

УДК 595.765 : 592/599 : 001.4

ЖИЛКОВАНИЕ КРЫЛЬЕВ ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (COLEOPTERA, ELATERIDAE) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА

В. Г. ДОЛИН

Украинский научно-исследовательский институт
защиты растений (Киев)

На основании изучения жилкования крыльев 290 видов жуков-щелкунов 159 родов мировой фауны установлены пределы его индивидуальной изменчивости, определены стойкие признаки, характерные для таксонов в ранге триб и подсемейств, которые могут быть использованы вместе со строением личиночных форм для установления места отдельных родов в системе семейства и построения естественной классификации Elateridae.

Жилкование крыльев насекомых — один из важнейших признаков в таксономии чешуекрылых, двукрылых и перепончатокрылых. В последнее время жилкование крыльев стало использоваться и в систематике жесткокрылых (Crowson, 1955, 1961; Пономаренко, 1969).

Жилкование крыльев жесткокрылых наиболее подробно изучено Форбсом (Forbes, 1922). Он попытался использовать жилкование для установления родственных связей семейств жуков. Впоследствии жилкование крыльев учитывалось в таксономии нарывников (Cockerell, Hargis, 1925), усачей (Saalas, 1936), пластинчатосухих (Balthasar, 1942) и др. Кроусон (Crowson, 1955) использовал тип жилкования крыльев при построении естественной классификации Coleoptera.

Хислоп (Hyslop, 1917) впервые отметил различия в жилковании крыльев жуков-щелкунов в качестве дополнительной характеристики подсемейств, выделенных по личиночным формам. Хислоп обратил внимание на отсутствие анальной ячейки у Rhygorhagini и Cardiophorinae, которое он определил как «отсутствие кубитальной жилки», и наличие этой ячейки у ряда других форм.

Более удачная попытка использования жилкования крыльев для систематики щелкунов была сделана почти через 45 лет. Кроусоном (1961), который в качестве таксономического признака предложил использовать количество склеротизированных площадок в верхушечной части крыла. Кроусон выделил 6 подсемейств Elateridae, для которых приводит следующие особенности строения крыла: Agrypninae — нет анальной ячейки, Cardiophorinae — отсутствуют анальная ячейка и 2 склеротизированные площадки в верхней части крыла, Elaterinae и Pityobiinae — крыло с закрытой анальной ячейкой и в вершинной части с 2—3 склеротизированными площадками, Athoinae и Oestodinae — крыло с закрытой анальной ячейкой и только с 1 склеротизированной площадкой в вершинной части. Кроусон имел в своем распоряжении довольно ограниченное количество видов щелкунов: жилкование крыльев проанализировано у представителей не более 39 родов.

Мы изучили строение крыльев 290 видов жуков-щелкунов 159 родов, в том числе 136 видов 69 палеарктических родов, 28 видов 21 неаркти-

ческого рода, 41 вид 19 родов Эфиопской области, 37 видов 25 родов Индомалайской, 35 видов 26 родов Неотропической и 13 видов 12 родов Австралийской областей.

Индивидуальная изменчивость жилкования изучалась на сериях по 6—10 экз. одного вида по возможности из географически удаленных пунктов, в том числе 11 видов рода *Agriotes* Esch., включая 4 неарктических, 5 видов рода *Athous* Esch., 4 вида рода *Selatosomus* Steph., 3 вида рода *Melanotus* Esch. и по 1 виду из 14 родов, в том числе 2 неотропических вида: *Monocrepidius scalaris* (Germ.) из Чили и *Semiotus angusticollis* Blanch из Бразилии. Всего просмотрено около 2200 жуков. Изготовлено 998 постоянных препаратов крыльев, из них 668 препаратов для изучения изменчивости.

