всего, наиболее применим для Cerambycidae, имеющих слабо вооруженный или очень длинный внутренний мешок, слабо склеротизованный пенис. В этом случае вершина мешка вворачивалась внутрь посредством обточенной головки энтомологической булавки или запаянным на конце стеклянным капилляром. При выборе каркасного носителя следует исходить из наименьшего диаметра эндофаллуса и диаметра остального отверстия пениса. Затем внешняя сторона мешка натягивалась на иглу (капилляр), и эндофаллус выворачивался наружу. При проталкивании мешка через трубку пениса следует быть особенно осторожным, чтобы не повредить его об склериты. Данный метод с успехом можно применять при изготовлении препаратов эндофаллусов Dorcadionini, Monochamini, Lamiini, Saperdini, некоторых Lepturini, большинства Prioninae. При выталкивании эндофаллусов Saperdini и Phytoeciini можно использовать как направляющие

апикальные спикулы, подталкивая их капилляром. В процессе длительного препарирования мешок иногда необходимо смачивать водой для лучшего расправления и избежания повреждений пересохших участков.

Эдеагус с вывернутым мешком, надевается на иглу шприца и надувается воздухом. Время высушивания зависит в первую очередь от размеров эндофаллуса. Для поддержания его формы во время сушки следует использовать микрокомпрессор или шприц большого объема. Существует практика заполнения вывернутого эндофаллуса полужидким наполнителем, затвердевающим на воздухе [Berlov, 1992]. Это позволяет получить более прочный препарат. Но при этом становятся недоступными для изучения склериты, частично погруженные внутрь эндофаллуса. Кроме того, при наличии повреждений наполнитель вытекает через отверстия, и приготовление качественного препарата становится почти невозможным. Еще одним недостатком является то, что высыхающий наполнитель дает небольшое оседание, что приводит к деформации внутреннего мешка. Некоторое проседание крупных камер и бугров может наблюдаться и у препаратов, высушенных воздухом, но их можно восстановить, в отличие от препаратов с наполнителем.

При использовании любой из вышеописанных методик необходимо учитывать значение практического навыка, позволяющего значительно снизить процент поврежденных внутренних мешков. Эндофаллусы с незначительными повреждениями можно заклеить водопроочным клеем, если повреждение сильное, то часть внутреннего мешка все равно можно использовать, перевязав его ниже повреждения капроновой нитью.

## Строение эндофаллуса Cerambycidae и номенклатура его структур

Внутренний мешок Cerambycidae представляет собой довольно длинную мембранозную трубчатую структуру (иногда превышающую длину трубки пениса в 2-3 и более раз, а у *Aegosoma* Serville, 1832 – в 18 раз) с различными камерами, выступами, буграми, складками, склеритами и полями элементов микрокультуры. Мембрана эндофаллуса наиболее толстая в базальной части, более тонкая – в апикальной части. Наряду с сильно дифференцированными формами встречается упрощенное строение эндофаллуса, вплоть до полного исчезновения склеритов и выпуклых мембранных структур.

Характерное сочетание элементов склеротизации и выпуклых мембранных структур эндофаллуса позволяет нам выделить в нем 3 части (фалломера): базальную, медиальную и апикальную. Границы фалломеров устанавливаются по структурам-маркерам. За таковые принимаются структуры, присутствующие у большинства представителей группы. В ряде случаев установление границ частей внутреннего мешка проблематично или даже невозможно. Наиболее часто такая ситуация встречается при разделении апикального и медиального фалломеров, которые иногда сливаются в единую структуру или имеют размытые границы. В таких случаях проблема разрешается при изучении максимального количества видов данной группы и выделении каких-либо маркерных элементов.

Применяемая в данной работе номенклатура структур эндифаллуса незначительно отличается от использованной нами ранее [Касаткин, 2002, 2003, 2005].

Наличие большого количества общих и сходных внешне структурных элементов эндифаллуса жуков-дровосеков позволяет создать генеральную схему внутреннего мешка Cerambycidae (рис. 1 а, b; 2 а, b, с). Несмотря на кажущуюся громоздкость, для характеристики внутреннего мешка эдеагуса в объеме семейства она более удобна, чем частное обозначение конкретных структур (вполне пригодное для уникальных образований), некоторые из которых могут носить индивидуальный характер уже на уровне триб и групп родов. Использованная ранее альтернативная терминология [Danilevsky et al., 2005], несмотря на различие в наименовании отдельных структур, укладывается в схему, используемую в данной работе (часть терминов, используемых в настоящей работе, позаимствована оттуда). Выпуклые мембранные структуры эндифаллуса обозначаются в соответствии с их положением относительно его главной оси – вентральное, дорсальное, латеральное. При наличии нескольких однотипных структур в конкретной части внутреннего мешка они нумеруются в порядке убывания от проксимального конца этой части. Подобный подход можно применять также при обозначении склеритов и полей микроскульптурных элементов. Мы используем следующие обозначения основных выпуклых мембранных структур эндифаллуса жуков-дровосеков (рис. 1 а, b; 2 а, b, с): 1) камеры – различной

формы и размеров резервуары, более или менее четко отделенные друг от друга и располагающиеся вдоль главной оси эндифаллуса; 2) бугры – выпуклые образования, находящиеся перпендикулярно главной оси эндифаллуса, либо имеющие изгиб; 3) выступы – выпуклые образования находящиеся параллельно главной оси эндифаллуса; 4) лопасти – сильно вытянутые и часто уплощенные бугры; 5) аппендикс – длинный вырост в апикальной части. Среди склеритных образований (рис. 11-15, 18, 20) мы различаем: 1) пластинки – как правило, не длинные, различной формы и размеров уплощенные склериты, большей площадью находящиеся на мембране эндифаллуса; 2) шипы – прямые или изогнутые, заостренные к вершине, склериты, выступающие над поверхностью эндифаллуса; 3) спикулы – длинные, часто заостренные на одном конце, склериты апикальной части; 4) ребра – килевидно возвышающиеся склериты. (Ребра, шипы и их производные могут располагаться на пластинчатом основании, иногда общем для нескольких склеритов); 5) флагеллум – длинный бичевидный склерит, часто усеянный микрошипами (характерен в основном для Lepturinae). Кроме упомянутых выше, встречаются также мембранные и склеритные структуры, носящие частный характер и не встречающиеся за пределами группы (обычно небольшой). Обозначение таких структур может носить столь же частный характер.

Обозначения структур внутреннего мешка, встречающиеся на рисунках:

Базальный фалломер – basal phallosome (BPH)

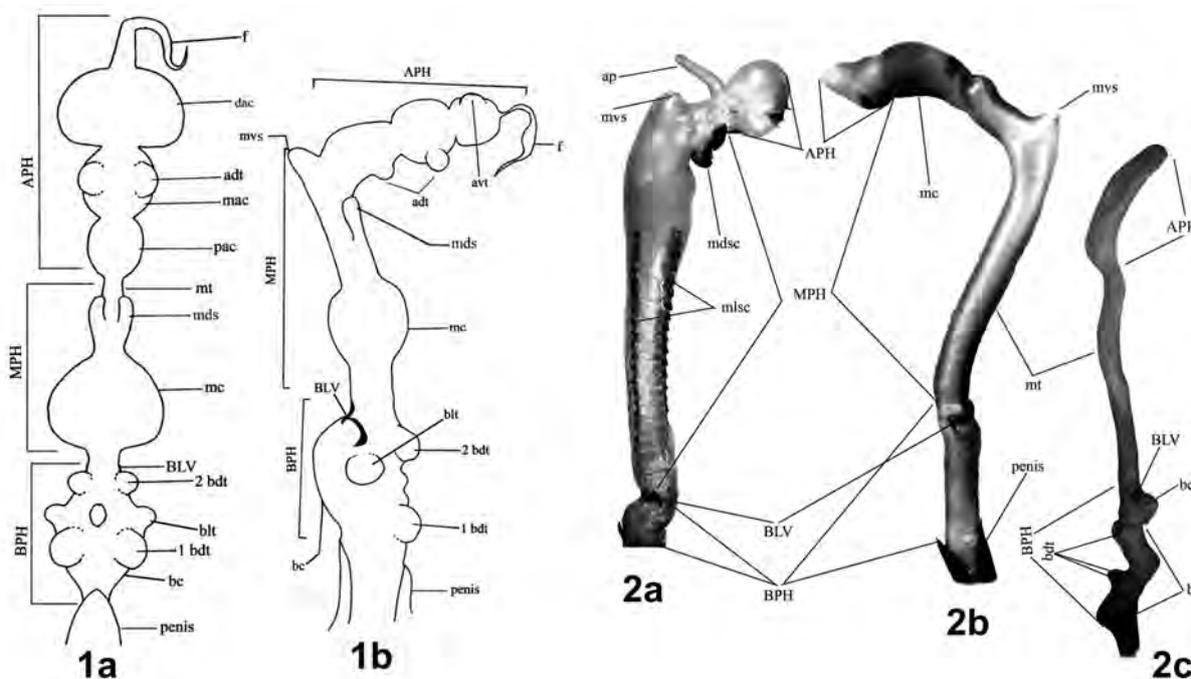


Рис. 1-2. Строение внутреннего мешка эдеагуса Cerambycidae.

1 – генеральная схема эндифаллуса жуков-усачей: а – вид сверху; б – вид сбоку.

2 – основные структуры эндифаллуса жуков-усачей: а – *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758); б – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836; в – *Xylosteus bartoni* Obenberger et Maran, 1933.

Fig. 1-2. Morphology internal sac of aedeagus of Cerambycidae.

1 – general scheme of internal sac of Cerambycidae: a – dorsal view; b – lateral view.

2 – basic structures of endophallus of longhorned beetles: а – *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758); б – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836; в – *Xylosteus bartoni* Obenberger et Maran, 1933.

Базидорсальные пластинки – basal-dorsal plate (bdp)  
 Базидорсальные бугры – basal-dorsal tubercles (bdt)  
 Базивентральный выступ – basal-ventral swelling (bvs)  
 Базилатеральные бугры – basal-lateral tubercles (blt)  
 Базилатеральные склериты – basal-lateral sclerites (blsc)  
 Базальные лопасти – basal blades (bb)  
 Базальная трубка – basal tube (bt)  
 Базальная камера – basal chamber (bc)  
 Базальная мозоль – basal callosity  
 Базо-латеро-вентральные склериты (БЛВ) – basal-lateral-ventral sclerites (BLV)  
 Латеральная дуга БЛВ склерита – lateral arc of BLV-sclerite (laBLV)  
 Вентральная дуга БЛВ склерита – ventral arc of BLV-sclerite (vaBLV)  
 Медиальный фалломер – medial phalloger (MPH)  
 Медиальная трубка – medial tube (mt)  
 Медиально-вентральные выступы – medial-ventral swelling (mvs)  
 Медиально-дорсальные выступы – medial-dorsal swelling (mvs)  
 Медиальная камера – medial chamber (mc)  
 Медио-вентральные бугры – medial-ventral tubercles (mvt)  
 Медио-дорсальные бугры – medial-dorsal tubercles (mdt)  
 Медио-латеральные склериты – medial-lateral sclerites (mlsc)  
 Медио-дорсальные склериты – medial-dorsal sclerites (mdsc)  
 Апикальный фалломер – apical phalloger (APH)  
 Проксимально-апикальная камера – proximal-apical chamber (pac)  
 Мезоапикальная камера – meso-apical chamber (mac)  
 Дистально-апикальная камера – distal-apical chamber (dac)  
 Апикальный пузырь – apical bubble (ab)  
 Апикальная борозда – apical furrow (af)  
 Апикально-дорсальные бугры – apice-dorsal tubercles (adt)  
 Апикально-вентральные бугры – apice-ventral tubercles (avt)  
 Аппендикс – appendix (ap)  
 Внутренняя мембрана – internal membrane (im)  
 Гонопор – gonopore (gp)  
 Флагеллум – flagellum (f)

Базальная часть (фалломер) эндофаллуса жуков-дровосеков начинается от апикального отверстия пениса и несет набор структур, общих для подавляющего количества родов Cerambycidae (рис. 2, 21). Базальный фалломер обычно образован одной камерой, несущей базивентральные бугры, базидорсальные и базилатеральные бугры, базальные лопасти (рис. 2 с, 21, 58 b, 70 b). Эти структуры, как правило, парные, иногда может быть несколько пар бугров одного порядка. Парные базидорсальные бугры отмечены у многих Lepturinae, почти всех Cerambycinae, некоторых Prioninae. Эти бугры практически не подвержены видоизменениям, лишь у некоторых групп подвергаются легкой склеротизации. Базилатеральные бугры хорошо развиты у Trachyderini (как и лопасти), некоторых Prioninae. У последних эти бугры могут подвергаться склеротизации (рис. 31 b), образуя базальные мозоли (basal callosity). Непарные дорсальные и вентральные бугры (не следует путать базальный бугор с бугровидно вздутой базальной камерой) встречаются редко. Некоторые Trachyderini имеют крупный базивентральный выступ (рис. 73). У некоторых групп базальный фалломер образован двумя камерами (часть Rhagiini), разделенными перетяжкой или короткой трубкой, камерой и трубкой (часть Lepturinae, некоторые Cerambycinae и Lamiinae), трубкой (почти все Lamiinae) (рис. 2, 39, 45, 78-108).

Имеется определенная тенденция к уменьшению или исчезновению базальной камеры у более продвинутых групп.

