

УДК 595.763.65

© 1994 г.

А. Г. Кирейчук

СИСТЕМА, ЭВОЛЮЦИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ И ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА ЖУКОВ (COLEOPTERA). I.

(A. G. KIREJTSHIUK. SYSTEM, EVOLUTION OF THE MODE OF LIFE AND
PHYLOGENY OF THE ORDER COLEOPTERA. I)

Настоящая работа докладывалась в 1989 г. на чтениях памяти Н. А. Холодковского и Международном конгрессе по колеоптерологии (Барселона) в 1990 г. Предполагалось, что материалы по этой теме сначала будут опубликованы в одном из сборников, ранее выходявших по докладам на ежегодных чтениях памяти Н. А. Холодковского, а в сокращенном виде они должны были резюмироваться в трудах конгресса. В действительности же, доклады конгресса увидели свет ранее, чем эта публикация, которая должна была быть как бы развернутым изложением идей доклада, прочитанного и опубликованного в Барселоне (Kirejtshuk, 1991). Это обстоятельство, необходимость использования некоторых дополнительных аргументов, а также адаптация первоначального текста для журнальной публикации потребовали частичного сокращения и изменения ряда разделов.

Настоящую работу в целом следует охарактеризовать как попытку разрешить очевидные противоречия, возникающие между двумя системами отряда, предложенными Кроусоном (Crowson, 1955, 1976, 1981) и Пономаренко (1969, 1973, 1983). И Р. А. Кроусон, и А. Г. Пономаренко не разделяют предлагаемое здесь построение в полном объеме и ответственность за данную интерпретацию в целом или по отдельным разделам нельзя возлагать на троих в равной мере, хотя, конечно, значительная часть идей, имеющих отношение к строению и образу жизни ныне живущих жуков, подверглась более внимательному критическому обсуждению с первым, тогда как палеонтологическая летопись и филогения обсуждались преимущественно со вторым коллегой. Чрезвычайно содержательная работа Лоуренса и Ньютона (Lawrence, Newton, 1982), а также другие работы Лоуренса (Lawrence, 1987, 1991) дали много идей для автора, который, помимо этого, получал от всех упомянутых коллег, кроме А. Ф. Ньютона, консультативную помощь по разным вопросам. Однако А. Ф. Ньютон участвовал в обсуждении выступления автора в Барселоне. Автор искренне признателен коллегам за помощь, без которой эта работа едва ли достигла бы завершения.

Композиционно эта работа состоит из 5 частей, которые, по-видимому, войдут в 4 журнальные публикации.

I. Различные пути построения системы, в которой представлен сокращенный очерк используемой аргументации. Обосновываются целесообразность и приемлемость использования данных об эволюции образа жизни для познания филогенеза и построения системы, при этом образ жизни рассматривается как комплекс исследуемых черт или выражение приемлемого

компромисса между внутренними и внешними факторами существования организмов, наследуемого в поколениях и объясняющего Линнеевский принцип в группировании живых организмов.

II. Эволюция антофильных жуков-блестянок (*Nitidulidae*), в которой рассмотрена антофагия как закономерный этап эволюции жуков-фитофагов. На примере различных групп жуков-блестянок показаны независимо формирование имагинальной и полной антофагии в этих группах, а также усиление сходства представителей разных групп за счет параллельного развития гомологичных структур и редукции особенностей, характеризующих отдельные группы, представляющие таксоны надвидового ранга.

III. Краткий очерк эволюции образа жизни, в котором изложена гипотетическая обстановка, в которой формировались первые жуки с определенным образом жизни, показаны пути преобразования приемлемых экологических обстоятельств и образа жизни в течение исторического развития отряда, а также выраженные закономерности в этих преобразованиях. Показана преемственность и взаимосвязь в трансформациях личиночного развития в зависимости от того или иного образа жизни как личинки, так и имаго.

IV. Состав и структура основных группировок жуков с таксономическим рангом семейства и выше, перечисление принимаемых автором таксонов ранга семейства в соответствии с теми следствиями, которые вытекают из разобранных закономерностей в эволюции образа жизни.

V. Замечания к проблеме выбора признаков для характеристики групп высокого таксономического ранга, где обоснованы принимаемые группировки, показана несостоятельность формальных фенетического и генеалогического подходов в построении системы, а также возможности использования для целей как систематики, так и филогенетики Линнеевского принципа определения признаков группы. Сходные изменения образа жизни вызывают сходные и параллельно развивающиеся структурные преобразования, приводящие к формированию подобных комбинаций модифицированных признаков (таксономический синдром). Усиление выраженности признаков этих комбинаций может сопровождаться редукцией — свидетельством древних различий у параллельно эволюлирующих групп (помогенез Берга). Отсюда неизбежна некоторая доля неопределенности в установлении родственных отношений.

1. РАЗЛИЧНЫЕ ПУТИ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ

Палеонтологическая летопись отряда, без которой почти невозможно построение опирающейся на филогению системы, по существу стала восстанавливаться лишь в нынешнем столетии. Однако жуки издавна были одним из излюбленных объектов систематиков и коллекционеров, что обусловило огромное разнообразие предложенных формальных («искусственных») систем, не опирающихся на эволюционную аргументацию. Даже в настоящее время, несмотря на широкую популярность эволюционных воззрений, традиции формально-фенетического подхода продолжают преобладать во взглядах некоторых исследователей. Исключительным примером может служить система Абдуллы (Abdullah, 1975), склоняющегося к агностицизму в возможностях эволюционных объяснений как оправданному основанию систематических построений (Abdullah, 1976). Чаще же принимаются эволюционные трактовки, в последние десятилетия в кладистском ключе, которые, несмотря на выдвигаемые претензии, часто опираются не столько на конкретные объяснения реальной эволюции, сколько на выдвигаемые гипотезы возможных последовательностей появления различных признаков с использованием логических методов оценки непротиворечивости гипотез

(в отношении жуков, например, в работах Reichardt, 1973; Klausnitzer, 1975, и др.). Методологические трудности при последовательном использовании логических принципов (включая эволюционно трансформистские) вне конкретной биологической аргументации достаточно хорошо понимались и раньше, что отчетливо выражено в том числе и в цитате, которую Любищев (1982 : 24) приводит, ссылаясь на Бергсона (Bergson, 1908): «даже если бы эволюция была неверна, мы могли бы пользоваться ее языком для изложения системы . . .». Трактовка результатов логического перебора признаков как модели филогенеза является по существу одной из форм редукционизма, а претензии сторонников этих методов на объективность «филогенетической системы» можно расценивать лишь как заблуждение или предрассудок, поскольку кладограмма столь же объективна и филогенетична, как и классическая фенограмма, с той лишь разницей, что в первую в отличие от второй часто закладываются как признаки, факты и закономерности, не связанные со строением, а также дополнительные алгоритмы ветвлений. Можно констатировать, что прогноз Бергсона—Любищева оправдался, в частности, в «трансформированном» кладизме, который использует лишь технику «классического» кладизма, но не требует, чтобы кладограммы в принципе подтверждались свидетельствами о филогенезе. Особую группу в систематике жуков могут составить построения, в которых для разных звеньев применена несопоставимая аргументация, как в построениях системы для отряда жуков Яблокова-Хнзоряна (Yablokoff-Khnzoryan, 1983 — см.: Crowson, 1984).

Для претендующей на естественность системы следует найти последовательное соответствие между явлениями природы и их отражением в наших построениях. Проявляющаяся в эволюции наследуемость признаков обычно кажется, и не без основания, ключом для установления такого соответствия в принципе. Обосновываются и другие представления о естественности системы организмов (Красилов, 1986; Любарский, 1991). Разделяя первую позицию (уникальности формирования изучаемого многообразия организмов как основы систематики), для выработки суждений о преемственности в линиях предок—потомок используются анализ признаков сходства и различия между таксонами. Биологические интерпретации, которые во многих случаях представляют собой просто эмпирические обобщения, могут, конечно, рассматриваться как факты и использоваться подобно традиционным признакам, однако их формализация, если таковая возможна хотя бы для части из них, представляется весьма затруднительной и сопряжена с утратой части важной для объяснения исторического развития некоторой группы, а следовательно, и для обоснования ее системы информации. Вместе с тем нередко применяемые фенетические и кладистические подходы в анализе признаков для выработки филогенетических (или генеалогических) суждений и обоснования системы не могут вывести на путь преодоления «искусственности», так как характер онтологического соответствия родственных (=генеалогических) отношений между видами исключительно случайно может совпасть с характером детерминизма («паттерна») в распределении признаков у имеющих для исследований представителей группы, которые никогда не представляют полную выборку (Ghiselin, 1981; Кирейчук, 1989а).

Конечно, в ряде случаев удастся найти правдоподобную интерпретацию корреляции родства между видами и структурной дивергенцией, что нередко используется для иллюстрации (=доказательства) правдоподобности и приемлемости генеалогической иерархии для модели филогенетических отношений. Для установления родства используются методы различения гомологии и аналогии. Попытки разорвать «порочный круг рассуждений», заключающийся в логической связи между родством, не проявляю-

щимся в признаках непосредственно, и гомологией, гипотетически выражающейся в части из сходных признаков, предпринимались многими авторами (например, Hennig, 1950, и др.), однако они сводились опять же к анализу распределения признаков (синапоморфий), и поэтому новые гипотезы были по существу столь же правдоподобны, как и гипотезы родства, выдвинутые до распространения «гипотетико-дедуктивного метода К. Поппера». Наряду с этим следует напомнить, что методы проверки истинности таких корреляций между дивергенцией и родством не существуют даже в теории. Невозможность корректно доказать или опровергнуть родство дает почву для выдвижения множества гипотез, и предпочтение одной из них отдается если не в силу авторского произвола, то в зависимости от доминирующего способа ассоциации идей. Заметим также, что популярные ныне дендрограммы как схемы генеалогий появились до работ Ч. Дарвина, широко использовались его «последователями», но практически не использовались самим Ч. Дарвином, который, быть может, отчетливо осознавал отсутствие прямой связи между этими процессами. По крайней мере непризнание им преформистского принципа рекапитуляции (Gould, 1977), кажется, подкрепляет такое суждение.