Отсутствие крыльев щелкунов ранее считалось важным систематическим признаком. Вследствие этого 6 бескрылых родов, распространенных в различных частях света, включая палеарктический *Dima* Sharp, были объединены в отдельную трибу Dimini (Candeze, 1891; Schwarz, 1906) или подсемейство Diminae (Schenkling, 1925—1927; Jagemann, 1955). Отсутствие крыльев у *Hypolithus littoralis* Esch. ввело в заблуждение японского энтомолога Мива (Miwa, 1928), который описал этот вид в качестве нового вида и рода *Yezodima convexum* Miwa. Мы установили, что бескрылость, либо недоразвитость крыльев распространены среди жуков-щелкунов гораздо шире. Полностью лишены крыльев ряд видов рода *Hypnoidus* Dillw. (*H. balassogloi* Cand., *H. alticola* Gurjeva, *H. haplonotus* Rtt., *H. gibbus* Gebl.), все виды рода *Dima* Sharp, моно-типические палеарктические роды *Hypolithus* Esch., Clon Sem., новозеландский *Amphyplatys* Sharp. У ряда представителей из различных систематических групп намечается тенденция к редукции крыльев. Наиболее ярко это выражено у видов подрода *Apholistus* Kirby рода *Selatosomus* Steph., начиная с полиморфного вида *S. latus* (F.). От хорошо летающей типичной формы этого вида с хорошо развитыми крыльями имеется постепенный переход к плохо летающей с несколько укороченными крыльями *S. latus tauricus* Dolin ssp. n., затем к нелетающей *S. latus saginatus* Fald. и *S. latus karabachensis* Schw. У ближайшего вида *S. jajlensis* Dolin крылья значительно укорочены, и жуки не летают (Долин, 1971). Дальнейшее укорочение крыльев наблюдается у нелетающих видов: *S. pecirkanus* Reitt., *S. ampliformis* Reitt., *S. informis* Kr., *S. lemniscatus* Denis., *S. macropalpus* Reitt. Наконец, у *S. messoribus* Dolin имеются лишь едва выраженные их зачатки. Недоразвиты крылья также у неарктического *Colaulon rectangularis* Say. Любопытно полное отсутствие крыльев у *Agriotes kirghizicus* Khnz. (виды этого рода, как правило, летают хорошо). В одной популяции *Aeoloides rossii* (Germ.) почти все самцы и немногие мелкие самки могут быть полностью бескрылыми, тогда как более крупные самки имеют нормально развитые крылья и хорошо летают.

Жилкование крыльев жуков-щелкунов типично для Polyphaga. Номенклатура жилок принята в настоящей работе по Форбсу (Forbes, 1922) с изменениями в кубитально-анальной области по Пономаренко (1972).

Костальная жилка (C) выражена слабо, обычно прослеживается до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ длины крыла, где сливается с тонкой субкостальной (SC) и либо продолжается в виде слабой пигментации по краю крыла до уровня конца радиальной, либо полностью исчезает, но иногда сливается вместе с субкостальной и радиальной в единую мощную жилку C+SC+R. Субкостальная жилка также выражена довольно слабо. Обычно хорошо различимо ее основание до изгиба к радиальной в передней четверти крыла, после которого она идет тонкой линией вдоль утолщающейся радиальной, достигая середины длины крыла, а у некоторых форм доходит до вершины радиальной жилки. Радиальная жилка (R) наиболее мощная, распространена на $\frac{2}{3}$ — $\frac{7}{8}$ длины крыла, к вершине утолщается и переходит на самый край крыла. Сектор радиуса (RS) обычно достигает половины длины радиальной жилки, но иногда либо короче, либо длиннее, между R и RS имеется поперечная жилка, обозначаемая r, ограничивающая «радиальную ячейку».

Медиальная жилка (M) не имеет собственного основания и начинается в мембране

крыла между кубитальной и радиальной жилками приблизительно на уровне изгиба SC, т. е. в $1/4-1/3$ длины крыла от основания. На вершине медиальная жилка сливается с кубитальной (CuA) и доходит до нижнего края крыла в виде короткого мощного отростка (M+Cu). Кубитальная жилка (Cu) представлена 2 ветвями — CuA, имеющей собственное основание, и CuP, начинающейся в мембране крыла между CuA и 2-й анальной в середине передней трети крыла. Эта жилка была обозначена Форбсом (1922) как 1-я анальная, однако имеется больше оснований считать ее задней ветвью кубитальной жилки (Пономаренко, 1972), а 1-й анальной обозначить жилку, ответвляющуюся от CuP (рис. 1, 1, 1A₁₊₂). Жилка CuP обычно короткой поперечной жилкой соединена в передней части с CuA.