Дистальную границу базальной части мы устанавливаем по базо-латеро-вентральным (далее БЛВ) склеритам. Мы применяем данный термин по причине наибольшей точности обозначения им топологии данных склеритов, несмотря на наличие некоторых отклонений от нее у ряда таксонов. Эти структуры, лежащие в базальной части эндофаллуса, занимая латерально-вентральное положение, отмечены практически у всех изученных групп Cerambycidae (рис. 3-10, 31b, 21). У большинства таксонов жуков-дровосеков БЛВ склериты имеют двуветвистую структуру, одна из дуг которой лежит на латеральной поверхности эндофаллуса, а другая занимает вентральное положение (рис. 9). Латеральная дуга, как правило, более склеротизована и крупнее, чем вентральная. Форма дуг также различается. Латеральная дуга чаще всего имеет серповидную форму, из-за чего называлась некоторыми авторами “falcate sclerites” или “crescent-shaped sclerites”. Вентральная дуга обычно имеет вид треугольной либо округлой пластинки, иногда вдавленной. Соединение дуг у большинства Cerambycidae образует разной величины шип, выступающий над поверхностью эндофаллуса. Склериты подобного строения характерны для большинства усачей. У некоторых Lamiinae БЛВ склерит имеет вид ~-образно изогнутой пластинки, находящейся на мембранозной лопасти. У Phytoecini и Saperdini редуцирована вентральная дуга. В ряде случаев БЛВ склериты могут приобретать нетипичную форму (*Dorcadocerus* Gebler, 1824, *Stenopterus* Illiger, 1804 некоторые *Chlorophorus* Chevrolat, 1863, рис. 10, 55-56, 60-61). В ряде групп Cerambycidae нами отмечено отсутствие БЛВ склеритов (рис. 29, 30, 50, 57). Так, среди Prioninae эти склериты отсутствуют у *Aegosoma*, среди Asemiinae – у Saphanini, среди Cerambycinae – у Obriini, а среди Lamiinae – у некоторых Phytoecini. Не выявлены БЛВ склериты в подсемействе Parandrinae, для Lepturinae отсутствие БЛВ склеритов пока не отмечено. БЛВ склериты отмечены нами также у представителей родов *Vesperus* Dejean, 1821 (Vesperidae) и *Distenia* (Disteniidae). У *Vesperus* эти склериты парные, у *Distenia* Serville, 1825 и *Tengius* Matsushita, 1938 БЛВ склерит непарный и охватывает полукольцом вентральную сторону базальной части эндофаллуса (рис. 7).

В базальной части эндофаллуса дровосеков, кроме описанных выше БЛВ склеритов, могут находиться еще один или несколько непарных склеритов (чаще на дорсальной, чем на вентральной стороне). Представители триб Phytoecini и Saperdini имеют ряд парных склеротизованных пластинок на дорсальной стороне базальной части эндофаллуса (рис. 21, 102-105), парные и непарные базидорсальные склериты. Базидорсальные пластинки Phytoecini проявляют некоторое сходство с гребневидными складками базальной части некоторых Lepturini и, возможно, возникли именно из таких образований. Кроме того, поверхность эндофаллуса между складками и пластинками имеет одинаковую структуру, похожа и сама форма базальной части эндофаллуса.

Внутренний мешок эдеагуса некоторых усачей

на латеральной поверхности базальной части имеет парные длинные пластинчатые склериты. Базивентральные склериты отмечены нами только у *Tetropium* Kirby, 1837 и *Stenopterini*.

Медиальный фалломер внутреннего мешка – обычно довольно длинная трубка (рис. 2, 77), но бывает и сильно укорочена. Она может иметь камеры, бугры, выступы и вооружение. Очень сложное строение медиальной части имеет довольно специфический эндофаллус *Trachyderini* (рис. 70-73, 77). Наиболее сильно вооружение медиальной части развито у представителей подсемейства *Segambuscinae* (рис. 11, 12, 58-63). Из выпуклых мембранных структур медиальной части наиболее распространены медио-латеральные бугры, медио-вентральные, медио-дорсальные бугры. Большинство *Segambuscinae* имеет парные ряды склеритов, занимающих дорсо-латеральное и вентро-латеральное положение на медиальной трубке (рис. 53, 58, 60-64, 72). Впервые эти структуры обнаруживаются у *Hesperophanini*, у которых имеют вид длинной, слабо склеротизованной полоски с поперечными ребрами. У *Rosalini* и *Callidini* это уже небольшие склеротизованные

бляшки или пластинки с реброобразным приподнятым задним краем. Медиальные склериты *Callichromatini* и *Trachyderini* представляют собой ряды хорошо развитых поперечных ребер. И наиболее разнообразные медиальные склериты мы встречаем у *Clytini*. У этой группы склериты не всегда образуют правильные ряды, у *Clytus* Laicharting, 1784 они рассеяны по всей поверхности медиальной трубки. Среди других групп подобные структуры отмечены у многих *Prioninae* и *Lepturobosca* Reitter, 1913. Ряд таксонов имеет на дорсальной поверхности медиальной части склеритную пластинку сложной формы с выростами (рис. 18, 58). Мелкие шипы на медиальной части имеют многие *Leptura* Linnaeus, 1758 и *Rhagium* Fabricius, 1775, причем у последних они сгруппированы в щетку. Для *Dorcadion* подрода *Carinatodorcadion* Brenning, 1943 характерно наличие ряда (7-9) непарных склеритов на вентральной стороне медиальной части (рис. 6).

Апикальная часть эндофаллуса обычно представляет собой одну или последовательность нескольких камер, покрытых полями микроскульптурных элементов и часто с вооружением

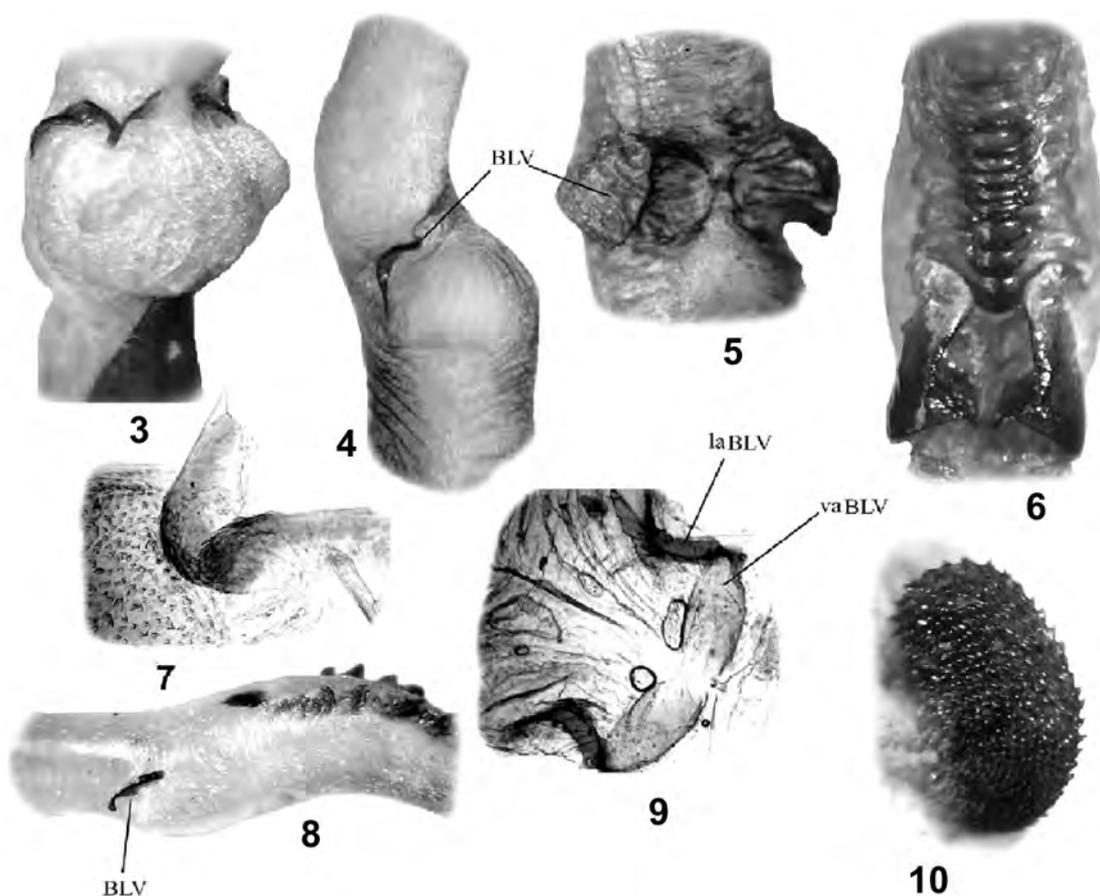


Рис. 3-10. Базо-латеро-вентральные склериты (БЛВ).

3 – *Aeolesthes* (s. str.) *sarta* Solsky, 1871; 4 – *Agapanthia* (*Agapanthiella*) *alexandris* Pic, 1901; 5 – *Eodorcadion* (s. str.) *quinquevittatum* (Hammarström, 1893); 6 – *Dorcadion* (*Carinatodorcadion*) *carinatum* (Pallas, 1771); 7 – *Tengius* *ohkubo* Matsushita, 1938; 8 – *Mallosia* (*Eumallosia*) *caucasica* Pic, 1898; 9 – *Agapanthia* (*Agapanthiella*) *subchalybaea* Reitter, 1898; 10 – *Dorcadocerus* *barbatus* (Olivier, 1790).

Fig. 3-10. Basal-lateral-ventral sclerites (BLV).

3 – *Aeolesthes* (s. str.) *sarta* Solsky, 1871; 4 – *Agapanthia* (*Agapanthiella*) *alexandris* Pic, 1901; 5 – *Eodorcadion* (s. str.) *quinquevittatum* (Hammarström, 1893); 6 – *Dorcadion* (*Carinatodorcadion*) *carinatum* (Pallas, 1771); 7 – *Tengius* *ohkubo* Matsushita, 1938; 8 – *Mallosia* (*Eumallosia*) *caucasica* Pic, 1898; 9 – *Agapanthia* (*Agapanthiella*) *subchalybaea* Reitter, 1898; 10 – *Dorcadocerus* *barbatus* (Olivier, 1790).

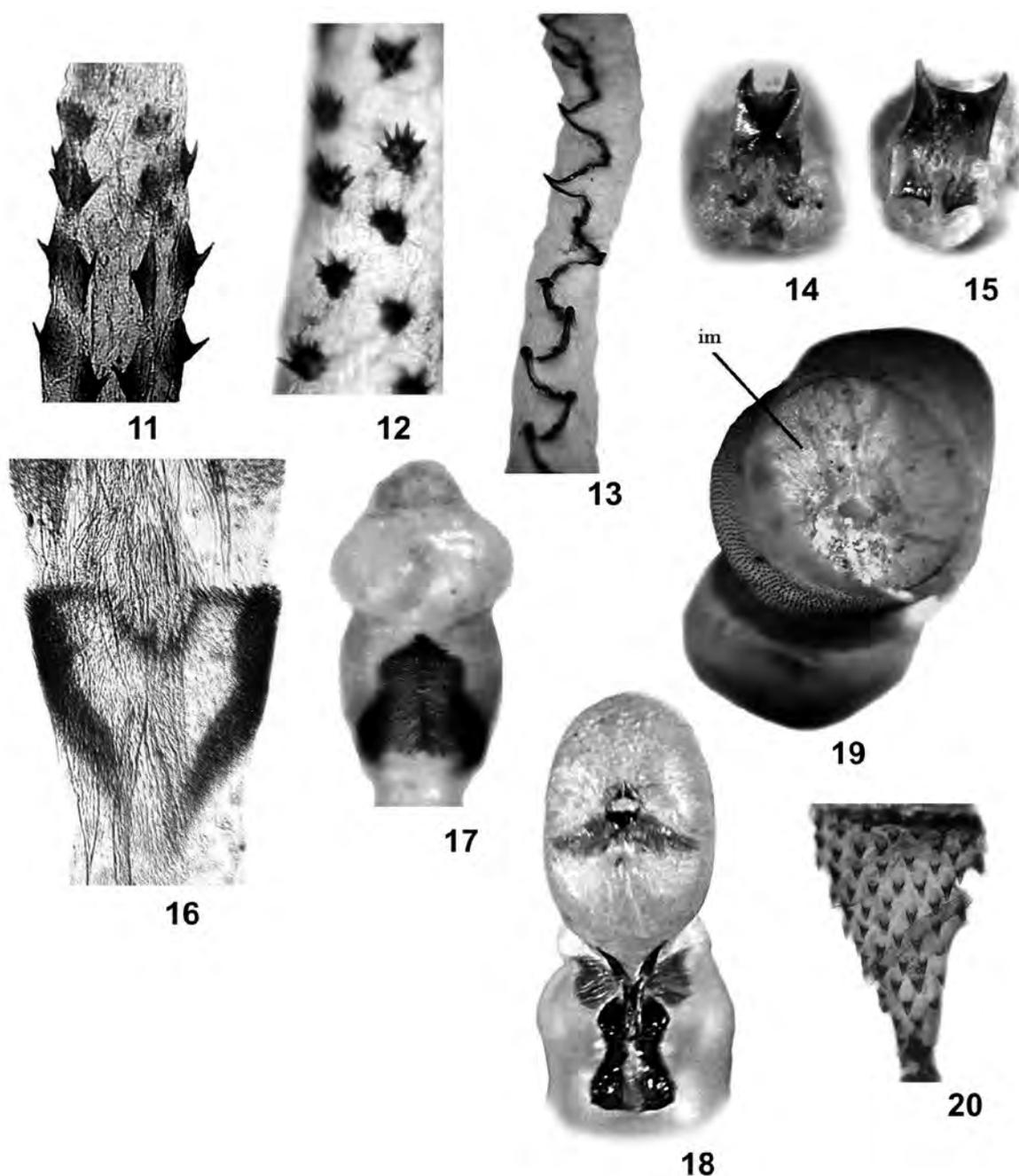


Рис. 11-20. Склериты и микроструктуры внутреннего мешка.

11 – медиальные склериты *Clytus arietoides* Reitter, 1899; 12 – то же, *Clytus arietis* (Linnaeus, 1758); 13 – медио-вентральные склериты *Calocomus desmaresti* (Guérin-Méneville, 1831); 14 – апикальные склериты *Stenopterus ater* (Linnaeus, 1767); 15 – то же, *Stenopterus rufus* (Linnaeus, 1767); 16 – медио-дорсальное поле микротрихий *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835); 17 – апикально-дорсальное поле микротрихий *Plagionotus arcuatus* (Linnaeus, 1758); 18 – медио-дорсальные и апикальные склериты *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758); 19 – апикально-дорсальная пластинка *Agapanthia (Agapanthiella) subchalybaea* Reitter, 1898; 20 – внутренняя мембрана *Dorcadion (Carinatodorcadion) carinatum* (Pallas, 1771).

Fig. 11-20. Sclerites and microstructures of internal sac.

11 – medial sclerites of *Clytus arietoides* Reitter, 1899; 12 – the same, *Clytus arietis* (Linnaeus, 1758); 13 – medial-ventral sclerites of *Calocomus desmaresti* (Guérin-Méneville, 1831); 14 – apical sclerites of *Stenopterus ater* (Linnaeus, 1767); 15 – the same, *Stenopterus rufus* (Linnaeus, 1767); 16 – medial-dorsal field of microtrichia of *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835); 17 – apical-dorsal field of microtrichia of *Plagionotus arcuatus* (Linnaeus, 1758); 18 – medial-dorsal and apical sclerites of *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758); 19 – apical-dorsal plate of *Agapanthia (Agapanthiella) subchalybaea* Reitter, 1898; 20 – internal membrane of *Dorcadion (Carinatodorcadion) carinatum* (Pallas, 1771).