Для данных замечаний, быть может, уместно повторить то, что наследуемость признаков, появившихся анагенетически и кладогенетически, практически не различима, и это обстоятельство само по себе существенно уменьшает разрешающие способности формального анализа признаков в филогенетике. Насколько же велико число структур, появляющихся в результате кладогенеза? Теоретически они составляют настолько чрезвычайно малую долю, что ими более целесообразно пренебречь, чем строить на столь неуловимом основании систему. Поскольку увеличение числа видов (или кладогенез) не характеризуется ни специфическим признаком процесса, ни каким-либо инвариантным фактором, сопровождающим или маркирующим этот процесс, то даже допущение априорных «презумпций» и другого типа сложная аргументация для различения признаков, возникающих как следствие анагенеза или кладогенеза (Расницын, 1988, и др.), едва ли может спасти монофилетический «филогенетический анализ» (т. е. поднять до ощутимо достоверных результатов его эвристическое значение). Статистическая природа таксона (вернее — реальной группировки организмов), его динамические индивидуальные особенности существенно ограничивают возможности как формальной оценки сходства, так и определения надежных следов родства. Взрывоподобность (прерывистое равновесие или чередование когерентных и некогерентных периодов) в макроэволюции создает дополнительные трудности в использовании методов формальной оценки распределения признаков, которые по своей сути предполагают только постепенность и последовательность в накоплении формализуемых инноваций (в качестве вероятных «эволюционных шагов»). Последняя проблема неоднократно обсуждалась во многих публикациях и, кажется, здесь достаточно будет сослаться на обзоры Стенли (Stenley, 1979) и Назарова (1991). Концепция В. Хеннига применима лишь в случаях, когда можно допустить неуклонное и такое преобладание накоплений и дивергенций, которое позволяет по существу пренебрегать редукциями, гомоплазиями и реверсиями, на что справедливо указывают в том числе и сами кладисты (например: David, Nixon, 1992). Вместе с тем никто не показал, что такое преобладание дивергенций — действительно неотъемлемое свойство каждого из макроэволюционных процессов. Представления о строгой монофилии по существу просто декларация, которую можно иллюстрировать свидетельствами структурной и пространственной дивергенций, прослеживаемых лишь в немногих группах, энергично эволюировавших в недавнее время. Однако реконструкция строгой генеалогической иерархии как основы для

системы невозможна ни теоретически, ни практически. Можно найти обоснования и свидетельства усиления сходства неродственных форм за счет редукции органов, характеризующихся унаследованными от предков различиями, а также за счет параллельного прогрессивного развития структур с негомологическим сходством [номогенез Берга (1922); Любищев, 1982; Мейен, 1988а, 1988б; Кирейчук, 1989, 1992а; Kirejtshuk, 1991], что будет также показано и в этой работе. Конечно, полный параллелизм в эволюции неродственных форм теоретически невозможен, а вероятность параллелизмов чаще всего прямо пропорциональна глубине родства между организмами (Расницын, 1988). Это показано на различных группах, в том числе и на жуках (Г. Медведев, 1989, и др.).

Концепция «эволюционных шагов» легко опровергается двумя аргументами. С ее помощью невозможно допустить развитие таких сложных органов, как, например, крыло, фасеточный глаз насекомых и т. п. (Beurton, 1985, и др.). Высокие потенциальные скорости эволюции и определенная случайность в разбросе реализуемых из возможных ее путей (Симпсон, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1992, и др.) делают затруднительными, а в большинстве случаев и невозможными на данном этапе развития науки не только прогноз, но и реконструкции. Другая модель — так называемая гипотеза «молекулярных часов» — в какой-то мере спасала представления желающих обнаружить «след птицы в воздухе, змеи на камне, мужчины в женщине», но она пока находит, пожалуй, не меньше возражений, чем доказательств. В частности, митохондриальная ДНК человека, передаваемая потомкам только от матери и используемая для этих целей, как показано, не достаточно нейтральна, чтобы быть объективным маркером, а случайные утраты за счет генного дрейфа фальсифицируют ветвления «генеалогического» древа (Тори, Уолпофф, 1992). А поскольку между генеалогической иерархией отношений между видами и структурной дивергенцией нет функциональной зависимости, то и нет смысла говорить о познаваемости генеалогии с помощью морфологических методов в широком смысле (включая признаки в строении клетки и молекул).

Все формально-логические методики сортировки признаков могут быть весьма полезными для перебора объектов, характеризующихся отчетливо выраженными дискретными признаками, в большей части случайно распределенных среди них. Собственно, «филогенетический анализ» в математическом (формализованном) виде требует множества дополнительных индексов и алгоритмов, которые вовсе не увеличивают притязаемую номотетичность, а, скорее, вносят в еще больших масштабах субъективизм, присутствующий этим построениям априори. При разработке «гипотезы», «модели» или «схемы» филогенетических отношений каждой реальной группы приходится вводить дополнительные условия в качестве признаков или отменять какие-либо звенья по причинам, не предусмотренным в исходной идеализированной модели. В процессе «усовершенствования и обоснования» конкретной модели последняя насыщается значительным количеством оговорок, однако нередко без биологической аргументации, которая выражена в признаках, но не сводима к ним, и построенная диаграмма остается чисто логической конструкцией (игрой ума). В то же время биологические интерпретации требуют коррекции этих диаграмм или делают последние излишними в силу неадекватности их целей их результатам. Например, Лоренцен (Logezzen, 1992) показал, что DELTRAN-алгоритм предпочитает «признавать» параллелизмы, а не реверсии, тогда как ACSTRAN-алгоритм, напротив, предпочитает реверсии. Однако как можно по распределению признака установить, является ли он следствием параллельного развития или реверсии? Вместе с тем не нужно объяснений для того, чтобы представить, насколько различными будут модели, построенные

с использованием того или иного из указанных выше алгоритмов. Для установления параллелизмов и реверсий нужна информация вне предел распределения признаков по таксонам. Однако если такая информация имеется и дает нам основание для интерпретации, то она скорее позволит объяснить возможную дивергенцию, проявившуюся в распределении признаков, чем это можно было бы достичь перебором различных комбинаций ветвлений в модели. Нельзя также исключать из рассмотрения те важные обстоятельства, что дивергирующие формы («сестринские группы») могут приобретать выявляемые в процессе исследования апоморфные признаки вовсе не в результате и не вследствие собственно кладогенеза (David Nixon, 1992), а много позднее и по другим причинам, а также то, что монофилия (в смысле «голофилии» Хеннига) по существу недоказуемое и неопровержимое допущение (Мейен, 1988а; Кирейчук, 1989а, и др.).

Разумеется, классические источники познания филогении, а именно сравнительная морфология, палеонтология и онтогенетика, сохраняют, как и прежде, свое значение и эффективность, однако эти дисциплины могут лишь найти модусы и последовательности в структурных преобразованиях т. е. анагенетическую составляющую филогенеза, но не кладогенетическую связанную с возникновением генеалогического разрыва и определяющую иерархию «кровного» родства по типу фамильных генеалогий. Однако понятно, что отрицание возможности построения генеалогической системы означает отрицания ни филогенетических реконструкций, ни системы, основанной на этих реконструкциях, но включающую типологическую (номогенетическую — в смысле Л. С. Берга, мерономическую — в смысле С. В. Мейена или аналогичную по смыслу) составляющую. Как это можно сделать, будет показано на примере системы отряда жуков.

Восстановление палеонтологической летописи, несмотря на неизбежную неполноту, давало сравнительно надежный материал для филогенетически интерпретаций. Идеологической же основой для них нередко была традиция, которая допускает преимущественно неуклонную структурную и таксономическую дифференциацию группы от неспециализированного предка путем последовательной дивергенции и анагенеза. Иерархическая система ранее вытекавшая из логики определительных ключей, теперь предпочиталась другим потому, что ее, казалось бы, можно привести в соответствии с понимаемым в генеалогическом смысле филогенезом, но и в силу ее большей прогностичности в сравнении с системами, созданными на базе «невзвешенного сходства» (Пономаренко, Расницын, 1971, и др.) «Филогенез» в интерпретациях многих исследователей, работающих преимущественно с современными жуками, связан с идеализацией трансформационных рядов, по которым происходит и группирование в таксоны, и по ним же определяются направленность преобразования группы и ее предшествующая дивергенция. Даже систематики, которые практикуют «филогенетические» (кладистические) методы и вслед за Хеннигом (Hennig, 1950, 1981) пытаются преодолеть «эволюцию признака» и перейти к анализу филогении отряда жуков с учетом возможных параллелизмов и конвергенций (Growson, 1976, 1981; Lawgence, Newton, 1982; Lawgence, 1987, и др.), вынуждены прибегать к натяжкам, чтобы непротиворечиво объяснить распределение явно неконгруирующих признаков как в гомологичных, так и в негомологичных структурах представителей рассматриваемого отряда.

Филогения той или иной группы является частью взаимосвязанных и взаимообуславливающих процессов развития биосферы в целом. По протеканию одного из них можно делать определенные суждения о ходе в той или иной мере связанных с ним других процессов. Это обстоятельство может служить принципиальной основой для филогенетических реконструкций в тех группах, свидетельства об историческом развитии которых не попали в па-

леонтологическую летопись (Hennig, 1950; Crowson, 1970). Жуки нередко довольно обильно представлены в захоронениях, однако в подавляющем большинстве случаев отпечатки имаго включают отдельные надкрылья, особенности которых не всегда дают достаточно информации об облике жуков в целом, строении их отдельных органов и их образе жизни, а личинки, пригодные для изучения, как правило, не обнаруживаются в захоронениях. Эти обстоятельства существенно усложняют филогенетические реконструкции. Тем не менее суждения, сделанные на основании признаков надкрылий, в сочетании с данными изучения более полных отпечатков ископаемых жуков составлены А. Г. Пономаренко в единую и сравнительно полную картину, о которой можно судить по его работам, важнейшие из которых приводятся в списке литературы. Ключевые элементы этой картины будут отчасти показаны.