Кроме указанной 1-й анальной, представляющей собой 2 слившиеся ветви 1A₁₊₂ и имеющей 3-ю ветвь 1A₃, имеются еще 3 неразветвленных анальных жилки с собственными основаниями. Между 2-й анальной жилкой и 3-й ветвью 1-й анальной у ряда форм имеется поперечная жилка, ограничивающая «анальную ячейку» (рис. 1, 1, W). Почти у всех видов и форм имеется поперечная жилка, соединяющая либо 2 ветви анальной (1A₁₊₂ с 1A₃), либо CuP с 1A₃ (рис. 1, 1, 7).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЛКОВАНИЯ

У жуков-щелкунов наиболее подвержена индивидуальной изменчивости группа анальных жилок. В среднем в больших сериях отклонения от норм отмечены на крыльях каждого 5-го экз. При этом иногда отклонения выражены лишь в одном крыле. Наиболее часто встречается раздвоение 3-й ветви 1-й анальной жилки (1A₃) в вершинной части [*Agrypnus argillaceus* (Solky), *A. murinus* (L.), *Cardiophorus cinereus* (Hbst.), *Synaptus filiformis* (F.), *Adrastus dolini* Wellschm., *Alcimathous sacheri* (Kiesw.)] (рис. 1, 2). Реже встречается раздвоение 1-й анальной (1A₁₊₂) жилки с восстановлением свободных ветвей 1A₁ и 1A₂ [*Agriotes pustulatus* (Schall.), *Cardiophorus cinereus* (Hbst.)] (рис. 1, 3) и CuP — только у 1 экз. *Adrastus dolini* Wellschm. и 1 экз. *Odontonychus fossiceps*. Довольно обычно также удвоение r [*Synaptus filiformis* (F.), *Selatosomus auronebulosus* Reitt., *Agrypnus murinus* (L.), *Odontonychus fossiceps* Cand.] (рис. 1, 4). Редко встречается удвоение поперечной жилки a₁—a₂, вследствие чего образуются 2 анальные ячейки [*Prosternon tessellatum* (L.) — 1 случай на 23 проанализированных экземпляра, *Melanotus avitus* Cd. — 1 из 16, *Selatosomus auronebulosus* Rtt. — 1 из 20 и *Hypogamus cinctus* (Pk.) — 1 из 5 экз.] (рис. 1, 5), а также смещение этой жилки вниз [только у 1 экз. *Athous vittatus* (F.)]. У 1 экз. *Monocrepidius scalaris* (Germ.) отмечено сильное укорочение промежутка между Cus и 1A₃, приведшее к соприкосновению этих жилок. У самца *Denticollis cinctus* Cand. отмечено слияние 1-й анальной с CuP и образование «петли» (рис. 1, 6). В единичных случаях образуется поперечная жилка между 1-й ветвью 1-й анальной и CuP вблизи их смыкания [*Agrypnus murinus* (L.) и *Ctenicera pectinicornis* (L.)] (рис. 1, 7).

Отклонения от нормы чаще встречаются у самок, чем у самцов. У *Tropihypnus bimargo* Reitt. наблюдается половой диморфизм в жилковании: на крыльях самок всегда имеется жилка 1A₃, хотя, иногда она укорочена и не доходит до края (рис. 1, 8), тогда как на крыльях самцов 3-я ветвь 1-й анальной отсутствует (рис. 1, 9).

Весьма непостоянный признак — наличие или отсутствие анальной ячейки (т. е. поперечной жилки, соединяющей 2-ю анальную с 3-й ветвью 1-й анальной жилки — a₁—a₂), которому Хислоп (1917) и Кроусон (1961) придавали большое значение, считая его присущим лишь подсемействам Cardiophorinae и Rugophorinae (т. е. Agrypninae).

При анализе массового материала этот признак довольно часто встречается у представителей других подсемейств и триб, для которых, по мнению вышеупомянутых авторов, он не характерен. Этот признак отмечен как групповой (триба Adrastini), родовой (*Neotrichophorus* Jacobs, *Tropihypnus* Reitt., *Betarmon* Kiesw. — рис. 1, 9, 10), видовой [*Pheletes aeneoniger* (Deg.), *Agriotesmeticulosus* Cand., *A. stabilis* Lec., *A. pubescens* Lec.], либо индивидуальный [у одного из 10—30 экз. *Selato-*