(как правило, в области гонопора) (рис. 1, 2b, 22-28). Мы различаем апикально-проксимальную, мезоапикальную, апикально-дистальную камеры, апикальный пузырь, флагеллум, гонопор. Набор выпуклых мембранных структур сильно варьирует в зависимости от таксона. Апикальные склериты довольно разнообразны – пластины различной формы, шипы, спикулы (рис. 14-15, 20, 26, 101-104).

Иногда в области вторичного гонопора имеется крупный склерит сложной структуры. Для многих Lepturini и некоторых Lamiinae характерно наличие флагеллума. Флагеллум представляет собой, скорее всего, видоизмененный фрагмент семяизвергательного канала, иногда более или менее обособленный от внутреннего мешка, но обычно представляющий одну из его частей. Обычно это бичевидный зазубренный жгутик или различной длины спикула, внутри которых проходит ductus ejaculatorius. Изучение этой структуры затруднительно из-за сложности изготовления препарата вывернутого эндофаллуса, где присутствовал бы не поврежденный флагеллум. У *Oberea* Mulsant, 1835 и *Saperdini* ductus ejaculatorius связан с несколькими склеритами в апикальной части эндофаллуса.

У значительного числа групп Lamiinae в состоянии покоя апикальный фалломер телескопически вставлен в предыдущий. Это характерно для групп с наличием внутренней мембраны, имеющей отверстие, в которое проходит семяизвергательный канал, или склерита, аналогичного флагеллуму. Здесь необходимо обратить внимание на такое уникальное явление, отмеченное еще в старых работах [Sharp, Muir, 1912; Ehara, 1954], как парный ductus ejaculatorius у Lamiini, Monochamini, Dorsadionini, Parmenini и некоторых других групп.

Микроскульптура эндофаллуса представлена различной формы и размеров элементами, обычно сгруппированными в поля, имеющие достаточно четкую локализацию, что делает возможным использование их как систематического признака (рис. 16-17). Элементы микроскульптуры, как правило, покрывают большую часть поверхности эндофаллуса, но наиболее крупные их поля чаще наблюдаются в апикальной части. Здесь же отмечается и наибольшее разнообразие типов микроскульптурных элементов. Медиальная часть эндофаллуса, за незначительным исключением, не имеет крупных полей микроскульптурных элементов. Если таковые имеются, то расположены они обычно на буграх, а не на самой трубке, и представлены, как правило, различной формы чешуйками. Часто имеются общие поля микроскульптурных элементов апикальной и медиальной частей. В базальной части поля элементов микроскульптуры расположены обычно на дорсальной и вентральной сторонах и имеют нечеткие границы. Мы различаем три основных типа микроскульптурных элементов: чешуйки, микротрихии, микроспикулы. Чешуйки – короткие, плоские, часто с зубчатой вершиной, пластинки; микротрихии представляют собой очень мелкие и тонкие щетинки; микроспикулы – склеротизованные бугорки, шипики, зубчики.

Функциональное назначение большинства структур эндофаллуса состоит в закреплении его в половых путях самки, а некоторых, по-видимому – в поддержании формы внутреннего мешка. Для закрепления, видимо, служат бугры,

шиповидные и крючьевидные склериты апикальной и медиальной частей внутреннего мешка, а также поля микроскульптурных элементов. Скелетную функцию, на наш взгляд, несут пластинчатые и палочковидные склериты базальной и медиальной частей. Функция БЛВ склеритов не ясна. Они не участвуют в копуляции (кроме *Phytoecia* Dejean, 1835) и, возможно, служат для поддержания формы базальной части. По мнению Лингафельтера и Хобеке [Lingafelter, Hobeke, 2002], эти склериты могут участвовать во втягивании эндофаллуса. Тогда возникает вопрос о том, как втягиваются весьма крупные внутренние мешки Prioninae и Parandrinae, не имеющие этих склеритов. Функциональное назначение флагеллума заключается в доставке семяпродуктов в канал сперматеки [Kuboki, 1980, 1981].

### Особенности строения эндофаллуса основных групп Cerambycidae

Строение эндофаллуса жуков-дровосеков, как и эдеагуса в целом, демонстрирует близость их к таким семействам, как Vesperidae и Distenidae, которые еще недавно включались многими авторами в состав Cerambycidae. Перечисленные семейства обладают аналогичным строением пениса и тегмена с параметрами. Кроме того, эндофаллус Vesperidae и Distenidae обладает рядом общих с Cerambycidae структур. Оба семейства имеют БЛВ склериты, внешне похожие и обладающие такой же топографией, как и Cerambycidae. Только у Distenidae БЛВ склериты, сросшиеся на вентральной стороне эндофаллуса, но линия сращения хорошо заметна. Аналогичный вариант строения БЛВ склерита нам известен среди жуков-усачей только у некоторых Strongylurini (Cerambycinae) и только по рисункам [Calder, 2000]. Но необходимо дополнительное исследование эндофаллуса этой группы, так как не совсем ясно, является ли структура, обозначенная автором как bdscl, гомологичной БЛВ в нашем понимании, поскольку на рисунке изображен зеркальный вариант этого склерита на дорсальной или латеральной сторонах. Возможно, что на самом деле эти структуры гомологичны медиальным склеритам многих Cerambycinae, а БЛВ отсутствуют. Похожая структура встречается и у некоторых *Apatophysis* Chevrolat, 1860, но однозначно идентифицировать ее как БЛВ на данный момент мы не можем. Vesperidae и Distenidae имеют довольно четко обособленную базальную часть эндофаллуса (кроме Oxypeltinae), располагающую не только БЛВ склеритами, но и выпуклыми мембранными структурами. Медиальная и апикальная части не разграничены, имеют микроскульптурные элементы, а склеритные образования представлены длинным бичевидным склеритом у *Distenia* Serville, 1825 и флагеллумом у *Vesperus*. Эндофаллусы *Oxypeltus* Blanchard in Gay, 1851 и *Cheloderus* Gray in Griffith, 1832 (рис. 32) характеризуются отсутствием четкого разделения на фалломеры и БЛВ склериты, обладают развитыми буграми, крупным апикальным склеритом и длинным флагеллумом (на препаратах отсутствующим).

Далее мы предлагаем обзор строений эндофаллусов жуков-дровосеков в разных подсемействах,

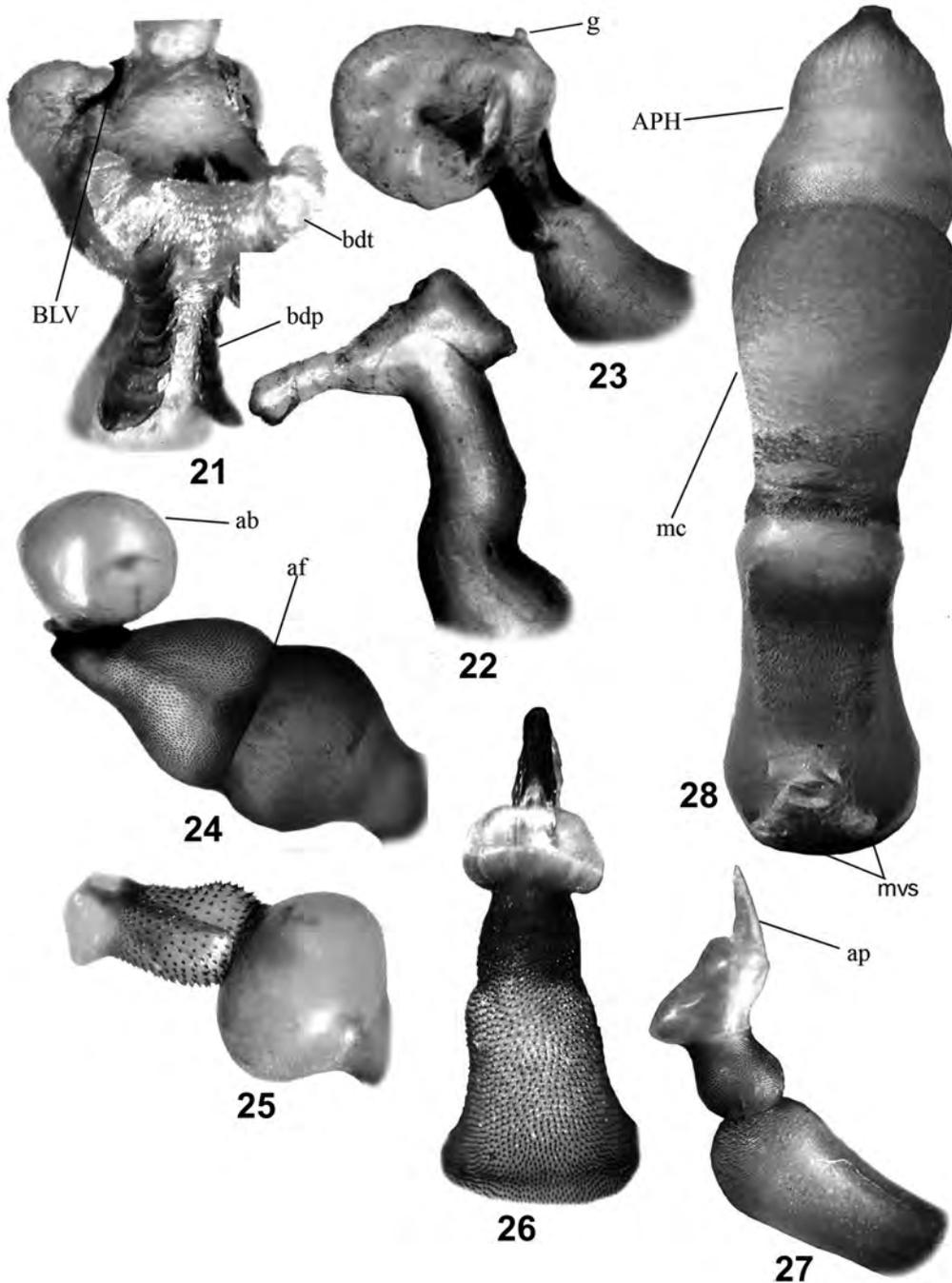


Рис. 21-28. Базальные и апикальные части эндофаллусов Cerambycidae.

21 – *Phytoecia (Helladia) fatima* Ganglbauer, 1884, базальный фалломер; 22 – *Aegomorphus clavipes* (Schrank, 1781), апикальный фалломер; 23 – *Neoplacionotus bobelayei* (Brullé, 1832), апикальный фалломер; 24 – *Dorcadion (Acutodorcadion) arietinum zhalanash* Danilevsky, 1996, апикальный фалломер; 25 – *Dorcadion (Cribridorcadion) pusillum* Küster, 1847, апикальный фалломер; 26 – *Dorcadion (s. str.) crassipes* Ballion, 1878, апикальный фалломер; 27 – *Iberodorcadion (Hispanodorcadion) neilense* (Escalera, 1902), апикальный фалломер; 28 – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836, апикальный фалломер и дистальная часть медиального фалломера.

Fig. 21-28. Basal and apical parts of endophallus of Cerambycidae.

21 – *Phytoecia (Helladia) fatima* Ganglbauer, 1884, basal phallomer; 22 – *Aegomorphus clavipes* (Schrank, 1781), apical phallomer; 23 – *Neoplacionotus bobelayei* (Brullé, 1832), apical phallomer; 24 – *Dorcadion (Acutodorcadion) arietinum zhalanash* Danilevsky, 1996, apical phallomer; 25 – *Dorcadion (Cribridorcadion) pusillum* Küster, 1847, apical phallomer; 26 – *Dorcadion (s. str.) crassipes* Ballion, 1878, apical phallomer; 27 – *Iberodorcadion (Hispanodorcadion) neilense* (Escalera, 1902), apical phallomer; 28 – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836, apical phallomer and distal part of medial phallomer.

выявленных на изученном нами материале. Данные характеристики основаны на изучении наиболее характерных представителей основных триб и родов, но не являются исчерпывающими, особенно если иметь в виду очевидную сборность многих крупных групп. Нами не исключается возможность обнаружения у представителей некоторых из нижеперечисленных подсемейств таких признаков эндофаллуса, которые позволят внести существенные коррективы в эти характеристики.

**Parandrinae** (рис. 30). Базальная и медиальная части не разграничены и представлены общей трубкой с небольшими утолщениями и перетяжками, на дистальном конце расширенной. БЛВ склериты отсутствуют, прочих склеритных образований также не отмечено. Апикальная часть эндофаллуса представлена 2-3 камерами с определенным количеством крупных бугров и полями микроскульптурных элементов.

**Prioninae** (рис. 29, 31). У представителей этого подсемейства нами отмечено 2 типа эндофаллуса. Первый тип отличается образованным более или менее крупной камерой базальным фалломером, имеет крупные БЛВ склериты и базилатеральные бугры (чуть смещенные вперед), иногда хитинизированные и образующие мозоли. Медиальный фалломер представлен довольно длинной трубкой, часто с элементами склеротизации, в виде поперечных ребер (Macrotomini, Callipogonini) или зигзагообразной ленты (*Calocomus* Audinet-Serville, 1832, рис. 13) на дорсальной и вентральной сторонах, густо покрытой микротрихиями (особенно в дистальной части). Апикальный фалломер представлен различных размеров камерой, иногда имеющей поля микроструктур, щетки из микротрихий и прочих структур. Второй тип характеризуется отсутствием видимой границы между базальной и медиальной частями, которые не имеют камер и бугров. БЛВ склериты не отмечены ни у одного изученного представителя, апикальная часть образована более или менее крупной камерой без бугров (Aegosomatini).

**Lepturinae** (рис. 34-40, 43-48). Для подсемейства характерны два основных типа эндофаллуса, различающихся главным образом строением его базальной части. Первый тип (тип «*Stenocorus*») имеет две базальные камеры и характерен для большинства представителей триб Rhagiini и Xylosteini. Второй тип характеризуется трубчатой базальной частью (тип «*Leptura*») и характерен для трибы Lepturini. Эндофаллус представителей этого подсемейства имеет крупную апикальную камеру, двуветвистые БЛВ склериты и в ряде групп – склеротизованный флагеллум. Данные типы не являются абсолютными, и между ними есть переходные формы. Виды с отсутствием БЛВ склеритов нам не известны.