По мере все более глубоких и детальных исследований многих групп жуков, особенно тех, формирование которых протекало сравнительно недавно, нередко выясняется пара- или полифилетичность традиционных группировок. Крайнее выражение это обстоятельство нашло в одной из последних работ Лоуренса (Lawrence, 1987), который пришел к выводу, что инфраотряд элатериформных нуждается в существенно новом перегруппировании, поскольку не удастся формально доказать монофилетичность для большинства надродовых групп, включая, казалось бы, и довольно древние из них.

Но все же можно ли построить филогенетическую систему, не опирающуюся на генеалогию? Да, если мы изменим требования, задаваемые как кладистикой (или «филогенетическим» анализом), так и фенетикой. Примем, что невозможно ни установить абсолютное родство, ни оценить абсолютное сходство. Примем также, что по распределению признаков среди членов группы можно установить скорее модусы трансформаций, чаще характеризующие группу, а не статичные состояния, в которых можно проследить генеалогию. Лишенная претензий на отражение генеалогии (или голофилии) иерархическая диаграмма связей между таксонами, по-видимому, сохраняет какое-то объективное содержание в характере ветвления в ней. Если представить ветвления как изменения направлений в прогрессии усложнения организации, которую предполагал Ж.-Б. Ламарк, а в масштабах диверсификации таксона — выраженные нарушения «правильности», то в этой лишенной генеалогичности схеме легко усмотреть тот идеал систематического построения, который, по мнению Ж.-Б. Ламарка, и есть цель познания живой природы (Ламарк, 1955).

Следует отказаться от мифа монофилии (или голофилии) в смысле, который придавал филогении Хенниг (Hennig, 1950) и его последователи, и, следовательно, не исключать возможности включения в систему и в ее обоснование парафилетические группы. Можно признать анагенетическое формирование большинства особенностей, т. е. происходящее уже после «кладогенетического явления», ибо формирование качественных отличий таксонов высокого ранга трудно представить как следствие видообразования, или «underlying synapomorphy» (Saether, 1983, 1988), а гомоплазия среди более или менее родственных форм должна быть достаточно закономерна. Таким образом, «кладогенетический» компонент «филогенетической модели», представленной в виде иерархической двухмерной диаграммы, не есть генеалогическая составная филогении, а постулируется этот компонент просто по аналогии со структурной дивергенцией, которая может сопровождать, хотя и далеко не всегда, разрыв в токогенетических отношениях. Параллельный, прослеживаемый во многих гомологиях анагенез видов в группах, образующих таксоны надвидового ранга, является результатом деятельности других факторов (не генеалогических). К настоя-

щему времени эмпирически установлено немало закономерных процессов во всех областях: как на уровне макроморфологии (Симпсон, 1983; Татарин, 1976; Мейен, 1988а, 1988б; Воробьева, 1992, и др.), так и микроморфологии и функциональности (например, Уголев, 1982). Вместе с тем известны удачные интерпретации параллелизмов с позиции как генетики (Вавилов, 1987, и др.), так и онтогенетики (Кренке, 1933—1935; Тихомирова, 1991, и др.). Существуют и функционалистские объяснения для некоторых сравнительно сложных параллелизмов (например, параллельные трансформации в строении омматидиев сложных глаз у африканских, австралийских и южноамериканских эндемичных групп *Trogidae* из полифаг). Интересен в этом отношении конструктивистский подход, который кладистически истолкованный филогенез представляет в виде сменяющих друг друга моделей с адекватными тому или иному эволюционному этапу оптимизацией и экономичностью (Gutzmann, Bonik, 1981, и др.).

Эта проблема тесно связана с другой, все еще остающейся почти неразрешенной, — целесообразностью живой природы. Умозрительный подход Аристотеля к сущностям групп был конкретизирован («редуцирован») в принципе детерминации группой признаков, т. е. в принципе, применение которого, по К. Линнею, необходимо для создания естественной системы. К. фон Бэр целесообразность как приспособление противопоставлял целеустремленности. В большинстве случаев наука и телеология рассматриваются как несовместимые явления. Вместе с тем Любищев (1982) показал, что отношения между ними не столь уж однозначны. Уже К. А. Тимирязев и другие исследователи начала века отмечали, что Ч. Дарвин в естественном отборе возродил телеологию с полным устранением конечных причин (псевдотелизм, по А. А. Любищеву). Эволюционные представления Ж.-Б. Ламарка, В. И. Вернадского и Л. С. Берга выражено эвтеличны, поскольку отношения организма со средой в них рассматриваются через призму организма. По-видимому, уместно заметить, что додарвиновская биология, да и классический дарвинизм, согласно Туровскому и Туровской (1993), нередко связывали целостность организма и его целесообразность в организмоцентристской установке с физикалистским детерминизмом, в то время как неodarвинизм заменил их популяциоцентризмом с вероятностным детерминизмом. Винберг (1981) сетует на «телеологическую постановку вопросов, легализированную по отношению к адаптивной целесообразности». Для теории же биосферы В. И. Вернадского характерны два действующих начала, определяющих развитие живого вещества: организмы взаимодействуют со средовым многообразием так, что творчески и целесообразно изменяют и себя, и среду. Туровские подчеркивают, что для теории биосферы особенно существен тот аспект, что «организм полагает себя в среде не как особая субстанция, но как особая сила, организующая взаимодействия». Эвтелизм этой теории, возможно, объясняет невнимание научной общественности к ней. Однако для настоящего обсуждения важно то, что в этой теории через активность живого вещества и целостность биосферы в целом определяются как приспособляемость, так и целеустремленность. Позитивистские постулаты и интерпретации в рамках неodarвинизма (синтетической эволюционной концепции) встречаются за пределами представлений о популяции и политипическом виде много теоретических трудностей, они находят весьма скромное место в концепции В. И. Вернадского.

Такая же ситуация возникает и в отношении выдвигаемых здесь представлений об общей исторической судьбе группы, определяющей в большей мере таксономический синдром, чем кровное родство. Не детализируя здесь факторы, составляющие общую историческую судьбу группы, отметим, что они включают как предопределение в силу общности происхождения и, следовательно, единства исходной базы для дальнейшего развития (внутрен-

ние факторы), так и сходство в среде обитания на протяжении всего исторического развития группы (внешние факторы, в том числе географический ландшафт, особенности биотопа и положение в сообществе, тип питания и т. п.) (Кирейчук, 1992а).

Из представления об общей исторической судьбе группы можно вывести другое обстоятельство, позволяющее проводить филогенетические реконструкции. Структурные признаки и данные по онтогенезу позволяют отчасти проследить не только эволюцию биологической организации и ее индивидуального развития в историческом аспекте, но и с использованием принципа актуализации допустимы также суждения об образе жизни даже в случаях, когда сведения об организмах сводятся лишь к структурным особенностям, а установление корреляций в сосуществовании отдельных групп организмов и их взаимодействии в прошлом позволяет выдвигать суждения и об эволюции образа жизни групп организмов в прошлом.

Образ жизни, по крайней мере у насекомых, поведение которых существенно определяется инстинктивными реакциями, может рассматриваться как одна из наследуемых синтетических (комплексных) черт группы, непосредственно связанная с консерватизмом онтогенетического развития. Модификация его представляется более значительной для формирования таксономического синдрома группы близких видов, чем структурные признаки, нередко сопряженные с частными адаптациями (Линнеевский принцип, согласно которому группа определяет признаки, а не признаки — группу). Хохряков (1977) отмечает огромную роль образа жизни в филогенетике высших растений, а также коррелятивные связи распределения жизненных форм с таксономической структурой растительного царства. Красилов (1986) и многие другие также подчеркивают адаптивный смысл высших таксонов традиционной классификации.

Отмечая антропоцентричные эволюционные объяснения Ж.-Б. Ламарка, отметим, что он ставил перед собой цель «доказать, что отнюдь не форма тела или его частей обуславливает привычки и образ жизни животных, но что, напротив, привычки, образ жизни и все прочие воздействующие обстоятельства с течением времени создали форму тела и его частей у животных. С новыми формами были приобретены новые способности, и мало-помалу природа достигла того состояния, в котором мы ее видим в настоящее время». К сожалению, его доказательства оказались не без серьезных изъянов, критика которых и рецидивы «ламаркизма», «неоламаркизма» и «механоламаркизма» заслонили внесенный им огромный вклад в биологию.

Значение образа жизни как причины изохронной и гетерохронной изоморфии на уровне родов, семейств и даже отрядов отмечалось для кайнозойских брюхоногих и двустворчатых моллюсков Паратетиса (Ильина, 1979; Невеская и др., 1986). В том числе обнаружены пары отличимых только по замку видов моллюсков, один из которых происходит из сарматских отложений, тогда как другой — из акчагыльских с интервалом не менее 4—5 млн лет. Однако получив огромный массив фактов, палеонтологи сделали не вытекающий из этих данных вывод о том, что «последовательное появление одних и тех же гомеоморф в различных филетических линиях, скорее, является исключением, чем правилом».

Существенное различие образа жизни личинок и взрослых жуков представляет сложную проблему, которую также трудно, если вообще возможно, истолковать для использования в формализованном кладистическом анализе. Вместе с тем эволюцию отряда нельзя понять без учета преобразований онтогенеза его представителей на разных этапах исторического развития группы. Следует заметить, что образ жизни группы в целом характеризуется значительной пластичностью в имагинальной фазе и консерва-

тизмом в преимагинальных фазах развития. Формирование структур в онтогенезе современных жуков в скрытых и свободных стадиях развития (Тихомирова, 1976, 1977, 1991, и др.) может также служить для проверки альтернативных гипотез. Так, А. Л. Тихомирова показала, что представители разных групп подотрядов *Adephaga* и *Polyphaga* проходят сравнимые стадии онтогенетических дифференцировок, но в разных группах степени структурных дифференцировок у отрождающихся и окукливающихся личинок могут быть существенно разными. При единстве морфогенетических процессов у представителей разных групп жуков наблюдается сдвиг той или иной стадии дифференцировки либо на активную фазу личинки, либо в скрытые фазы яйца или куколки. На основании градиент-факторной теории регуляции онтогенеза Новака (1961) А. Л. Тихомирова, однако, полагал, что внутренние факторы онтогенеза насекомых включаются благодаря физиологическим и биохимическим причинам. В частности, степень эмбрионизации и дезэмбрионизации отрождающихся личинок она связывала с качественными отличиями в диете (животной, грибной, растительной) (Тихомирова, 1977). Вместе с тем значительная корреляция трофики и степени структурной дифференцировки личинок наблюдается скорее в связи с различиями в образе их жизни, чем в связи с тем или иным видом пищи. Решающие причины, кажется, заключены не только в способах передвижения хищных, грибоядных и растительноядных личинок, но и в существенных различиях необходимого потенциала размножения разных жизненных форм, различных масштабах их элиминации, потребности и возможности быстрого роста индивидуумов (Кирейчук, 1989б).