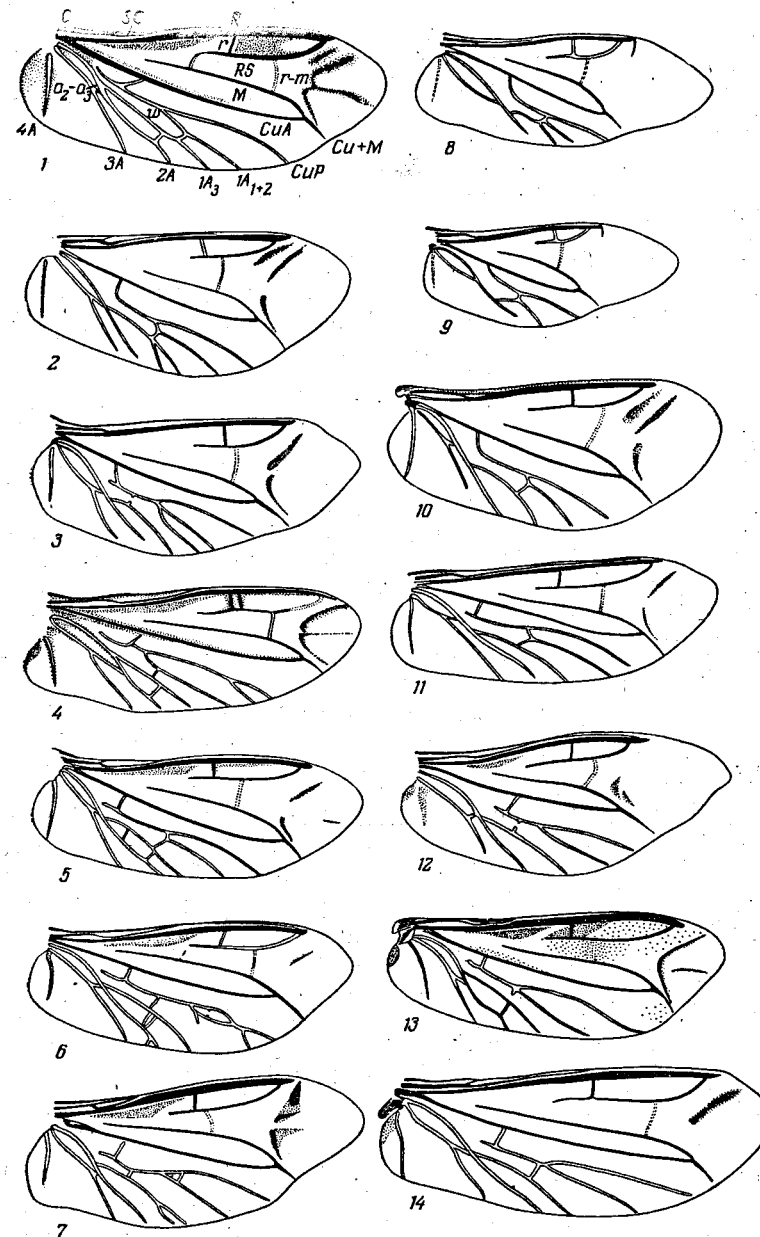


Рис. 1. Жилкование крыльев жуков-щелкунов. I.

1 — *Anoplisthiopsis lineatocollis* Champ. (C — кастальная, SC — субкастальная, R — радиальная, RS — возвратно-радиальная, M — медиальная, CuA — 1-я кубитальная, CuP — 2-я кубитальная, 1A — 1-я анальная жилка, 1A₁₊₂ — раздвоенная 1-я анальная жилка, 1A₃ — 3-я ветвь 1-й анальной жилки; 2 — *Adrastus binaghi* Leselgneur (раздвоение 3-й ветви 1-й анальной жилки); 3 — *Cardiophorus cinereus* (Hbst.) (раздвоение 1-й анальной жилки); 4 — *Odontonychus fossiceps* Burg (удвоение r и раздвоение 2-й кубитальной жилки); 5 — *Melanotus avitus* Cand. (образование 2 анальных ячеек); 6 — *Denticollis cinctus* Cand. (слияние 1-й анальной и 2-й кубитальной жилок); 7 — *Agrypnus murinus* (L.) (образование поперечной жилки между 1-й ветвью 1-й анальной и CuP); 8 — *Tropihypnus bimargo* Rtt. (8 — самка, 9 — самец); 10 — *Betarmon ferrugineum* Scop.; 11 — *Agriotesmeticulosus* Cand. (отсутствие анальной ячейки); 12 — *Pheletes aeneoniger* Deg. (отсутствие анальной ячейки и связи 1A₃ с 1A₁₊₂); 13 — *Chiagostolus delan-*
negel Fairm. (отсутствие излома 1-й анальной жилки); 14 — *Micromorphus montanus* (Miwa) (редукция анальной ячейки, соединение CuP с 1A₃).