**Necydalinae**. Изучен был только род *Necydalis* Linnaeus, 1758. Базальная часть эндофаллуса, изученного представителя подсемейства представлена камерой с крупными БЛВ склеритами. Латеральная дуга БЛВ склерита крупная, серповидная, вентральная, почти редуцированная. Медиальная часть представлена длинной трубкой, имеющей на дистальном конце вентральный бугор и два дорсальных бугра и заканчивающейся узкой перетяжкой. Апикальная часть образована вытянутой к вершине камерой с

двумя апикально-дорсальными буграми. Имеется небольшое апикально-дорсальное поле микрочешуек. В целом слабо отличается от внутренних мешков многих Lepturinae.

**Spondylidinae** (рис. 42, 49-51). В подсемействе нами отмечены три типа эндофаллуса, соответствующие определенным группам родов. Первым типом (сильно вытянутая тонкая медиальная часть и крупная апикальная камера, имеющая сложную форму) обладает триба Asemini (кроме *Tetropium*), вторым (короткая и толстая медиальная часть и мелкая апикальная камера) – *Spondylis* Fabricius, 1775 и *Tetropium*, третий тип (отсутствие БЛВ склеритов и наличие крупных склеритов в апикальной части) свойственен трибе Saphanini и Atimini.

**Apatophyseinae** (рис. 33, 41). Базальный фалломер слабо выражен, практически не имеет склеротизации и выпуклых мембранных структур. Имеется непарный слабо склеротизованный склерит. Однозначно определить его как БЛВ мы не можем из-за ограниченного изученного материала по этой группе. Медиальная и апикальная части образуют общую трубку без обособленных камер (*Apatophysis* Chevrolat, 1860), с камерой без бугров (*Mastododera* Thomson, 1857) или с камерой, имеющей бугры (*Sagridola* Thomson, 1864). Микроскульптурные элементы не образуют четко оформленных полей и представлены отдельными элементами, разбросанными по поверхности эндофаллуса, либо покрывают целиком значительные участки поверхности. Склеритное вооружение выявлено только у *Apatophysis caspica* Semenov, 1901 и представлено медиальным кольцевым полем мелких трехвершинных склеритов.

**Cerambycinae** (рис. 52-77). Эндофаллусы представителей этого подсемейства весьма разнообразны. Наиболее просто устроенным внутренним мешком из изученных видов обладают усачи из трибы Oabriini. Их эндофаллус не имеет склеритов, и границы фалломеров практически полностью размыты. Несколько более сложный мешок имеют Cerambycini. Из склеритов имеются только БЛВ, но границы фалломеров достаточно четкие, есть крупные камеры. Эндофаллус прочих изученных триб значительно сложнее устроен. Внутренний мешок Hesperophanini, Callidini, Callichromatini характеризуется большими линейными размерами по отношению к пенису (особенно Callidini), крупными и многочисленными камерами, буграми и прочими выпуклыми мембранными структурами, а также обильной склеротизацией. Эндофаллус Trachyderini (sensu Frago et al., 1987) короткий, с очень крупными камерами, хорошо развитыми склеритами. Представители этой трибы, а также Clytini, обычно характеризуются сильно структурированным апикальным и отчасти медиальным фалломерами и часто мощным вооружением медиальной трубки. Очень специфический облик имеют короткие внутренние мешки трибы Stenopterini. Границы фалломеров их эндофаллуса сильно размыты, благодаря чему он представляет монолитную структуру, как у Oabriini. Но при этом хорошо развиты БЛВ и апикальные склериты, а его поверхность обильно покрыта различными микроструктурами.

Среди общих черт, характерных для большинства

представителей подсемейства, можно выделить короткую (кроме *Paraplagionotus* Kasatkin, 2005) или отсутствующую базальную трубку, хорошо развитые, за редким исключением, парные базидорсальные бугры. БЛВ склериты имеют однотипное строение из двух дуг. Исключение составляют *Stenopterini* и

немногочисленные виды из других групп. Характерно также вооружение медиальной трубки из рядов поперечных ребер или шипов у многих таксонов. Апикальная часть представлена 1-2 камерами с различными буграми, вооружением и полями микроскульптуры.

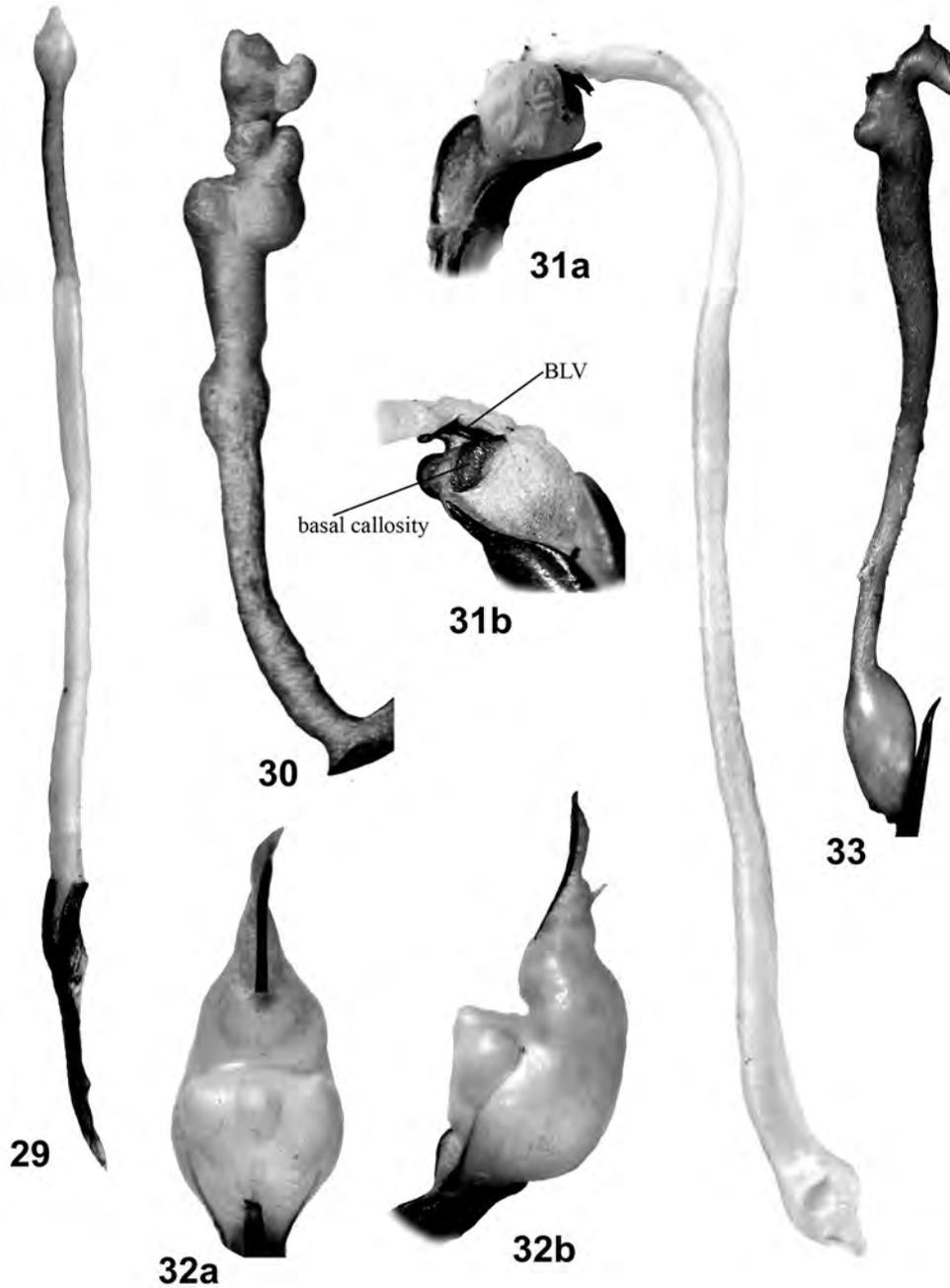


Рис. 29-33. Эндофаллус Prioninae, Parandrinae, Oxypeltinae, Apatophyseinae.  
 29 – *Aegosoma* (s. str.) *scabricornis* (Scopoli, 1763), вид сбоку; 30 – *Hesperandra* (*Zikandra*) *glabra* (Degeer, 1774), вид сбоку; 31a – *Dorysthenes* (*Paraphrus*) *granulosus* (Thomson, 1861), вид сбоку; 31b – *Mesoprionus lefebvrei* (Marsham, 1856), базальная камера; 32 – *Cheloderus chieldreni* Gray in Griffith, 1832, вид сбоку; 33 – *Sagridola maculosa* (Guérin-Méneville, 1844), вид сбоку.  
 Fig. 29-33. Endophallus of Prioninae, Parandrinae, Oxypeltinae, Apatophyseinae.  
 29 – *Aegosoma* (s. str.) *scabricornis* (Scopoli, 1763), lateral view; 30 – *Hesperandra* (*Zikandra*) *glabra* (Degeer, 1774), lateral view; 31a – *Dorysthenes* (*Paraphrus*) *granulosus* (Thomson, 1861), lateral view; 31b – *Mesoprionus lefebvrei* (Marsham, 1856), basal chamber; 32 – *Cheloderus chieldreni* Gray in Griffith, 1832, lateral view; 33 – *Sagridola maculosa* (Guérin-Méneville, 1844), lateral view.

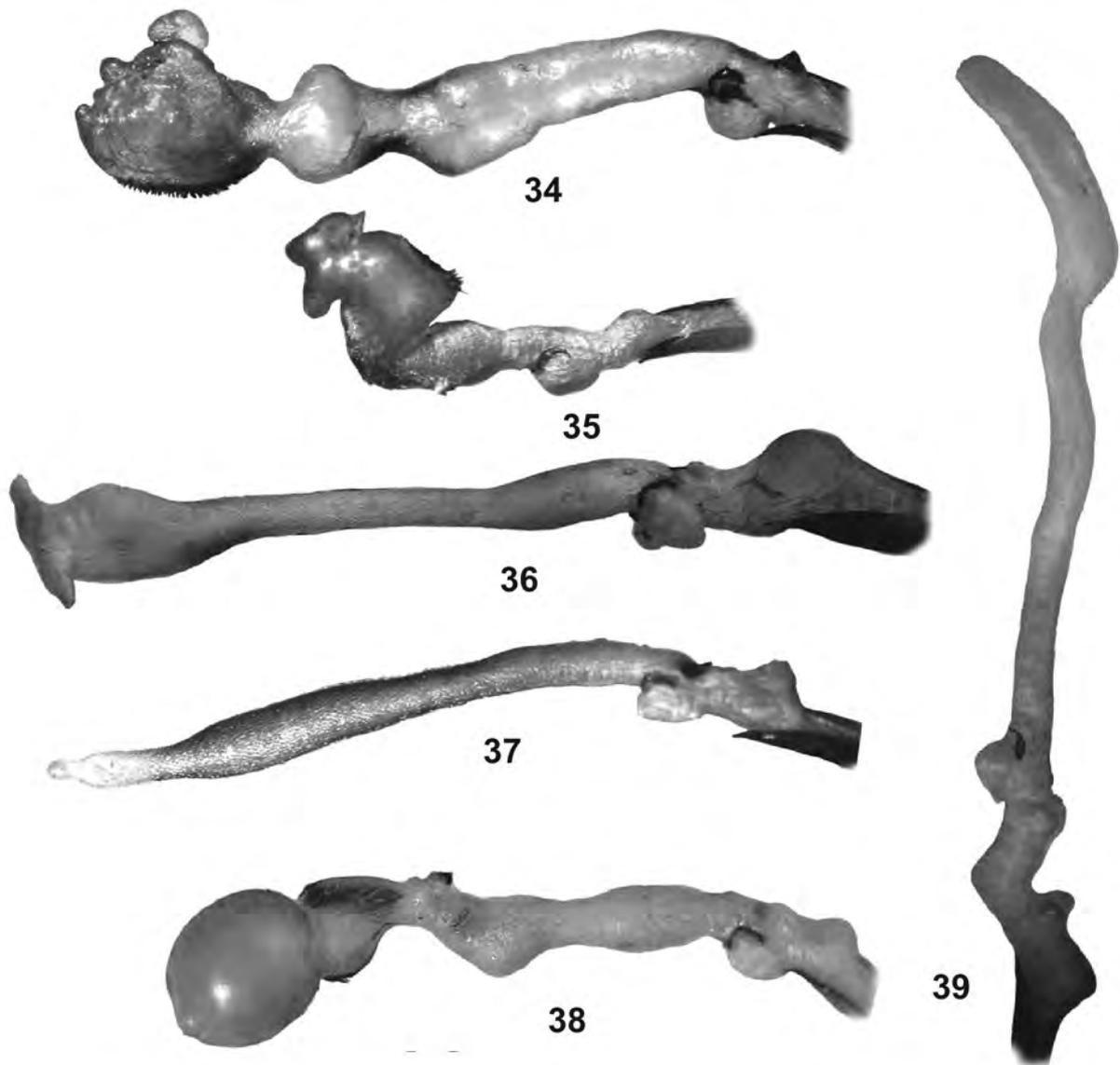


Рис. 34-39. Эндофаллус Lepturinae, вид сбоку.

34 – *Evodinellus* (s. str.) *borealis* (Gyllenhal, 1827); 35 – *Dinoptera* (s. str.) *collaris* (Linnaeus, 1758); 36 – *Cortodera syriaca* Pic, 1901; 37 – *C. holosericea* (Fabricius, 1801); 38 – *Carilia virginea* (Linnaeus, 1758); 39 – *Xylosteus bartoni* Obenberger et Maran, 1933.

Fig. 34-39. Endophallus of Lepturinae, lateral view.

34 – *Evodinellus* (s. str.) *borealis* (Gyllenhal, 1827); 35 – *Dinoptera* (s. str.) *collaris* (Linnaeus, 1758); 36 – *Cortodera syriaca* Pic, 1901; 37 – *C. holosericea* (Fabricius, 1801); 38 – *Carilia virginea* (Linnaeus, 1758); 39 – *Xylosteus bartoni* Obenberger et Maran, 1933.

**Lamiinae** (рис. 78-108). Для внутреннего мешка этого подсемейства характерны две детали, не отмеченные до сих пор ни у одной другой группы Cerambycidae: двойной ductus ejaculatorius и, соответственно, двойной вторичный гонопор, а также внутренняя поперечная мембрана в апикальной части эндофаллуса. Эти структуры имеются не у всех Lamiinae, но характерны только для этого подсемейства.