Противоречивость индивидуального развития форм с полным метаморфозом состоит в том, что развитие каждого организма в любом случае нацелено на достижение имагинальной дифференцировки (эквивиальность) (Шишкин, 1988), но вместе с тем личиночные стадии имеют выраженную тенденцию к сугубо личиночным адаптациям к определенному образу жизни в рамках нормированного наследственностью онтогенеза. В результате такой сложной динамики процесса возможны и даже предопределены многочисленные параллелизмы, нередко реализуемые в филогенезе отряда, а также значительные вторичные усложнения метаморфоза (к примеру у паразитических форм). Нарушения в последовательности дифференцировки, а также гетерохронии в развитии отдельных органов могут приводить не только к анаболиям, но и необратимым педоморфным нарушениям в исходной дефинитивной фазе, которые в дальнейшем филогенетическом развитии закрепляются. При этом педоморфозы характерны и нередки не только в случае эволюции отряда жуков или членистоногих (Тихомирова, 1991), но и филогенез позвоночных (Шмальгаузен, 1964; Воробьева, 1992, и др.) или растений (Мейен, 1988а, 1988б, 1990) едва ли объясним без признания такого рода явлений (для растений используется термин фетализация). Понятно, что любое педоморфное изменение неизбежно нарушает элементы рекапитуляции в онтогенезе и соответственно уменьшает (и без того ничтожные) шансы проследить генеалогическое родство.

Возможно, педоморфными структурами являются, например, цервикальные склериты или криптоплевроны переднегрудного сегмента у имаго полифаг, рассматривающиеся чуть ли не единственными апоморфиями для этого подотряда. То же относится и к возникающим у взрослых жуков из разных надсемейств полифаг простым глазкам, которые иногда трактуются как плезиоморфные для отряда признаки (Crowson, 1975; Abdullah, 1971), и некоторым другим структурным особенностям отдельных групп. Ранее было отвергнуто «купедоидное строение заднегруди» с незамкнутой средней тазиковой впадиной, которую достигает передний край метэпимера (Пономаренко, 1969), как структура, характерная исключительно архо-

стематам. Архаичный облик многих современных жуков, в особенности из подотрядов миксофаг и полифаг определяется, по мнению многих исследователей, пedomорфными преобразованиями (Пономаренко, 1983). Широко известно вторичное развитие имагинального брюшка симфиогастрического типа, структурно имитирующего примитивное состояние, среди различных групп *Polyphaga* от исходного гаплогастрического типа. Криптоплеврон переднегруди — последний оплот голофилии подотряда *Polyphaga* — также, по-видимому, не является синапоморфией, унаследованной от предка подотряда (согласно личному сообщению М. Еха и М. Jäch — у некоторых представителей семейства *Elmidae* проплеврон взрослых жуков выступает наружу, а у *Tenebrio molitor* из *Tenebrionidae* пронимфоидная стадия несет снаружи обособленный «проэпистерн» — Тихомирова, 1991).

Помимо указанных способов коррекции филогенетических реконструкций учитывались возможности морфогенеза, проявляющиеся через транзитивный полиморфизм (Мейен, 1974, 19886) и гетеробатмию (Тахтаджян, 1966), которые нередко маскируют и делают неконгруэнтными трансформационные ряды эволюирующих параллельно структур. Полярность подверженных транзитивному полиморфизму структур не следует интерпретировать как несомненный показатель архаичности или продвинутой, хотя такое совпадение не исключено. Слияние и расчленение терминальных члеников личиночных лапок весьма ненадежно в качестве «конституционного» признака подотряда. Так, Чен (Chen, 1946) отмечает разделение последнего членника у личинок некоторых представителей родов *Philonthus* Curtis, 1825 и *Bledius* Mannerheim, 1830 (*Staphylinidae*), а Кроусон (Crowson, 1962) указывает, что у некоторых *Cupedidae* лапка последней личиночной стадии сливается с претарзусом в один членник, у паразитических личинок родов *Lebia* Latreille, 1802 и *Paussus* Linnaeus, 1775 (*Carabidae*) членники ног олигомеризируются до трех. И наконец, у личинок *Micromalthus debilis* LeConte, 1878 (*Micromalthidae*) в различных генерациях ноги могут быть купеидными с двумя коготками («карабоидная»), редуцированными до короткого простого выроста («куркулионоидная») или даже отсутствовать («церамбикоидная») (Lawrence, 1991), а у личинок *Rhyzodidae* есть только один коготок (Крыжановский, 1983). В определенной мере с транзитивным полиморфизмом можно увязывать также некоторые параллельные преобразования, наблюдаемые у жуков-блестянок, а также, по-видимому, у близких к ним катеретид (*Kateretidae*), независимо освоивших антофильный образ жизни.

II. ЭВОЛЮЦИЯ АНТОФИЛЬНЫХ ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК (NITIDULIDAE)

Антофагия насекомых в целом и, в частности, антофагия жуков привлекает внимание энтомологов многих поколений. Имеется значительное число публикаций о значении антофагии жуков в эволюции высших растений, хотя при этом очень редко предполагается возможность обратного влияния в коэволюционных взаимоотношениях антофильных жуков и растений (за исключением многочисленных работ по адаптивным взаимоотношениям между жуками-филлофагами и высшими растениями). Влияние растительной пищи на насекомых не столь выражено в результатах филогении отряда жесткокрылых в противоположность покрытосеменным растениям, происхождение которых обычно связывают с деятельностью жуков-антофагов (Тахтаджян, 1961, и др.), и поэтому это влияние рассматривалось как не заслуживающее какого-либо специального исследования. Антофагия взрослых жуков и их личинок, как правило, рассматривалась вне определенной зависимости формирования второй от первой, вследствие чего закономерности в преобразовании трофики, которые обсуждаются в данном

разделе, до сих пор не находили заслуженного места в теоретических построениях исследователей этой проблемы.

Жуки-блестянки (*Nitidulidae*) представляют собой сравнительно молодое семейство в отряде (Кирейчук, Пономаренко, 1990), многие группы которого освоили питание на цветках высших растений. Как выражение склонности к тому или иному образу жизни в определенном субстрате, нежели безусловной генеалогической близости, можно трактовать усиливающее сходство в некоторых антофильных группах этого семейства. Именно благодаря его «молодости» такие корреляции между закономерностями в изменении образа жизни и структурными трансформациями отдельных его групп возможно проследить. Однако для иллюстрации указанных корреляций целесообразно совершить короткий экскурс в принятую здесь концепцию происхождения и эволюции семейства, которая будет более подробно рассмотрена в одной из дальнейших работ.

II. 1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В СЕМЕЙСТВЕ ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК (*NITIDULIDAE*)

Мезозойские кукуйонидные в целом известны исключительно из отложений мелового возраста (семейства *Endomychidae*, *Coccinellidae*, *Lathridiidae*, *Cucujidae*, *Nitidulidae*, *Erotylidae*, *Silvanidae*: Schlee, Dietrich, 1970; Crowson 1976, 1981; Жерихин, 1977, 1988; Пономаренко, 1983; Дмитриев, Жерихин 1988; Кирейчук, Пономаренко, 1990). Сравнительная бедность этого надсемейства в тафоценозах верхних слоев мела, с одной стороны, связана с тем, что только к концу этого периода проходила основная диверсификация кукуйонидных (по-видимому, на 50 млн лет позднее аналогичного процесса среди тенебрионоидных), а с другой — определялась экологической стратегией жуков этого надсемейства, которая не направлена на продолжительное существование взрослых жуков. Последнее обстоятельство допустимо, конечно, лишь как предположение, объясняющее то, что жуки этого надсемейства имели меньше шансов попасть в захоронения по сравнению с другими жуками, которые обитали в течение длительного периода в определенных местах на поверхности субстрата. Данные об ископаемых жуках-блестянках весьма далеки от того, чтобы можно было быть уверенным в наших знаниях о ранних стадиях эволюции семейства. Некоторые представители подсем. *Epuraeinae* обнаружены среди отпечатков из нижнего мела, а одна из форм из верхнего мела, бесспорно, должна относиться к весьма продвинутой группе подсем. *Nitidulinae* (Кирейчук, Пономаренко, 1990). Кроме того, мне известны некоторые отпечатки из верхнемеловых отложений, в которых можно безошибочно признать подсем. *Epuraeinae*, хотя определение их родовой принадлежности едва ли возможно из-за слабой выраженности структур в отпечатках. Наконец, немало лесных бореальных жуков-блестянок представлено в коллекциях балтийского янтаря (эоцен — Nieke, Pietrzeniuk, 1984), большинство из которых следует рассматривать в составе современных родов из 4 подсемейств (*Epuraeinae*, *Carpophilinae*, *Nitidulinae*, *Cryptarchinae*), а в более поздних захоронениях обнаружены подсем. *Cillaeinae* в олигоцене (Wickham, 1913), а подсем. *Cybocephalinae* — в отложениях постпалеоценового возраста (Palmer, 1957).