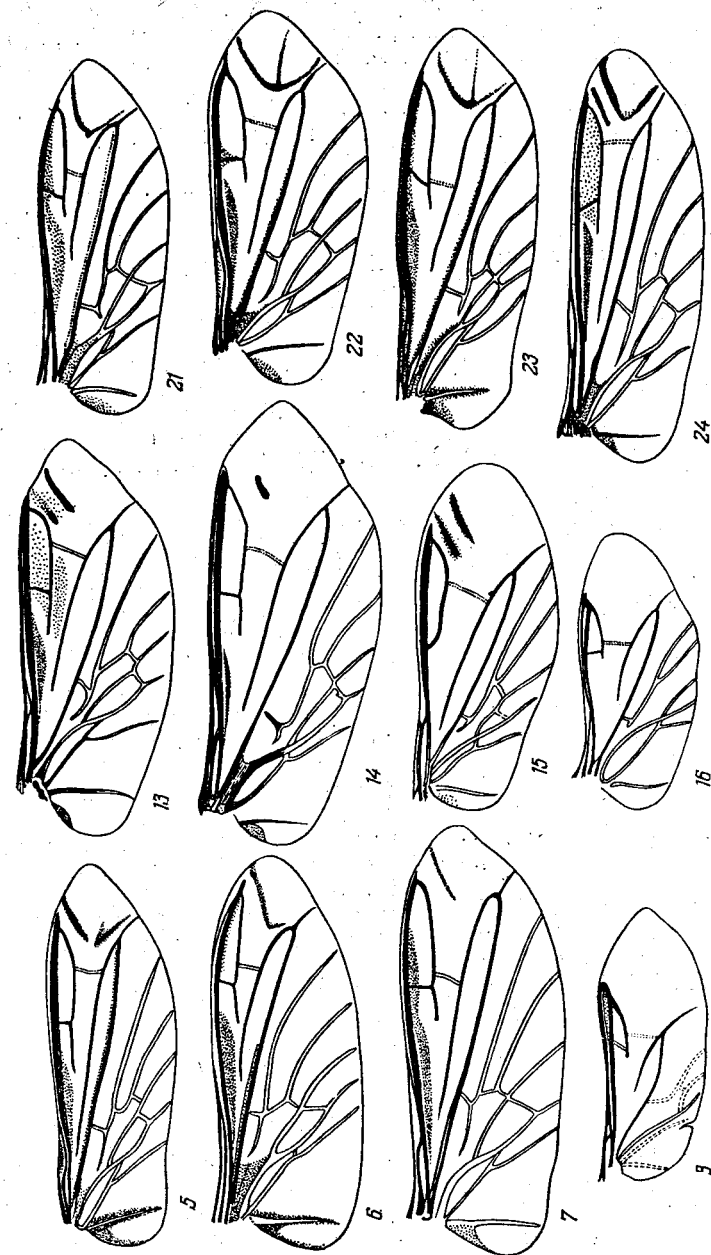
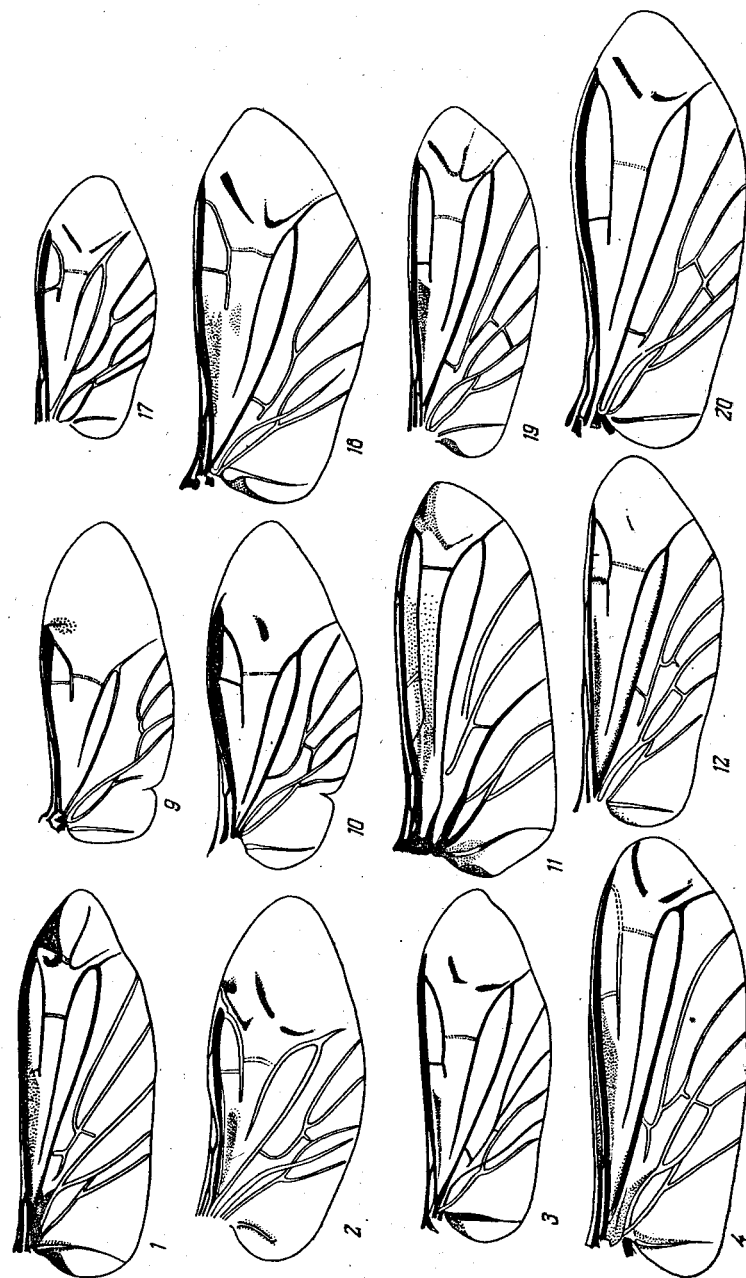