Базальная часть внутреннего мешка Lamiinae

довольно однотипна – различной длины трубка, утолщенная на дистальном конце (здесь иногда формируется камера). БЛВ склериты хорошо развиты, двуветвистые или модифицированные (Dorcadionini). Эндофаллус с таким базальным фалломером характерен для большинства представителей подсемейства. У представителей Phytocsiini, Saperdini, Gleneini на дорсальной стороне базальной трубки имеются хитинизированные пластинки (парный ряд),

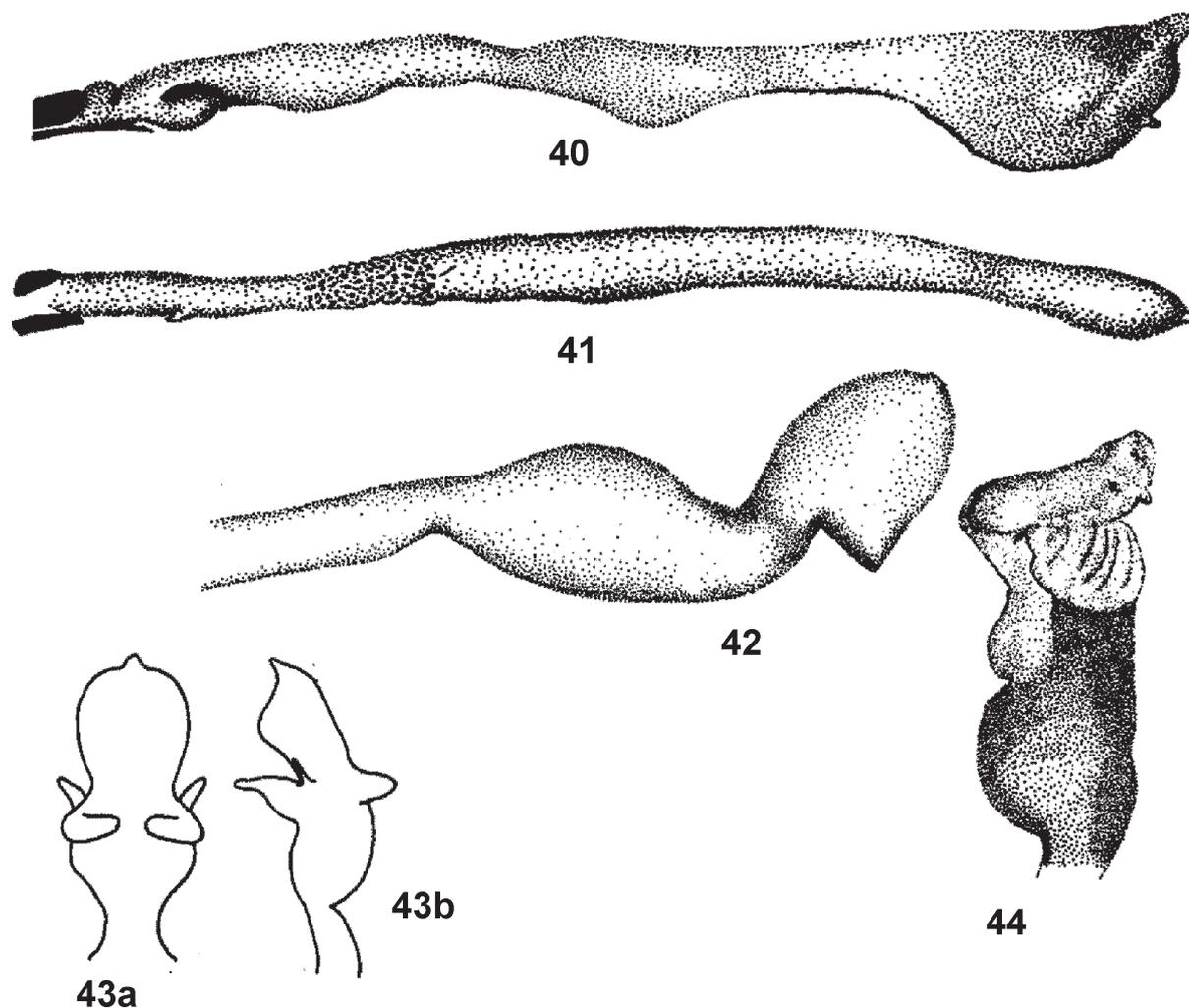


Рис. 40-44. Эндофаллус Lepturinae, Aseminae, Apatophyseinae, вид сбоку.  
 40 – *Brachyta interrogationis* (Linnaeus, 1758); 41 – *Apatophysis caspica* Semenov, 1901; 42 – *Asemum striatum* (Linnaeus, 1758), медиальная трубка и апикальный фалломер; 43а – *Pachytodes erraticus* (Dalman, 1817), апикальная камера; 43б – то же, вид сверху; 44 – *Melanoleptura scutellata* (Fabricius, 1771), апикальная камера.

Fig. 40-44. Endophallus of Lepturinae, Aseminae, Apatophyseinae, lateral view.

40 – *Brachyta interrogationis* (Linnaeus, 1758); 41 – *Apatophysis caspica* Semenov, 1901; 42 – *Asemum striatum* (Linnaeus, 1758), medial tube and apical phallomer; 43a – *Pachytodes erraticus* (Dalman, 1817), apical chamber; 43b – the same, dorsal view; 44 – *Melanoleptura scutellata* (Fabricius, 1771), apical chamber.

иногда есть базолатеральные склериты, БЛВ склериты с редуцированной вентральной дугой или отсутствуют.

Медиальный фалломер представлен трубкой, как правило, длинной и изогнутой, на дистальном конце также имеющей камеры. Часто развиты бугры и выступы. Склеротизация медиального фалломера незначительная.

Апикальный фалломер представлен одной

или несколькими камерами, иногда имеющими бугры. В области гонопора у многих Dorsadionini развит апикальный пузырь (рис. 24). Склеротизация апикальной части эндофаллуса может быть довольно значительной. Наиболее часто встречаются пластинки в области гонопора или спиклообразные склериты, с которыми обычно ассоциирован ductus ejaculatorius.

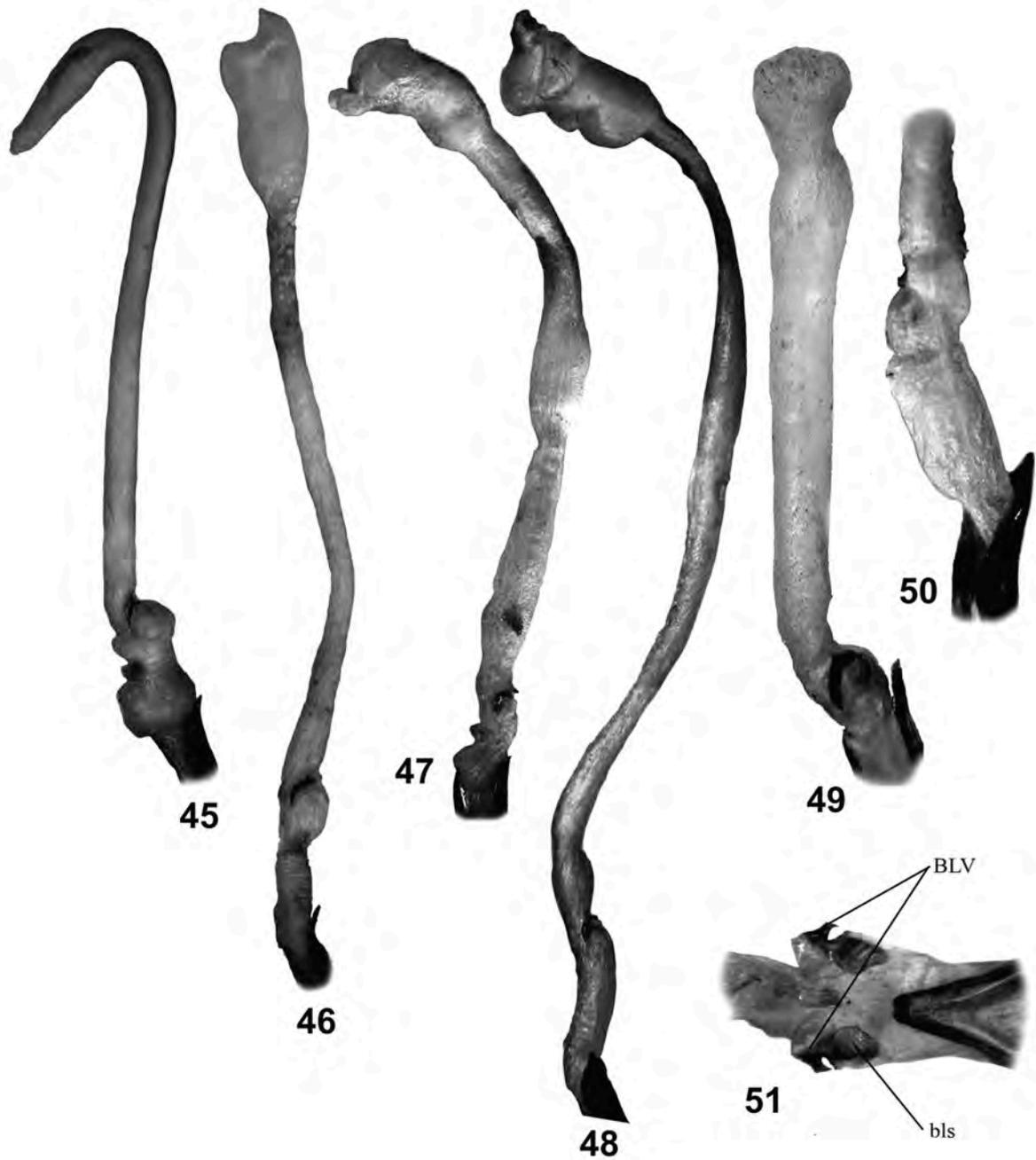


Рис. 45-51. Эндофаллусы Lepturinae и Spondylidinae.

45-49 – вид сбоку: 45 – *Stenocorus (Toxotochorus) univittatus* Reitter, 1913; 46 – *Vadonia bipunctata mulsantiana* Plavilstshikov, 1936; 47 – *Rhagium (Megarhagium) fasciculatum* (Faldermann, 1837); 48 – *Melanoleptura scutellata* (Fabricius, 1781); 49 – *Spondylis buprestoides* (Linnaeus, 1758); 50 – *Drymochaeres starcki* Ganglbauer, 1888, базальная часть, вид сбоку; 51 – *Tetropium staudingeri* Pic, 1901, базальная часть, вид снизу.

Fig. 45-51. Endophallus of Lepturinae and Spondylidinae.

45-49 – lateral view: 45 – *Stenocorus (Toxotochorus) univittatus* Reitter, 1913; 46 – *Vadonia bipunctata mulsantiana* Plavilstshikov, 1936; 47 – *Rhagium (Megarhagium) fasciculatum* (Faldermann, 1837); 48 – *Melanoleptura scutellata* (Fabricius, 1781); 49 – *Spondylis buprestoides* (Linnaeus, 1758); 50 – *Drymochaeres starcki* Ganglbauer, 1888, basal part, lateral view; 51 – *Tetropium staudingeri* Pic, 1901, basal part, ventral view.

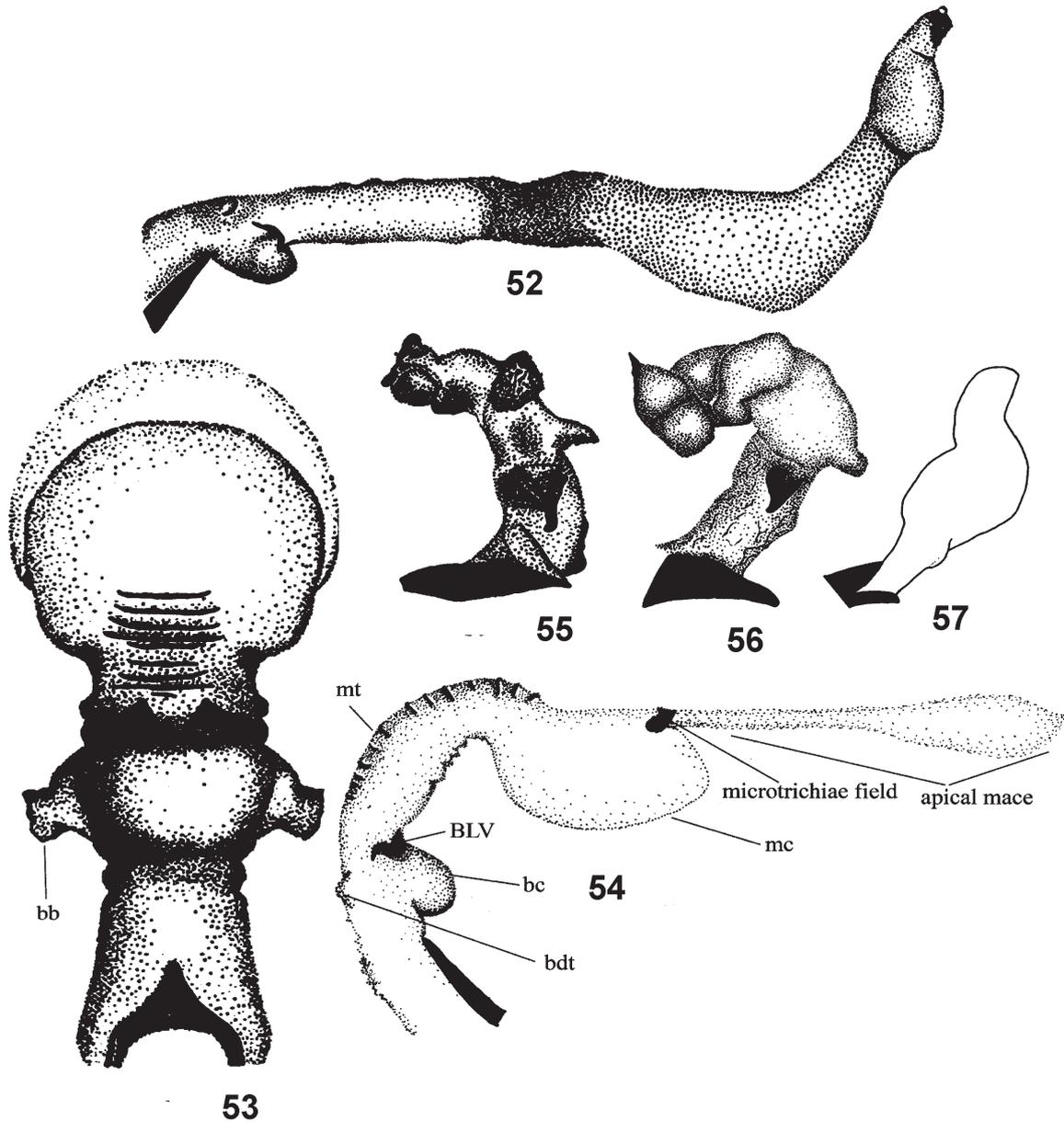


Рис. 52-57. Эндофаллус представителей подсемейства Cerambycinae.  
 52 – *Cerambyx (Microcerambyx) scopolii* Fuessly, 1775, вид сбоку; 53 – *Purpuricenus budensis* (Götz, 1783), вид снизу; 54 – *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835), вид сбоку; 55 – *Stenopterus rufus* (Linnaeus, 1767), вид сбоку; 56 – *S. mauritanicus* Lucas, 1849, вид сбоку; 57 – *Obrium cantharinum* (Linnaeus, 1767), вид сбоку.