Согласно Дмитриеву и Жерихину (1988), хорошо выраженные в отпечатках клероидные, тенебрионоидные и хризомелоидные, а также виды палеоэндемичной группы, представленной родом *Parandrexia* Martynov, 1926, появляются не позднее триаса. Истинные же жуки-блестянки появляются вместе с другими кукуйонидными, а также дерместоидными и бострихоидными только в отложениях мела, увеличивая представительство к концу этого периода (Пономаренко, 1983). Если допустить, что такое распределе-

ние в определенном смысле отражает динамику появления различных надсемейств жуков, а именно такому допущению должно быть отдано предпочтение, то в отличие от ранее широко принятого мнения, происходящего из традиционной трактовки увеличения структурной сложности как аналога эволюции, нам следует предпочесть возможность формирования кукуйонидных не ранее, а скорее — позднее тенебрионидных и хризомелоидных, которые стали узнаваемыми в отпечатках группами примерно на 50 млн лет раньше. Эту ситуацию можно объяснить следующим образом. Основная диверсификация кукуйонидных протекала тогда, когда характерные мезозойские группы растений становились все более и более редкими, до тех пор пока они не были вытеснены увеличивающимися в численности и разнообразии покрытосеменными. Таким образом, эволюция кукуйонидных кажется тесно связанной с развитием кайнофитной флоры (Кирейчук, 1989б, 1992а) даже в случае, если эта группа жуков сформировалась до меловых катаклизмов в биоте. Взаимоотношения между кукуйонидными и растениями кайнофита первоначально осуществлялись через посредство различных групп грибов, и только к концу мела более тесные и непосредственные взаимоотношения начали устанавливаться. Сперва это были связи с генеративными органами высших растений (как голосеменных, так и покрытосеменных), а в дальнейшем и с другими органами растений (Кирейчук, 1984; Кирейчук, 1989б).

Группу, наиболее близкую к исходной для кукуйонидных, следует искать среди клеронидных. В частности, семейства, близкие к щитовидкам (*Peltidae*), скорее всего, представляют собой наименее продвинутые группы среди кукуйонидных жуков в целом (Кирейчук, 1992). Следует отметить экологическую и поведенческую особенность ряда архаичных групп кукуйонидных из семейств *Derodontidae* и *Nosodendridae* (из надсем. *Dermestoidea*), *Peltidae*, *Lophocateridae* и *Phloiophilidae* (из надсем. *Cleroidea*), а также архаичных представителей из различных подсемейств жуков-блестянок (*Calonecrinae*, *Epuraeinae*, *Amphicrossinae*, *Carpophilinae*, *Nitidulinae*, *Cillaeinae*, *Cryptarchinae*). Эта особенность заключается в предпочтении этими жуками для своего питания и развития влажных забродивших субстратов, которые часто формируются в местах вытекания древесного сока, разлагающихся мягких фруктификаций и в сходных продуктах (Кирейчук, 1989б). Предположение о связях предков блестянок с эфемерными консорциями лесных сообществ косвенно подкрепляется также данными об их сравнительно быстром личиночном развитии и об окукливании, за немногими исключениями, в почве. Если морфологические последовательности (Кирейчук, 1992) совместить с установленной к этому времени палеонтологической летописью, то филетические отношения родственных жукам-блестянкам групп можно изобразить так, как это показано на рис. 1.

Гипотеза о древности или исходности антофагии для семейства жуков-блестянок (Crowson, 1988, 1990) не имеет фактических подтверждений. Замечу лишь, что мы не находим среди блестянок полных антофагов с очень широким ареалом, который мог бы свидетельствовать о древности антофагизации. Нет также ни одного докайнозойского отпечатка блестянки-антофага. И наконец, сближение групп *Epuraeinae*, *Meligethinae* и родов, близких к *Mystrops* Erichson, 1843 (Grouvelle, 1913; Gillogly, 1962; Crowson, 1988, 1990; Jelinek, 1992), основано исключительно на конвергентно формирующихся признаках и не может рассматриваться как филогенетическое.

Что касается дивергенции собственно жуков-блестянок, то здесь принята модель, отличная от предложенных ранее (Кирейчук, 1982, 1986а), хотя и основана в том числе на аргументации, частично высказанной в указанных работах. В настоящей работе будут изложены лишь главные моменты, определяющие предлагаемую здесь схему (рис. 2), однако детальное ее обсуждение будет опубликовано в работе, специально посвященной филоге-

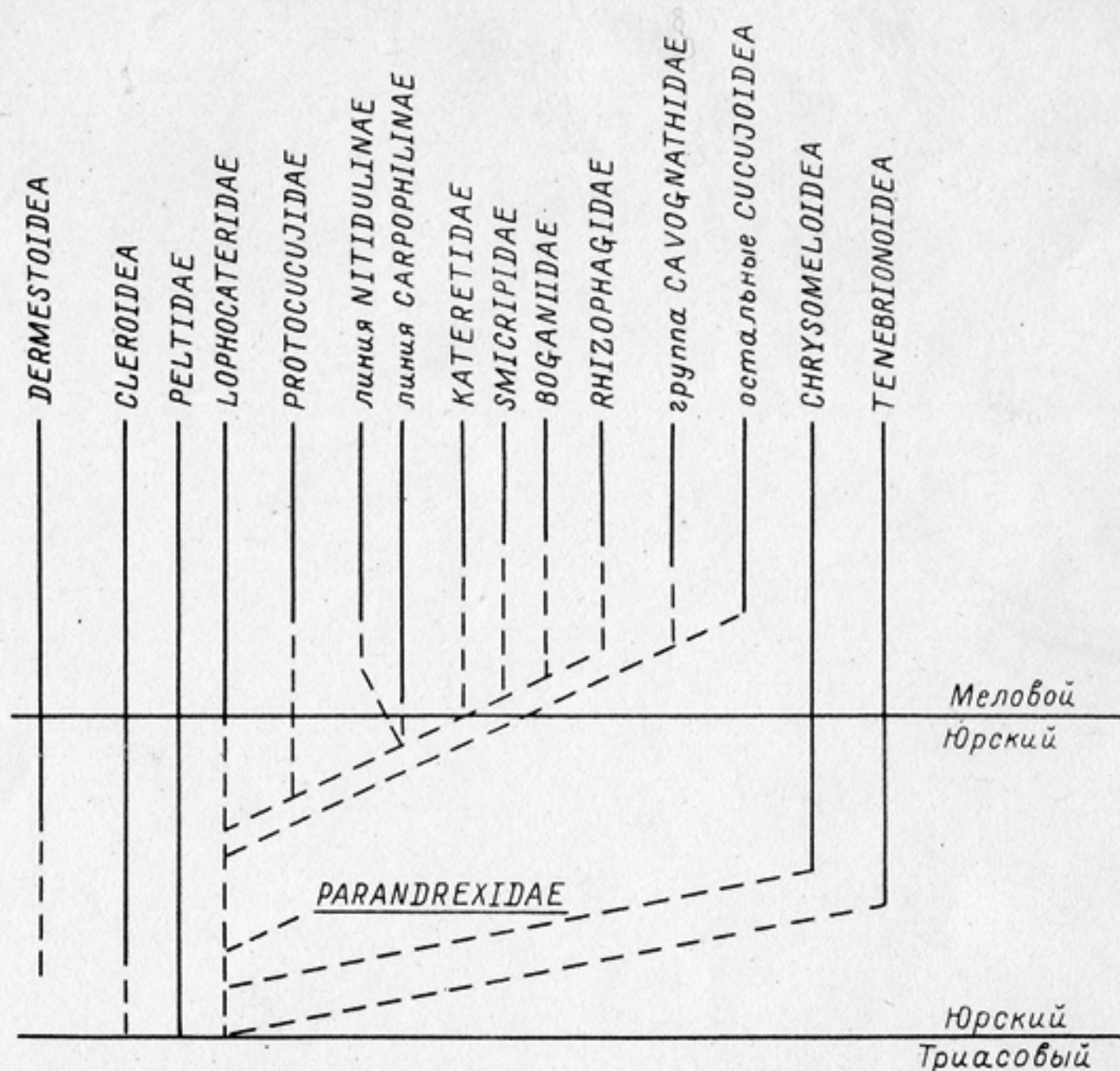


Рис. 1. Филогенетические отношения основных групп кукуйформных (без надсемейств *Bostrichoidea* и *Lymexyloidea*).

нии жуков-блестянок. Здесь принято, в отличие от предыдущих построений, что почти все подсемейства блестянок обособились друг от друга сравнительно давно, уже на ранних этапах эволюции семейства. Тем не менее, группы подсемейств, названных нитидулиной (*Meligethinae*, *Nitidulinae*, *Cyllaeinae*, *Cryptarchinae*, *Cybocephalinae*) и карпофилиной (*Calonecrininae*, *Epurinae*, *Carpophilinae*, *Amphicrossinae*¹) линиями, кажется, обособились как две группы до формирования принятых для современных жуков-блестянок подсемейств. Данное предположение может быть признано в силу значительной устойчивости в структурных различиях обеих линий. Вместе с тем сравнение групп, входящих в эти линии, выявляет обстоятельства, которое на первый взгляд представляется трудным для объяснения. Им значительно большее разнообразие в строении многих органов и немалое количество апоморфий, характерных для каждого подсемейства, нитидулиная линия не обнаруживает ни одной общей черты, которую можно было бы трактовать как синапоморфию и которая позволила бы формально зафиксировать «монофилию» группы. Для объяснения этой ситуации можно использовать принцип архаичного разнообразия Мамкаева (1979), согласно которому

¹ Группы карпофилиной линии понимались ранее как трибы (Кирейчук, 1986, 1990) и только за одной из них признавался ранг обособленного подсемейства (*Calonecrininae*). Вместе с тем необходимостью уравновесить все группы, включаемые в семейство жуков-блестянок, можно объяснить повышение ранга для некоторых групп карпофилиной линии в настоящей работе.