Fig. 52-57. Endophallus of Cerambycinae.  
 52 – *Cerambyx (Microcerambyx) scopolii* Fuessly, 1775, lateral view; 53 – *Purpuricenus budensis* (Götz, 1783), ventral view; 54 – *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835), lateral view; 55 – *Stenopterus rufus* (Linnaeus, 1767), lateral view; 56 – *Stenopterus mauritanicus* Lucas, 1849, lateral view; 57 – *Obrium cantharinum* (Linnaeus, 1767), lateral view.

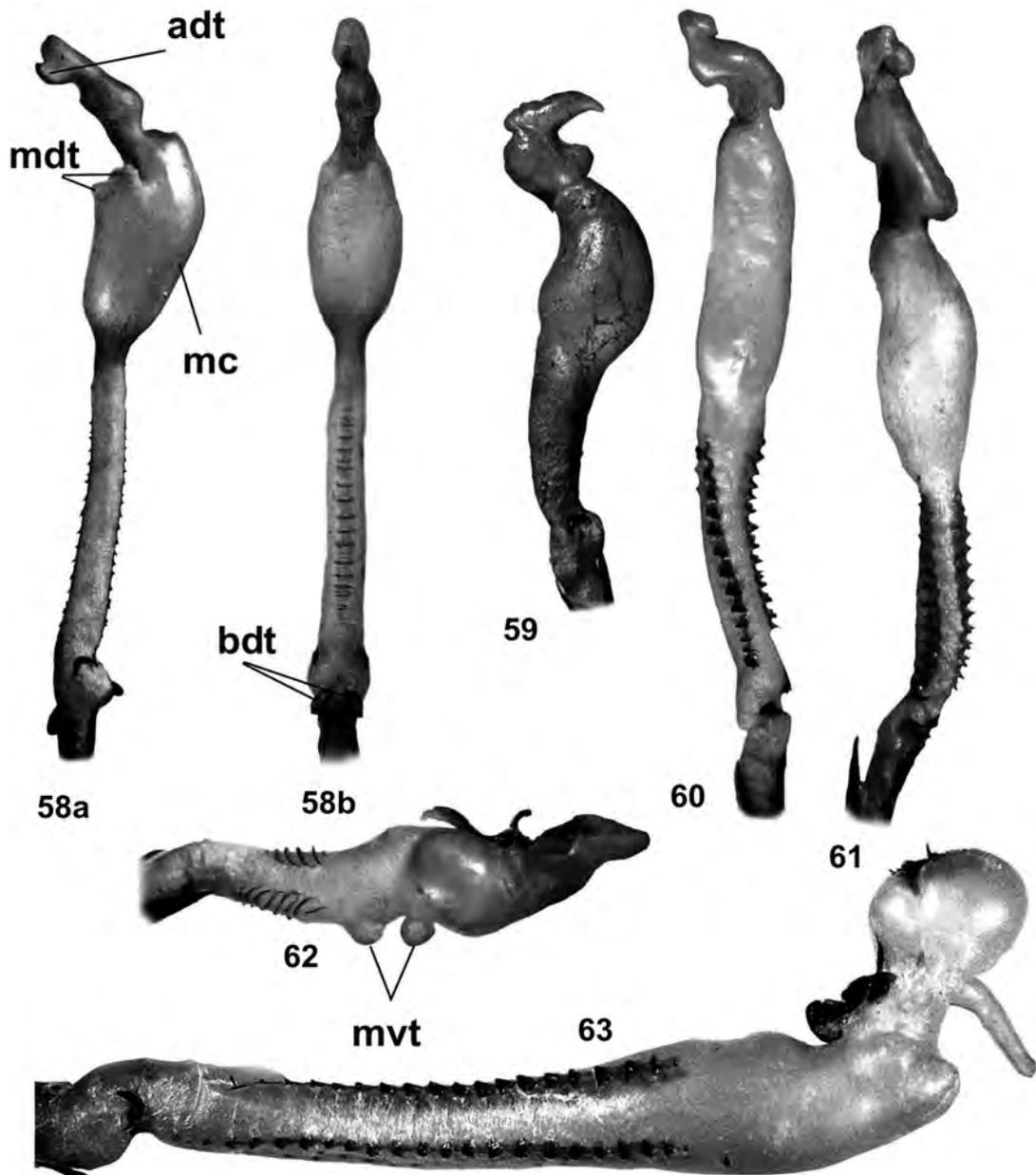


Рис. 58-63. Эндофаллус Cerambycinae.

58a, b – *Hayashiclytus acutivittis* (Kraatz, 1879), вид сбоку (а), вид сверху (b); 59 – *Orchaesthes* sp.; 60 – *Chlorophorus varius* (Müller, 1766); 61 – *Ch. similimus* Kraatz, 1879; 62 – *Polyzonus fasciatus* (Fabricius, 1781); 63 – *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758), вид сбоку.

Fig. 58-63. Endophallus of Cerambycinae.

58a, b – *Hayashiclytus acutivittis* (Kraatz, 1879) lateral view (a), dorsal view (b); 59 – *Orchaesthes* sp., lateral view; 60 – *Chlorophorus varius* (Müller, 1766), lateral view; 61 – *Chlorophorus similimus* Kraatz, 1879, lateral view; 62 – *Polyzonus fasciatus* (Fabricius, 1781), lateral view; 63 – *Aromia moschata* (Linnaeus, 1758), lateral view.

## Благодарности

Автор выражает свою глубокую признательность Ю.Г. Арзанову (Ростов-на-Дону, ЮНЦ РАН), А.Ю. Солодовникову (USA, Field Museum) и К.В. Макарову (Москва, Московский госпедуниверситет) за ряд ценных замечаний и помощь в работе, А.А. Лобанову (С.-Петербург, Зоологический институт РАН) и Н.Б. Никитскому (Москва, Зоологический музей

Московского госуниверситета) за возможность обработки музейных материалов. Также сердечная благодарность выражается коллегам, предоставившим на обработку свои материалы: М.А. Данилевскому, А.Е. Бриневу, А.А. Маталину, С.В. Мурзину (Москва), А.И. Мирошникову (Краснодар), Э.А. Хачикову, М.В. Набоженко, И.В. Шохину, Ю.Г. Арзанову (Ростов-на-Дону).

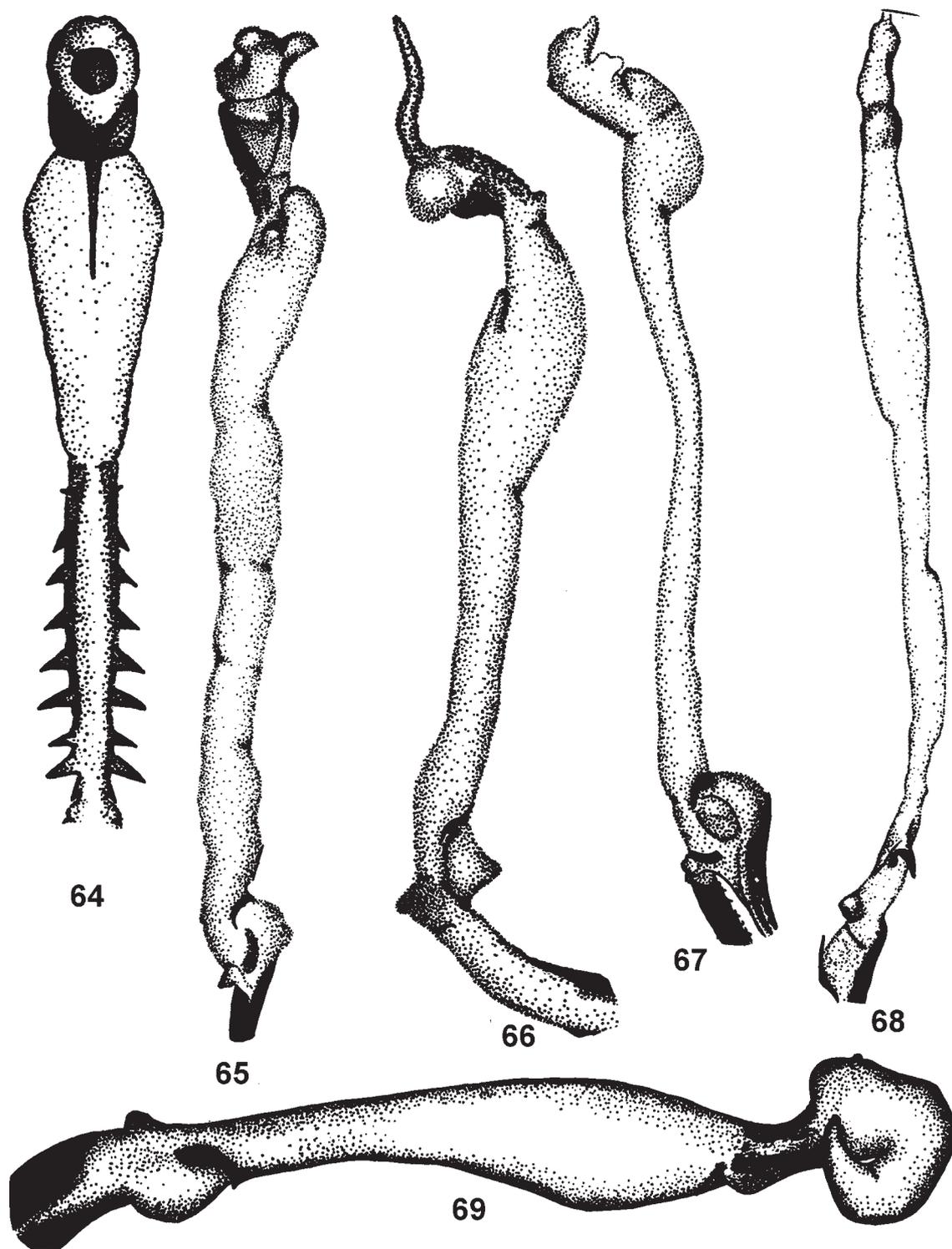


Рис. 64-69. Эндофаллус Clytini.

64 – *Chlorophorus varius* (Müller, 1766), вид сверху; 65-69 – вид сбоку; 65 – *Plagionotus arcuatus* (Linnaeus, 1758); 66 – *Paraplagionotus floralis* (Pallas, 1773); 67 – *Xylotrechus rusticus* (Linnaeus, 1758); 68 – *Chlorophorus sartor* (Müller, 1766); 69 – *Neoplagionotus bobelayei* (Brullé, 1832).

Fig. 64-69. Endophallus of Clytini.

64 – *Chlorophorus varius* (Müller, 1766), dorsal view; 65-69 – lateral view; 65 – *Plagionotus arcuatus* (Linnaeus, 1758); 66 – *Paraplagionotus floralis* (Pallas, 1773); 67 – *Xylotrechus rusticus* (Linnaeus, 1758); 68 – *Chlorophorus sartor* (Müller, 1766); 69 – *Neoplagionotus bobelayei* (Brullé, 1832).

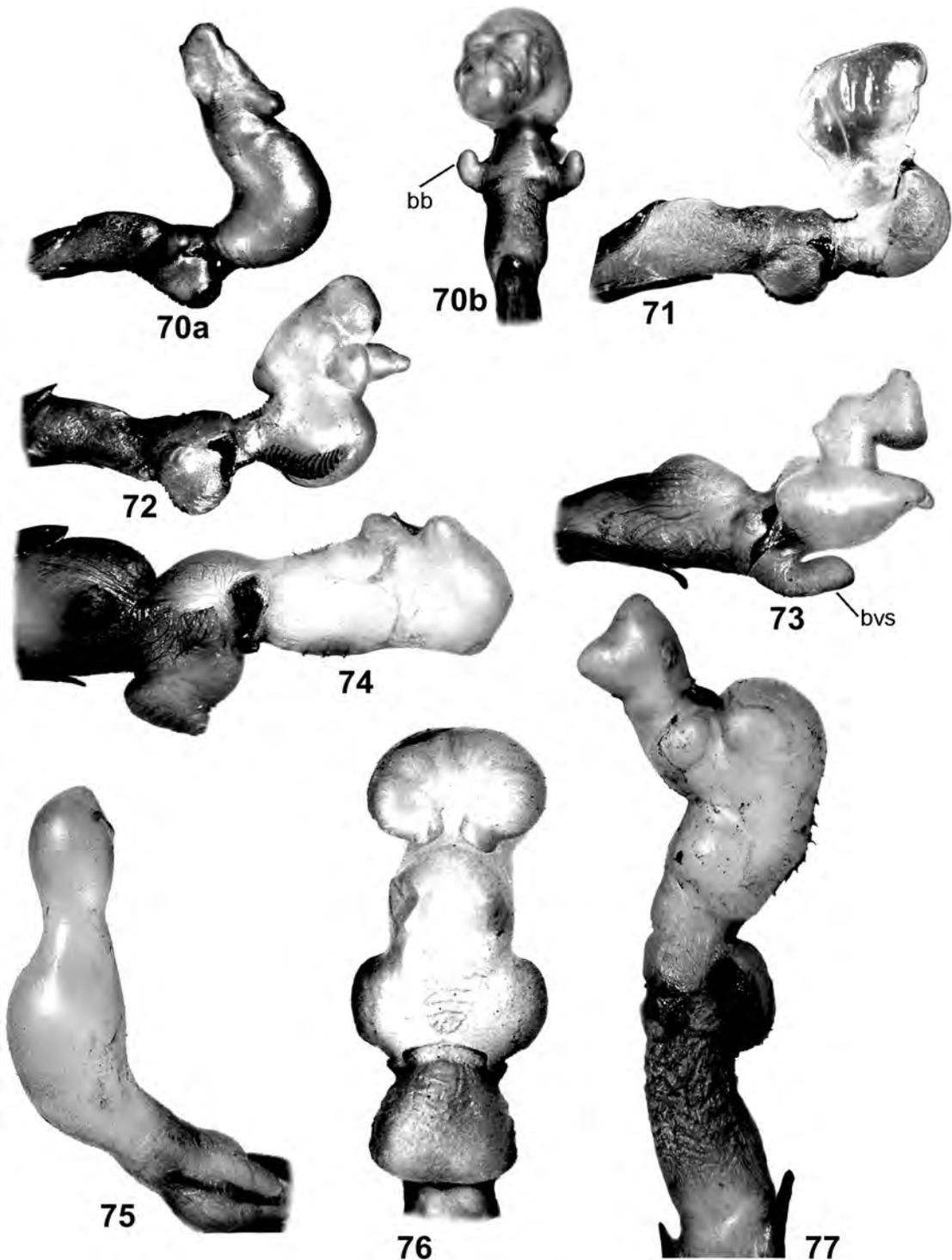


Рис. 70-77. Эндофаллус триб Trachyderini, Torneutini, Bothriospilini.