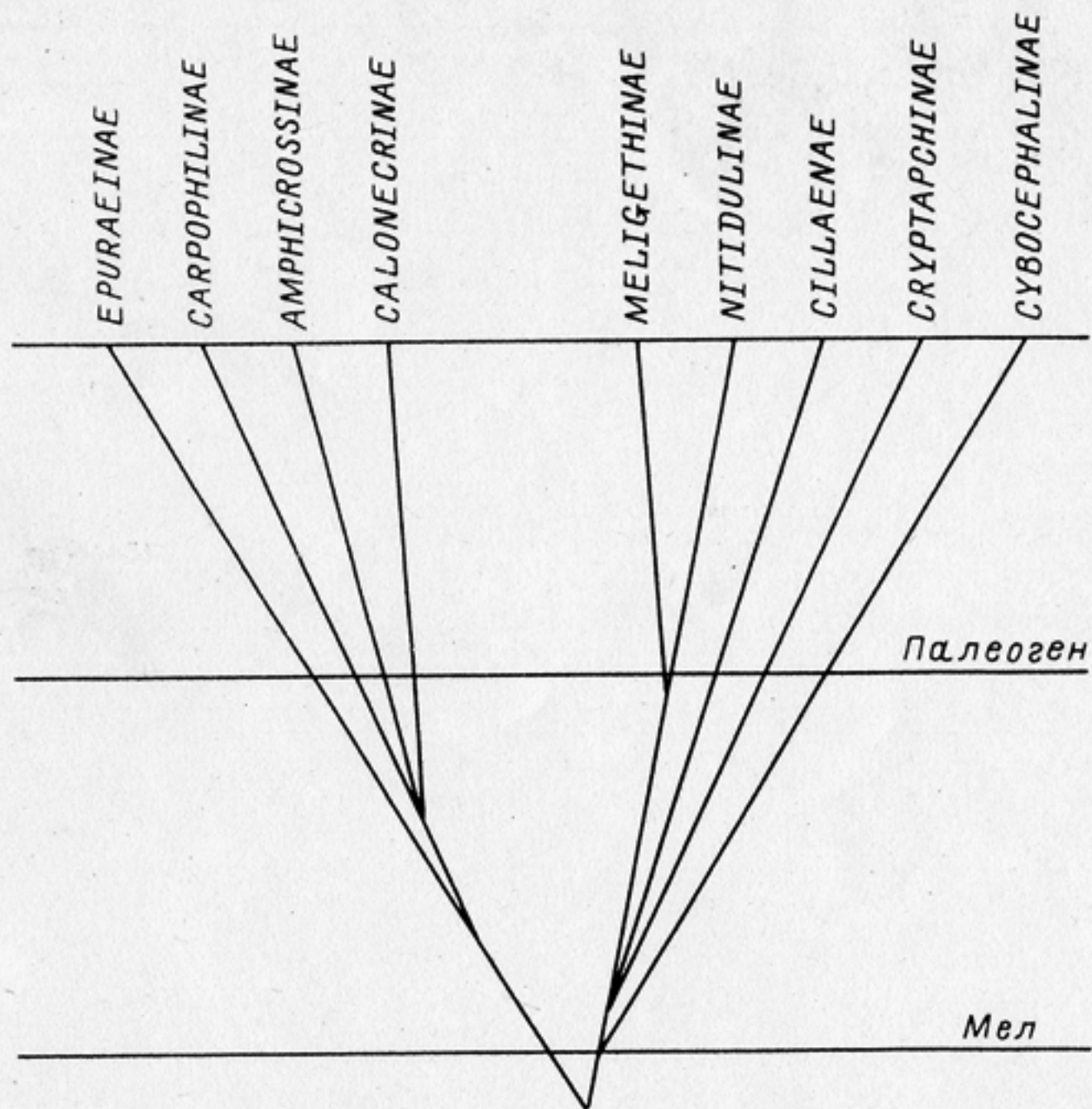


Рис. 2. Филогенетические отношения подсемейств жуков-блестянок.

наибольшие различия сохраняются внутри той из сравнимых гипотетически родственных групп, которая сохраняет следы формирования нового структурного типа (или организации), т. е. формирования группы нового таксона высокого ранга. Этот принцип позволяет предположить, что карпофилиновая линия представляет собой одно из ответвлений нитидулиновой линии, и поэтому эта линия сохраняет лишь те черты, которые характеризовали ее непосредственного предка или формировались вследствие обусловленности этих черт особенностями предка, но не сохраняет то разнообразие, которое обусловлено было шириной изменчивости всех групп родственных таксонов.

Таким образом, в раннем мелу обе, нитидулиновая и карпофилиновая, линии, по-видимому, уже существовали как обособленные и узнаваемые группы; а в течение мелового периода завершилось обособление всех современных подсемейств (возможно, за исключением подсем. *Meligethinae*). После обособления подсемейств эволюционные преобразования внутри карпофилиновой линии протекали сравнительно медленно в рамках консервативной и близкой к исходной экологической зоны, т. е. в нестабильных условиях эфемерных сообществ в увлажненных лесных местообитаниях. Наиболее процветающие группы этой линии смогли расширить спектр приемлемых для их обитания и развития условий благодаря освоению генеративных органов высших растений (*Euraeinae*) или вследствие приспособления к жизни в сухих растительных продуктах, таких как семена или сухие плоды (*Carophilinae*).

Нитидулиновая линия, сохраняя довольно широкий спектр структурной и экологической изменчивости, скорее всего, дивергировала относительно

устойчивыми темпами, постепенно увеличивая первоначальное разнообразие, в противоположность процессам, протекавшим в карпофилиной линии. Можно допустить, однако, что обособление подсем. *Cybocephalinae*, современные виды которого известны исключительно как хищники или паразитоиды кокцид, произошло несколько раньше других подсемейств. По крайней мере его всесветное распространение (исключая, конечно, приполярные области), многочисленность его видов и сравнительно низкий уровень структурной изменчивости внутри этого подсемейства позволяют делать такое предположение, хотя значительная гомоморфность определяется в том числе и адаптивностью структурного типа, характерного для этой группы. Кокциды регистрируются в палеонтологической летописи начиная с позднего мела (Попов, 1980), хотя вполне вероятно, что *Cybocephalinae* могли осваивать хищный образ жизни в колониях кокцид или их предков уже после того, как стали хищниками и паразитоидами с мелкими размерами тела. Другая кокцидофильная группа жуков-блестянок, сформировавшаяся позднее и, бесспорно, независимо от указанного подсемейства (*Cydrampodini*: из подсем. *Nitidulinae* — Kirejtshuk, Lawrence, 1992a), не обнаруживает сходства в значительной миниатюризации и в тенденции к складыванию тела в шар. Подсемейства *Nitidulinae*, *Cillaeinae* и *Cryptarchinae*, если судить по степени разнообразия и характеру распространения, начали обособление друг от друга, по-видимому, довольно давно, хотя некоторые группы сохраняют довольно архаичное структурное состояние тех или иных органов, как бы нарушая четкость в хиатусе между этими подсемействами (особенно это ярко выражено в группах, известных с Гавайских островов и из Патагонской области). Однако принимая во внимание ограниченность экологических требований двух последних из указанных выше подсемейств, кажется вероятным, что оба подсемейства выделились из общего нитидулиного ствола, который состоял из форм, в значительной мере сходных с современными архаичными представителями подсем. *Nitidulinae*. Наибольшая сложность в интерпретации времени формирования связана с подсем. *Meligethinae*. Тем не менее корни этого подсемейства, скорее всего, следует искать среди нитидулиных предков Восточного полушария на рубеже мезо- и кайнозоя.

II. 2. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, РАЗВИТИЯ И ОБРАЗА ЖИЗНИ ЖУКОВ-АНТОФАГОВ

Несколько лет назад была предложена гипотеза о наиболее вероятных путях перехода жуков к питанию и развитию на живых вегетативных органах высших растений от исходной (ксило-) мицетофагии, чаще всего осуществляющегося через промежуточную стадию питания и развития в генеративных органах растений (Кирейчук, 1989б). Формирование полной (т. е. имагинальной и личиночной) анто- или карпофагии является важнейшим пунктом для понимания эволюционного развития многих групп, включающих ныне преимущественно фитофагов, которые ныне процветают и дают чрезвычайно широкий спектр различных трофических типов, возникших вторично. Изначально же именно установление устойчивых трофических связей с генеративными органами растений открыло перед жуками с такими связями перспективу дальнейшей экспансии их на другие органы живых растений.

При формировании антофагии возникает особый «селективный режим», существенным компонентом которого является сопряженность периода развития насекомых с периодом существования генеративных органов растений, приемлемых для их питания и развития. Саговниковые и немало других голосеменных имеют сравнительно продолжительный период пыления муж-

ских и длительное созревание женских шишек, что позволяет даже крупным насекомым успеть завершить развитие. Тем не менее нередкие отклонения в сроках созревания генеративных органов создают определенные преимущества для форм, личиночное развитие которых протекает быстрее. Ускоренное развитие является более или менее обязательным свойством, которое можно интерпретировать как адаптацию, важную для насекомых, освоивших цветки покрытосеменных со сравнительно коротким периодом цветения. Как следствие ускоренного развития можно рассматривать измельчение размеров (или миниатюризацию), сопровождающееся пedomорфным преобразованием отдельных органов взрослых, а также дезэмбрионизацией личинок. Развитие личинок внутри или вблизи концентрированного пищевого ресурса приводит к малоподвижному образу жизни, также способствующему дезэмбрионизации развития.

Кажется оправданной интерпретация различий в степени личиночной дифференцировки хризомелоидных и куркулионоидных, с одной стороны, и остальных жуков-антофагов — с другой, скорее, как следствие прогрессивной дезэмбрионизации, степень которой в некотором роде находится в зависимости от продолжительности процесса антофагизации и дальнейшей филлофагизации. Измельчение, дезэмбрионизация личинки, ускорение индивидуального развития и пedomорфоз имаго, составляющие синдром антофагизации и филлофагизации, хотя взаимосвязаны и взаимозависимы, значительно варьируют в степени проявления в разных группах (гетеробатмия), что отчасти и определяет особенности каждой из них. Следует отметить, что указанные закономерности (адаптационные тенденции) не являются специфичными для процесса анто- и филлофагизации, поскольку в тех или иных сочетаниях проявляются в группах с другими типами образа жизни. Известные антофильные «приспособления» взрослых жуков (Гринфельд, 1978) разложимы на специфические отношения (частные адаптации) их обладателей к тому или иному типу пищи (например, микро- или макрофагии и т. п.), способам ее достижения, формам тактильного и другого сенсорного восприятия среды и пищи, но вовсе не к собственно питанию генеративными органами растений.

Развитие антофагии без существенных структурных перестроек имело важные следствия для дальнейшей эволюции жуков-антофагов. Во-первых, это способствовало освоению питания другими органами живых растений (филлофагизация), так как отсутствовали специализированные структуры, которые ограничивали бы дальнейшие преобразования в группах жуков-антофагов (как это произошло с высшими чешуекрылыми и пчелиными). Во-вторых, это обстоятельство позволило ряду групп пройти в некотором роде обратное развитие по типу трофики к мицето- и ксиломицетофагиям, например, у *Disteniidae*, *Cerambycidae* среди хризомелоидных, а также *Athribidae*, *Oxycorinidae* у некоторых *Aglycyderidae*, *Brentidae*, *Platypodidae*, *Scolytidae*, *Cossoninae* и других *Curculionidae* из куркулионоидных.

II. 3. СТРОЕНИЕ ИМАГО И ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ АНТОФИЛЬНЫХ ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК (NITIDULIDAE)

За исключением мелких размеров, симилиации внешнего облика и упрощения строения, у антофильных блестянок невозможно найти какие-либо особенности, которые проявились бы у всех этих групп. Одновременно с этим следует отметить, что у разных групп мелких мицетофагов этого семейства можно найти сходство в органах, которое представляется характерным для блестянок-антофагов. Данное обстоятельство может рассматриваться как свидетельство сравнительно недавнего развития антофагии среди известных групп блестянок, обитающих в генеративных органах растений. Древняя

связь видов рода *Perilopsis* Reitter, 1875 с мужскими стробилами араукарии и агатисов Австралии и Новой Гвинеи, казалось бы, подтверждаемая и реликтовым ареалом, тем не менее входит в противоречие с данными о возможном личиночном развитии патагонского вида этого рода блестянок в цветках *Nothofagus*. Во всяком случае антофагизация этого рода не сопровождается структурными трансформациями, характерными и для других антофагов, за исключением редукции лаброфарингеального вооружения и мандибулярной простеки. Это показывает, что сам по себе режим антофагизации не приводит к резкой перестройке организации (адапацио-морфозу). Вместе с тем, вероятно, не более древние специализированные антофаги (например, подсем. *Meligethinae*, или комплекс родов, близких к *Mystrops* Erichson, 1843), связанные с покрытосеменными, существенно обособлены как от других антофагов, так и от остальных блестянок, что может быть отчасти связано с большим давлением режима антофагизации в случаях освоения цветков покрытосеменных в сравнении с таковым при адаптации к жизни в стробилах голосеменных растений (см. выше).

Все группы антофильных блестянок характеризуются упрощенным строением большинства органов, включая форму тела и отдельных склеритов, укорочением надкрылий, характером опушения и скульптуры покрова, вооружением ног и частей ротового аппарата взрослых и личинок. Среди антофагов наиболее обычны в значительной степени вторичные модификации усиков взрослых жуков и их булавы. Ротовой аппарат взрослых антофильных блестянок изменяется отчасти по закономерностям, которые указаны Гринфельдом (1978). Простека мандибулы редуцируется, и во многих случаях мандибула несет мембранозную лопасть с ресничками. Единственная лопасть максиллы покрыта утолщенными микротрихиями с притупленными вершинами, а последний членик их щупиков нередко удлинен, но обычно не расширен к вершине. Лопастей лабрума в большинстве случаев очень длинные, нередко далеко выступают перед краем эпикраниума, очень густо покрыты длинными волосками, однако у некоторых антофагов рассматриваемого семейства доли лабрума очень короткие (например, антофаги и комплекса родов, близких к *Aethina* Erichson, 1843).

Для строения личинок блестянок, развивающихся как в цветках, так и в шишках голосеменных, характерна тенденция к общей редукции выроста и опушения, включая редукции урогомф и дорсальных щитков. Нередко на вершине претарсуса развивается длинная щетинка или адоральный пузырек. Лабрум с редуцированным опушением и вооружением, в том числе и на эпифарингеальной поверхности. Для мандибулы личинок антофагов и филлофагов из жуков-блестянок свойственно упрощение, сопровождающееся редукцией простеки, а также иногда и развитие по краю мембранозной лопасти (как у видов подсем. *Meligethinae*: Hayashi, 1978) или зубцов (у представителей рода *Xenostrogylus* Wollaston, 1854 из подсем. *Nitidulinae*: Peyerimhoff, 1910).

Далее здесь приведены лишь некоторые ярко выраженные особенности строения всех антофагов из данного семейства.

II. 4. ФОРМИРОВАНИЕ ИМАГИНАЛЬНОЙ И ПОЛНОЙ АНТОФАГИИ СРЕДИ ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК (NITIDULIDAE) И ДАЛЬНЕЙШЕЕ ЕЕ РАЗВИТИЕ

Наиболее обычный тип взаимоотношений жуков с цветками покрытосеменных и стробилами голосеменных выражается в поедании пыльцы взрослыми жуками. Некоторые авторы подвергают критике кантарофильную теорию ввиду кажущейся односторонности и негативности таких отношений для растений (Гринфельд, 1978). Тем не менее нельзя не признать участия

в опылении некоторых растений даже жуков, личинки которых непосредственно не связаны с растениями (Хнзорян, 1954; Essig, 1954; Hawkeswood, 1982; Gazit et al., 1982; Beach, 1984; Henderson, 1984, 1985, и др.). Легко можно допустить, что многие блестянки, известные только по собранным на цветущей растительности взрослым жукам, должны относиться к этой экологической группировке. Таковых можно найти почти во всех подсемействах, за исключением *Calonecrinae* и *Cybocephalinae*. Но строгая приуроченность имаго к генеративным органам растений при прохождении личиночного развития в грибах или в субстратах с грибным мицелием известна для видов подродов *Haptoncus* Muggay, 1864, *Haptoncurina* Jelinek, 1977, *Micrurula* Reitter, 1884 из подсем. *Epuraeinae*, а также для некоторых представителей родов *Aethina* Erichson, 1843 и *Cychramus* Kugelann, 1794 из подсем. *Nitidulinae* (Hayashi, 1978; Jelinek, 1992, и др.).

Один из путей в освоении генеративных органов растений обнаружен при изучении образа жизни представителя рода *Brachypeplus* Erichson, 1842, связанного с саговником *Macrozamia communis*, довольно обычного в умеренных лесах вдоль Водораздельного хребта Австралии. Взрослые жуки и личинки этого вида держатся у вершины ствола между основаниями молодых листьев, а также вдоль осевого стебля мужских и женских стробил, в которых развивается также несколько видов из подсем. *Erihrininae* (*Curculionidae*). В этих же местах обитают щитовки и ложнощитовки (*Pseudococcus zamiae* Lucas), в результате деятельности которых образуется значительное количество медвяной росы и мучнистых экскрементов, на которых произрастают плесневые грибки, служащие, по всей видимости, основным источником пищи для взрослых и личинок этого вида *Brachypeplus*. Взрослые, а возможно, и личинки потребляют также и обильно высыпавшуюся во время пыления мужских шишек пыльцу. Судя по литературным данным (Tang, 1987), можно предположить, что обитание равнокрылых в стробилах саговников довольно обычно как в настоящее время, так и в прошлом, и такое совместное обитание их с жуками в стробилах голосеменных (даже в шишках мезозойских беннеттитовых) могло служить промежуточным звеном при переходе от мицетофагии к собственно поллинофагии.

В качестве второго примера возьмем другой вид рода *Brachypeplus* из Австралии (*B. kemblensis* Blackburn, 1902). Этот вид живет на цветках *Alocasia macroglyza* (Araceae), соцветие которого образует продолговатый початок, окруженный влагалищным листом так, что немногие насекомые могут проникать внутрь соцветия. По моим, а также Дж. Ф. Лоуренса (J. F. Lawrence) наблюдениям в районе горы Глориас вблизи Брисбена (Квинсленд) початки *A. macroglyza* регулярно посещают 4 вида насекомых: *Neurocheta inversa* McAlpine (*Neurochitidae*, *Diptera*), *Trigona carbonaria* Smith (*Apidae*, *Hymenoptera*), gen. sp. (*Omalinae*, *Staphylinidae*), *Brachypeplus kemblensis* (*Nitidulidae*), причем мухи и жуки развиваются в початках. Однако в других местах, согласно литературным сведениям, в разлагающихся цветках этого вида растений могут развиваться и другие насекомые из двукрылых и трипсов (Shaw et al., 1982; Shaw, Cantrell, 1983). Только плоские *Brachypeplus* и *Omalinae* легко проникают как внутрь, так и наружу, тогда как другие, менее уплощенные формы, проникнув, остаются внутри соцветия и погибают. После созревания семян вершинная тычиночная часть при воздействии гриба *Fusarium* (Shaw et al., 1982) начинает забраживать и «разжижаться», а внутри початка начинают развиваться личинки *Neurochaeta* и указанных выше жуков, причем если личинки стафилинид преимущественно хищничают на двукрылых, то в рацион личинок *Brachypeplus* входят главным образом оставшаяся в початке пыльца и забродившая его мякоть.

Классическим примером развития антофагии может служить описание образа жизни *Neopocadius nitiduloides* Grouvelle, 1906 (*Nitidulinae, Nitidulidae*) и *Hydnorobius hydnorae* (Pascoe, 1868) (*Oxycorynidae*) в цветках неотропического паразитического растения *Prosopanche* из довольно архаичной группы (сем. *Hydnogaceae*) (Bruch, 1923). Род *Neopocadius* находится в значительной филетической близости к комплексу *Aethina* Erichson, 1843, филогения которого будет разобрана ниже несколько подробнее в свете процессов антофагизации. Облик и детали строения *N. nitiduloides* в целом такие же, как у родственных этому виду форм мицетофагов. Цветки сем. *Hydnogaceae*, по мнению Фегри и ван дер Пейла (1982), обнаруживают сходство с обоополыми шишками беннеттитов рода *Cycadeoides* как в одревесневшей наружной оболочке и мягкой мясистой паренхиме на внутренней поверхности, так и в типе просверленных насекомыми дырок (Delevogyas, 1968). Если отношения упомянутых жуков с указанным высокоспециализированным растением, как и в предыдущих примерах, едва ли характеризуются значительной древностью, то сам тип отношений, включая личиночное развитие в разлагающихся фруктификациях, представляется фундаментальным как для формирования и совершенствования антофагии, так и для возможного развития карпо- и филлофагии.