70a – *Asias jacobsoni* (Baeckmann, 1901) вид сбоку; 70b – то же, вид сверху; 71 – *Purpuricenus kaehleri* (Linnaeus, 1758), вид сбоку; 72 – *Crossidius suturalis* LeConte, 1858 вид сбоку; 73 – *Euryphagus lundi* (Fabricius, 1792), вид сбоку; 74 – *Retrachydes thoracicus* (Olivier, 1790), вид сбоку; 75 – *Praxitheia* sp., вид сбоку; 76 – *Coccoderus longespincornis* Fuchs, 1964, вид снизу; 77 – *Dorcadocerus barbatus* (Olivier, 1790), вид сбоку.

Fig. 70-77. Endophallus of the tribes Trachyderini, Torneutini, Bothriospilini.

70a – *Asias jacobsoni* (Baeckmann, 1901) – lateral view; 70b – the same, dorsal view; 71 – *Purpuricenus kaehleri* (Linnaeus, 1758), lateral view; 72 – *Crossidius suturalis* LeConte, 1858, lateral view; 73 – *Euryphagus lundi* (Fabricius, 1792), lateral view; 74 – *Retrachydes thoracicus* (Olivier, 1790), lateral view; 75 – *Praxitheia* sp., lateral view; 76 – *Coccoderus longespincornis* Fuchs, 1964, ventral view; 77 – *Dorcadocerus barbatus* (Olivier, 1790), lateral view.

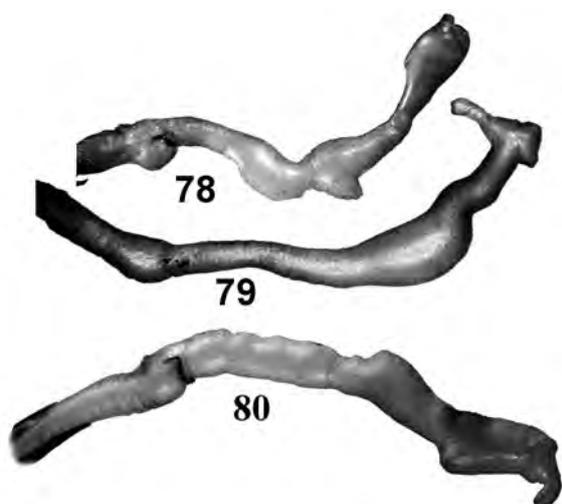


Рис. 78-80. Эндофаллусы Lamiinae, вид сбоку.  
78 – *Parmena pontocircassica* Danilevsky et Miroshnikov, 1985; 79 – *Aegomorphus clavipes* (Schrank, 1781); 80 – *Agapanthia (Homoblephara) maculicornis* Gyllenhal, 1817.

Fig. 78-80. Endophallus of Lamiinae, lateral view.  
78 – *Parmena pontocircassica* Danilevsky et Miroshnikov, 1985; 79 – *Aegomorphus clavipes* (Schrank, 1781); 80 – *Agapanthia (Homoblephara) maculicornis* Gyllenhal, 1817.

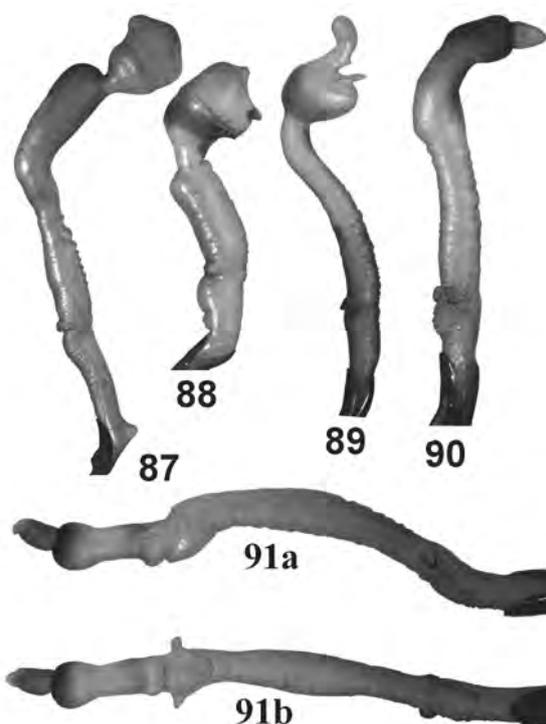


Рис. 87-91. Эндофаллус представителей трибы Dorcadionini.  
87-90 – вид сбоку, 91a – вид снизу. 87 – *Politorcadion ribbei* Kraatz, 1878; 88 – *Eodorcadion (Humerodorcadion) humerale impluviatum* (Faldermann, 1833); 89 – *Eodorcadion (Ornatodorcadion) argali* (Jakovlev, 1889); 90 – *E. (s. str.) glaucopterum* (Ganglbauer, 1884); 91, 91a – *Iberodorcadion (Baeticodorcadion) amori segurense* (Escalera, 1911).

Fig. 87-91. Endophallus of Dorcadionini.  
87-90 – lateral view, 91b – ventral view. 87 – *Politorcadion ribbei* Kraatz, 1878; 88 – *Eodorcadion (Humerodorcadion) humerale impluviatum* (Faldermann, 1833); 89 – *Eodorcadion (Ornatodorcadion) argali* (Jakovlev, 1889); 90 – *E. (s. str.) glaucopterum* (Ganglbauer, 1884); 91a, 91b – *Iberodorcadion (Baeticodorcadion) amori segurense* (Escalera, 1911).

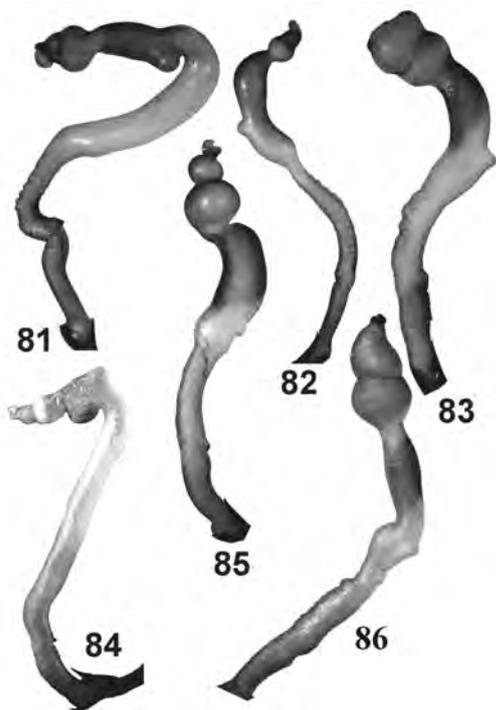


Рис. 81-86. Эндофаллус представителей рода *Dorcadion* Dalman, 1817, вид сбоку.

81 – *Dorcadion (Carinatodorcadion) carinatum* (Pallas, 1771); 82 – *D. (Cribridorcadion) decipiens* (Germar, 1824); 83 – *Dorcadion (C.) equestre* (Laxmann, 1770); 84 – *Dorcadion (C.) sturmi* Frivaldsky, 1837; 85 – *Dorcadion (s. str.) gebleri* Kraatz, 1873; 86 – *Dorcadion (Acutodorcadion) optatum* Jakovlev, 1906.

Fig. 81-86. Endophallus of *Dorcadion* Dalman, 1817, lateral view.  
81 – *Dorcadion (Carinatodorcadion) carinatum* (Pallas, 1771); 82 – *Dorcadion (Cribridorcadion) decipiens* (Germar, 1824); 83 – *Dorcadion (C.) equestre* (Laxmann, 1770); 84 – *Dorcadion (C.) sturmi* Frivaldsky, 1837; 85 – *Dorcadion (s. str.) gebleri* Kraatz, 1873; 86 – *Dorcadion (Acutodorcadion) optatum* Jakovlev, 1906.

## Литература

- Данилевский М.Л. 1988. Новые и малоизвестные виды жуков-усачей (Coleoptera, Cerambycidae) Дальнего Востока // Зоол. журн. Т. 67. № 3. С. 367-374.
- Данилевский М.Л. 1988. Два новых вида жуков-усачей (Coleoptera, Cerambycidae) из Казахстана // Вестник зоологии, №. 2, С. 12-17.
- Данилевский М.Л., Джавелидзе И.Г. 1990. К вопросу о таксономическом статусе некоторых видов рода *Stenurella* Villiers, 1974 (Coleoptera, Cerambycidae) с новыми данными по фауне жуков-усачей Грузии // Изв. АН ГрССР, сер. биол. Т. 16. Вып. 2. С. 125-130.
- Касаткин Д.Г. 2002. Внутренний мешок эдеагуса Cerambycidae (Coleoptera) и его использование для разрешения таксономических проблем // Труды XII съезда РЭО, С. 150-151.
- Касаткин Д.Г. 2003. Эндофаллус жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) и его значение в разрешении таксономических проблем. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва. 19 с.
- Касаткин Д.Г. 2005. О системе рода *Plagionotus* sensu lato (Coleoptera: Cerambycidae: Clytini) // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 1. Вып. 1. С. 49-54.
- Касаткин Д.Г. 2005. К изучению жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) юга России и сопредельных территорий // Кавказский энтомол. бюллетень. Т. 1. Вып. 1. С. 55-56.
- Павловский Е.Н. 1949. Метод фиксации выворачивающихся или выпячивающихся наружу органов насекомых // Энтомол. обзор. Т. 30. Вып. 3-4. С. 298-302.
- Рубенян А.А. 2002. Методика изготовления препаратов мешка

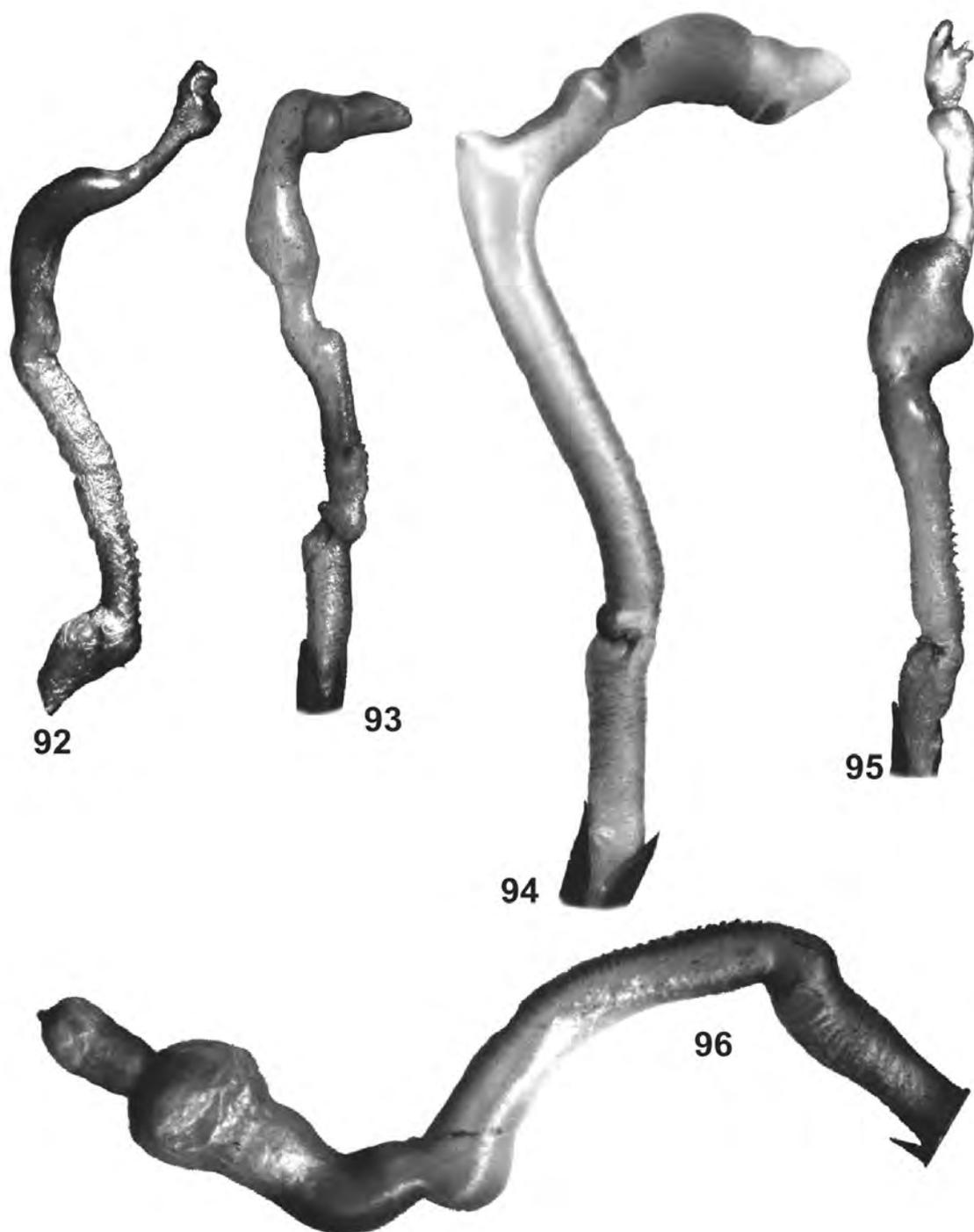


Рис. 92-96. Эндофаллус представителей подсемейства Lamiinae, вид сбоку.  
 92 – *Annamanum griseolum* (Bates, 1884); 93 – *Astynoscelis degener* (Bates, 1873); 94 – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836; 95 – *Monochamus guttulatus* Gressit, 1951; 96 – *Lamia textor* (Linnaeus, 1758).