Можно проследить процесс перехода на цветки покрытосеменных и стробилы голосеменных блестянок комплекса родов, близких к *Aethina* и принадлежащих к линии *Pocadius* Erichson, 1843 из подсем. *Nitidulinae*, который включает 9 таксонов: *Neopocadius* Grouvelle, 1906; эндемичный неописанный род из Новой Зеландии; *Idaethina* Reitter, 1875 (non Olliff, 1884); *Anister* Grouvelle, 1901; *Olliffura* Jelinek et Kirejtshuk, 1986; неописанный подрод (subgen. A); *Aethina*; *Circopes* Reitter, 1873, *Ithyra* Reitter, 1873. Из перечисленных 4 первых таксона трактуются здесь как роды, а другие 5 объединяются в статусе подрода в род *Aethina*. О биологии единственного представителя *Neopocadius* известно из упомянутой выше работы (Bruch, 1923). Строение имаго единственного вида неописанного рода из Новой Зеландии весьма сходно с таковым у видов *Neopocadius* и *Idaethina*, что позволяет допускать и определенное сходство в их образе жизни. Виды *Anister* известны как личиночные минеры и имагинальные антофаги крестоцветных в Афротропической области, а также в Восточном Средиземноморье и Индокитае (Alfieri, 1924; Jelinek, 1981; Кирейчук, 1987а). Для эндемичных австралийских видов *Idaethina* отмечены питание и личиночное развитие внутри семенных коробочек *Brachychiton* (сем. *Sterculiaceae*), а также приуроченность к семенам протейных (Kirejtshuk, Lawrence, 1990). Остальные группы комплекса могут быть распределены на пары близких таксонов (*Olliffura* и неописанный подрод, а также *Circopes* и *Ithyra*) со связующим эти пары таксоном *Aethina* s. str. Подрод *Olliffura* встречается лишь в Индо-Малайской, Австралийской, Полинезийской и Папуасской областях, обнаруживая наибольшее разнообразие в последней, а его личинки развиваются в цветках мальвовых. Неописанный подрод (subgen. A) включает только три вида, один из которых отмечен в Гималаях и на севере Вьетнама, а два других будут описаны в одной из следующих работ (один — с о. Сулавеси, а второй — из Австралии). Виды подрода *Ithyra* распространены в Афро-Мадагаскарских областях, а также известны из Йемена и Сицилии, где они отмечаются в цветках сем. *Acanthaceae* (Audisio, Kirejtshuk, 1983). Подрод *Circopes* объединяет многие виды из областей Восточного полушария, включая Австралию, однако в Палеарктике ареал подрода не выходит за пределы Палеарктической (или Гималайско-Китайской) подобласти. Имаго одних его видов встречаются как на цветках, так и на древесных грибах, а других — только на цветущей растительности, третьи — специфичные антофаги одно-

дольных [например, *A. (C.) australis* Kirejtshuk, 1986, развивающийся в соцветии *Cordylina stricta* из драценовых] или развиваются в шишках саговниковых. Взрослые жуки и личинки *A. (C.) unguiculata* Kirejtshuk, 1986 собраны в мужских шишках *Macrozamia riedleri* (сем. *Zamiaceae*), причем, по наблюдениям Р. Орндюффа (R. Ornduff), в этих шишках проходят развитие также жуки из семейств *Boganiidae*, *Languriidae*, *Tenebrionidae*, *Curculionidae*. И наконец, подрод *Aethina* s. str. имеет самое широкое распространение, за исключением большей части Голарктики, а также Австралийской, Папуасской, Полинезийской и Патагонской областей. Многие его виды приурочены в обеих активных фазах жизненного цикла к субстратам, подвергающимся грибному разложению, в том числе и к мягким плодам покрытосеменных (Boving, Rozen, 1962; Hayashi, 1978; Кирейчук, 1986б, и др.), некоторые встречаются на цветущей растительности [например, *A. (A.) inconspicua* Nakane, 1967; *A. (A.) humeralis* (Grouvelle, 1890)], а *A. (A.) tumida* Muggay, 1867 развивается в запасах пыльцы и меда в гнездах медоносной пчелы в Южной Африке (Lundie, 1940).

Питание живыми растениями осваивалось видами комплекса *Aethina* независимо, по крайней мере в 5 группах: *Anister*, *Idaethina*, *Neopocadius*, *Olliffura*, *Circopes*—*Ithyra*. Антофагия *Olliffura* формировалась, по-видимому, параллельно обособлению этой группы от исходной группы, близкой к современным видам *Aethina* s. str., или даже позднее (если виды subgen. *A* не окажутся антофагами). Антофагия видов *Circopes* и *Ithyra* появилась в рамках, вероятно, общих предков указанных подродов, уже обособленных от *Aethina* s. str., так как некоторые представители *Circopes* сохраняют приуроченность к грибам. Личиночное минирование и имагинальная антофагия *Anister* представляют собой дальнейший закономерный этап трофической трансформации, следующий за полной антофагией (Кирейчук, 1989б). Питание имаго и развитие личинок *Neopocadius* представляют собой 1-й этап трофического перехода к питанию живыми растениями. Карпофагия *Idaethina* могла быть следствием как нормального пути этой же трофической трансформации, так и могла возникнуть, минуя этап антофагии через грибное заражение блестянками созревающих плодов.

В комплексе *Aethina* легко проследить уменьшение размерного класса взрослых жуков и личинок, а также некоторую корреляцию пedomорфных изменений в строении имаго и глубины прошедшей антофагизации. К пedomорфным изменениям можно отнести, в частности, и общее упрощение строения, укорочение надкрылий, упрощение скульптуры и опущения (как следствие незаконченности дифференцировки). К показателям начавшейся дезэмбрионизации личинок можно отнести упрощение ротового аппарата и редукцию выростов на поверхности тела. У минирующих личинок *Anister* поверхность тела утратила выросты тергитов и урогомфы (Alfieri, 1924). Таким образом, в комплексе *Aethina* можно выявить пути трансформации личинок от «сульфондного» типа [согласно классификации Тихомировой (1991)] у полных мицетофагов и у видов, едва затронутых процессами антофагизации, до «брухоидной» личинки у видов *Anister*, ставших личиночными анто-филлофагами, по-видимому, значительно раньше.

II. 5. ЭВОЛЮЦИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК (NITIDULIDAE)

Подсем. EPURAEINAE

Полная антофагия известна для представителей 2 родов этого подсемейства: *Epuraea* Erichson, 1843 (подроды *Haptoncus* Muggay, 1864; *Micrurula* Reitter, 1884; *Apria* Grouvelle, 1919; *Haptoncurina* Jelinek, 1977) и *Propetes*

Reitter, 1875 = *Amystrops* Grouvelle, 1906 = ?*Platychoropsis* Grouvelle, 1912 (1913) (Gillogly, 1962, 1982; Jelinek, 1977, 1992; Hayashi, 1978; Кирейчук, 1986в, и др.), хотя многие формы, биология которых еще остается неизвестной, обнаруживают черты, позволяющие предполагать их антофильный образ жизни. Для всех достоверных антофагов подсемейства характерен размерный класс в пределах 2.0—3.0 мм, однако такие размеры тела обычны и для других экологических группировок, хотя среди мицетофагов можно найти немало форм с более крупным телом. Личинки-антофаги этой группы едва отличаются от родственных форм, приуроченных к грибным пищевым субстратам, но некоторое упрощение строения ротового аппарата и склеритов тела все же может быть прослежено. Данные по биологии, морфологии и распространению антофильных форм подсем. *Epuraeinae* свидетельствуют в пользу недавнего формирования их теперешнего образа жизни. Только род *Propetes* = (?) *Platychoropsis* имеет довольно широкий ареал (Индомалайская, Полинезийская, Папуасская, Австралийская и Мадагаскарская области). Подрод *Haptoncurina* с широким ареалом в районах Восточного полушария с тропическим и субтропическим климатом, вероятно, имел сравнительно недавнюю экспансию. Развитие в разлагающихся цветках, а также слабая структурная обособленность от видов мицетофагов *Haptoncus*, *Haptoncurina* и *Micrurula* свидетельствуют, что освоение цветков видами этих групп произошло не так давно и независимо друг от друга.

Подсем. CARPOPHILINAE

Взрослые жуки ряда видов встречаются на цветках, а для некоторых растений отмечено опыление блестянками этого подсемейства (Grant, Grant, 1979; Grant, Connell, 1979; Gazit et al., 1982, и др.). Вместе с тем для этой группы в целом не характерна антофагия, а карпофагия многих ее представителей (в частности, из подрода *Myothorax* Muggay, 1864) формировалась, возможно, минуя антофагию. Вместе с тем известны случаи имагинальной и личиночной антофагии и в этом подсемействе (Connell, 1956). Кроме того, по-видимому, род *Nitops* Muggay, 1864, stat. n., виды которого распространены преимущественно в Новом Свете и в который следует также включать группу видов, близких к *Carpophilus pallipennis* (Say, 1823), представлен в основном полными антофагами. Другие формы из Центральной и Северной Америки, близкие к видам подрода *Megacarpolus* Reitter, 1919 и связанные с юкками, развиваются в разлагающихся цветках, а именно: *Carpophilus melanopterus* Erichson, 1843; *C. yuccae* (Crotch, 1874) и *C. longus* Fall, 1910.

Подсем. MELIGETHINAE

Развитие всех видов этой группы, биология которых известна, проходит в цветках покрытосеменных. Адаптационные тенденции антофагизации получили здесь особенно яркое выражение. Размерный класс подсемейства почти не выходит за пределы 1.5—3.5 мм. Личинки *Meligethinae* во всех известных случаях развиваются очень быстро. Дезэмбрионизация личинок выражена в значительной редукции частей ротового аппарата, а также в полной редукции выростов тергитов, от урогома же сохраняются лишь склеротизованные пигментные участки, которые иногда довольно слабо выражены. Педоморфоз имаго данного подсемейства проявляется в общем упрощении строения укороченных надкрылий, упрощении голеней и бедер, а также упрощении сенсиллярного состава на средних и задних голених, пунктировки и скульптуры склеритов тела. В этой группе ярче, чем в других, проявились тенденции к структурным преобразованиям, связанным с усилением