Fig. 92-96. Endophallus of Lamiinae, lateral view.

92 – *Annamanum griseolum* (Bates, 1884); 93 – *Astynoscelis degener* (Bates, 1873); 94 – *Morimus verecundus* Faldermann, 1836; 95 – *Monochamus guttulatus* Gressit, 1951; 96 – *Lamia textor* (Linnaeus, 1758).

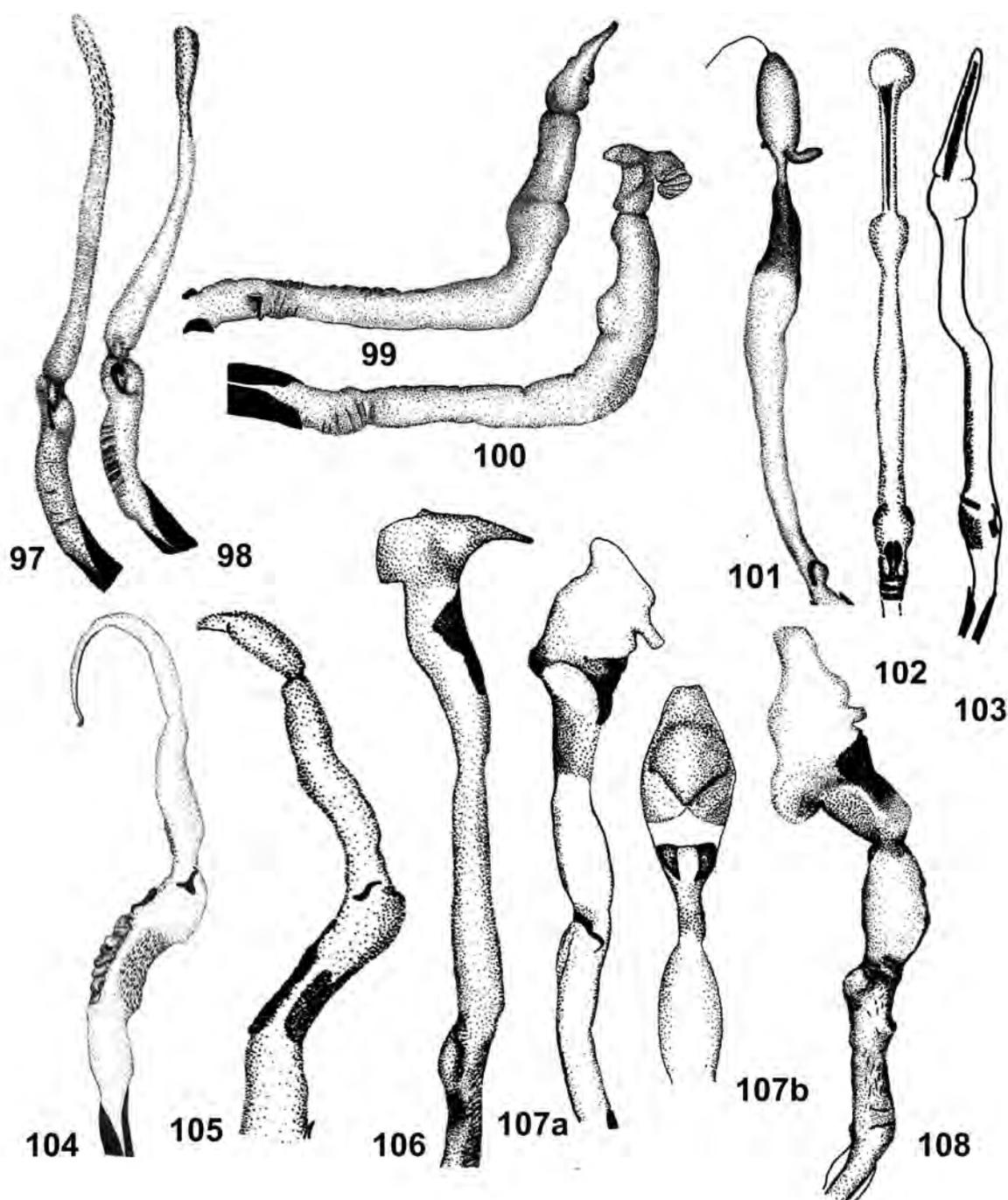


Рис. 97-108. Эндофаллус Lamiinae, вид сбоку и сверху.

97 – *Mesosa* (s. str.) *myops* Dalman, 1817, вид сбоку; 98 – *Mesosa* (*Aphelocnemia*) *nebulosa* (Fabricius, 1781), вид сбоку; 99 – *Monochamus galloprovincialis pistor* (Germar, 1818), вид сбоку; 100 – *Monochamus urusovi* (Fischer von Waldheim, 1806), вид сбоку; 101 – *Morimonella bednaricki* Podany, 1979, вид сбоку; 102 – *Oberea pedemontana* Chevrolat, 1856, вид сверху; 103 – *Oberea oculata* (Linnaeus, 1758), вид сбоку; 104 – *Phytoecia* (s. str.) *nigricornis* (Fabricius, 1781), вид сбоку; 105 – *Phytoecia* (*Mussaria*) *affinis boeberi* Ganglbauer, 1884, вид сбоку; 106 – *A. (Agapanthiella) detrita* Kraatz, 1882, вид сбоку; 107a, b – *A. (Synthapsia) kirbyi* (Gyllenhal, 1817), вид сбоку (a), вид сверху (b); 108 – *A. (Agapanthiella) lederi* Ganglbauer, 1884, вид сбоку.

Fig. 97-108. Endophallus of Mesosini and Monochamini, lateral view and dorsal view.

97 – *Mesosa* (s. str.) *myops* Dalman, 1817, lateral view; 98 – *Mesosa* (*Aphelocnemia*) *nebulosa* (Fabricius, 1781), lateral view; 99 – *Monochamus galloprovincialis pistor* (Germar, 1818), lateral view; 100 – *Monochamus urusovi* (Fischer von Waldheim, 1806), lateral view; 101 – *Morimonella bednaricki* Podany, 1979, lateral view; 102 – *Oberea pedemontana* Chevrolat, 1856, dorsal view; 103 – *Oberea oculata* (Linnaeus, 1758), lateral view; 104 – *Phytoecia* (s. str.) *nigricornis* (Fabricius, 1781), lateral view; 105 – *Phytoecia* (*Mussaria*) *affinis boeberi* Ganglbauer, 1884, lateral view; 106 – *A. (Agapanthiella) detrita* Kraatz, 1882, lateral view; 107a, b – *A. (Synthapsia) kirbyi* (Gyllenhal, 1817), lateral view (a), dorsal view (b); 108 – *A. (Agapanthiella) lederi* Ganglbauer, 1884, lateral view.

- эндофаллуса представителей семейства Cerambycidae // Зоол. журн. Т. 81. № 8. С. 1017-1018.
- Шиленков В.Г. 1996. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. Ун-та. 75 с.
- Anichtchenko A., Verdugo A. 2004. *Iberodorcadion* (*Hispanodorcadion*) zenete, nueva especie ibérica de cerambícido (Coleoptera, Cerambycidae) procedente de Sierra Nevada (Andalucía, España) // Boletín de la Soc. Andaluza de Entomología. № 11. P. 31-42.
- Berlov E. 1992. Preparati permanenti a secco dell' endofallo nel genere *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Boll. Soc. ent. ital., Genova. Vol. 124. № 2. P. 141-143.
- Calder A. 2000. Relationships of the genera of Australian Strongylurini (Coleoptera: Cerambycidae) // Invertebrate Taxonomy. Vol. 14. P. 863-870.
- Danilevsky M.L., Kasatkin D.G., Rubenyan A.A. 2005. Revision of the taxonomic structure of the tribe Dorcadionini (Coleoptera, Cerambycidae) on the base of endophallic morphology // Russian Entomol. Journal. Vol. 13 (2004). No. 3. P.127-149.
- D'Hotman D., Scholtz C.H. 1990. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera) // Entomol. Memoir. № 77. P. 1-55.
- Ehara S. 1954. Comparative anatomy of male genitalia in some cerambycid beetles // Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, ser. VI (Zool.). Vol. 12. No. 1-2. P. 61-115.
- Fragoso S.A. 1985. The terminalia as a basis for the classification of Cerambycidae subfamilies. Part. I. Terminology and genital morphology of *Cerambyx cerdo* L. // Revista Brasileira de Entomologia. T. 29. № 1. P. 125-134.
- Fragoso S.A. 1986. The terminalia as a basis for the classification of Cerambycidae subfamilies. Part II. Oxypeltinae // Revista Brasileira de Entomologia. T. 29. № 2. P. 25-32.
- Fragoso, S. A., Monne M.A., Campos Seabra C. A. 1987. Preliminary considerations on the higher classification of Cerambycinae, with nomenclatural alterations // Rev. Bras. Biol. Vol. 47. № 1-2. P. 189-202.
- Hernandez J.M. 2000. Estudio multivariante de la genitalia masculina y femenina en seis especies de *Iberodorcadion* Breuning, 1943 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) de la Comunidad de Madrid (España) y propuesta de nuevas sinonimias para el grupo // Boletín de la Asociación Española de Entomología. T. 24. № 1-2. P. 97-129.
- Ishikawa R. 1973. Notes on some basic problems in the taxonomy and the phylogeny of the subtribe Carabina // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Vol. 16. № 2. P. 191-215.
- Julio C.E. 1999. Revisão do gênero *Scleronotus* White, 1855 (Coleoptera, Cerambycidae, Acanthoderini) // Bolletín do Museu Nacional, Zoologia. № 406. P. 1-35.
- Kingsolver J. M. 1970. A study of male genitalia in Bruchidae (Coleoptera) // Proceedings Entomological Society of Washington. Vol. 72. № 3. P. 370-386.
- Kuboki M. 1980. Notes on the endophallus in some longicorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) I. Five lepturine species // Elytra. Vol. 7. № 2. P. 23-27.
- Kuboki M. 1981. Notes on the endophallus in some longicorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) II. Endophallus of *Pidonia insuturata* group // Elytra. Vol. 9, № 2. P. 75-78.
- Lingafelter S.W., Hoebcke R.E. 2002. Revision of *Anoplophora* (Coleoptera, Cerambycidae). Entomological Soc. Washington. Washington D.C. 236 pp.
- Lingafelter S.W., Micheli C.J. 2004. New species of Cerambycidae (Coleoptera) from Puerto Rico with records and notes for other species // J. New York Entomol. Soc. Vol. 112. № 1. P. 37-55.
- Lindroth C. H., Palmén E. 1970. Coleoptera. In Tuxen S.L. Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen: SHSA. P. 69-80.
- Lu W., Q. Wang, 2005. Systematics of the New Zealand longicorn beetle genus *Oemona* Newman with discussion of the taxonomic position of the Australian species *O. simplex* White (Coleoptera: Cerambycidae: Cerambycinae) // Zootaxa. Vol. 971. P. 1-31.
- Mann J.S., Crowson R.A. 1996. Internal sac structure and phylogeny of Chrysomelidae // Chrysomelidae Biology. Vol. 1: The classification, Phylogeny and Genetics. SPB Academic Publishing, Amsterdam. P. 291-316.
- Matthews M., 1998. The CSIRO vesica everter: a new apparatus to inflate and harden eversible and other weakly sclerotised structures in insect genitalia. // Journal of Natural History. Vol. 32. P. 293-312.
- Pershing J. 1985. A structural difference in the male genitalia of *Monochamus carolinensis* and *M. titillator* (Coleoptera, Cerambycidae) // J. Kansas Entomological Society. Vol. 58. № 3. P. 343-346.
- Raske A.G. 1972. Immature Forms, Genitalia and Notes on the Biology of *Anelaphus albofasciatus* Linnell // The Pan-Pacific Entomologist. Vol. 48. No. 1. P. 21-26.
- Sama G. 1988. *Phytoecia flavipes* (Fabricius, 1801) a valid species, not a synonym of *Ph. rufipes* (Olivier, 1795) (Insecta, Coleoptera, Cerambycidae) // Steenstrupia, Zool. Mus. Univ. Of Copenhagen, vol. 14(5), P. 121-125.
- Sama G. 1995. Studi sugli Stenopterini. Il genere *Stenopterus* Illiger, 1804 (Coleoptera, Cerambycidae) // Bulletin de la Societe entomologique de France. T. 100, № 4, P. 385-410.
- Sama G. 1995. Note sui Molorchini. II. I Generi *Glaphyra* Newman, 1840 e *Nathrioglaphyra* nov. (Coleoptera, Cerambycidae) // Lambillionea, Vol.95 (3). P. 363-390.
- Schnitzler F.-R., Wang Q. 2005. Revision of *Zorion* Pascoe (Coleoptera: Cerambycidae), an endemic genus of New Zealand // Zootaxa. Vol. 1066. P. 1-42.
- Sharp D., Muir F. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera // Transactions of the Entomological Society of London. Part 2. P. 477-642.
- Skelley P.E. 1993. A method of genitalia preparation and dry preservation for Coleoptera // Proceedings Entomological Society of Washington. Vol. 95 № 2. P. 131-138.
- Snodgrass R.E. 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects // Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. 135. No. 6. P. 1-60.
- Sturani M. 1967. Ligula ed endofallo in alcune specie appartenenti ai generi *Carabus* Linnaeus, *Calosoma* Weber e *Campalita* Motschulsky // Boll. Soc. entom. ital. T. 97. P. 9-21.
- Verhoeff C. 1893. Veragleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben // Deutsche Entomologische Zeitschrift. Heft 1. S. 113-170+5 Taf.
- Wang Q. 1998. The phoracanthine beetles (Coleoptera, Cerambycidae): taxonomic, overview and generic relationship // Invertebrate taxonomy, Vol. 12(4), P. 667-684.
- Wu W., Chiang S. 1989. A taxonomic study of the male genitalia of the genus *Anoplophora* Hope (Coleoptera, Cerambycidae) // Acta Entomologica Sinica, Vol. 41, P. 284-290.
- Wu W., 1998. The glabripennis species group of the genus *Anoplophora* in China // Acta Entomologica Sinica, Vol. 41, № 3, P. 284-290.
- Wu W., Shi W. 1999. On anatomical structure of the internal sac of aedeagus in genus *Acalolepta* (Coleoptera: Cerambycidae) // Acta Entomologica Sinica, Vol. 42 (2), P. 172-175.
- Zia Y. 1936. Comparative studies of the male genital tube in Coleoptera Phytophaga // Sinensia, Vol. 7(3), P. 319-343.