Рис. 2. Жилкование крыльев жуков-щелкунов. II

1 — *Chalcolepidius limbatus* Esch.; 2 — *Agraeus mannerheimii*; 3 — *Aeolus octoguttatus*; 4 — *Ptyopobius angustus* Lec.; 5 — *Tibionema abdominalis* (Guér.); 6 — *Oxytropis mucronatus* Ol.; 7 — *Oisius caccus* Cand.; 8 — *Arthropia musculus* Cand.; 9 — *Zoroehrus alysidolus* Klesw.; 10 — *Neogastrius (Curtisius) himshanicus* Dolin sp. n.; 11 — *Tetralobus flabellicornis* (L.); 12 — *Plonomus ischischerini* Sem.; 13 — *Senodonta sculpticollis* Faltm.; 14 — *Crepidomenus australis* (Boisd.); 15 — *Proctelater guttatus* Stål.; 16 — *Drapetes biguttatus* (L.); 17 — *Nyctor expallidus* Sem. et Plat.; 18 — *Aptopus pruinosis* (Er.); 19 — *Probothrium velutinum* Germ.; 20 — *Meconethes lugens* (Klesw.); 21 — *Plectrosterius rufus* Lac.; 22 — *Eugideronchus flabellicornis* Faltm.; 23 — *Hemioptis flava* Cast.; 24 — *Elatichrosis trisulcata* Cand.

sonus nigricornis (Pk.), *Ainous subfuscus* (Müll.), *A. naemormoidalis* (F.), *Actenicerus sjælandicus* (Müll.), *Limoniis aeruginosus* (Ol.), *Agriotes sputator* (L.), *A. squalidus* Schw., *A. lineatus* (L.) и др.] (рис. 1, 11).

Наиболее часто анальная ячейка отсутствует у видов *Ectinus* Esch. и *Procræus* Lac. У *E. aterrimus* (L.), *E. dauricus* (Cand.), *P. tibialis* (Lac.), *P. carinifrons* (Desbr.) это бывает у каждого 2—4-го жука.

Анальная ячейка отсутствует у отдельных видов из больших родов в качестве видовой признака (*Agriotes meticulosus* Cd., *A. stabilis* Say. и др.). У *A. ponticus* Step. только намечается тенденция к редукции a_1-a_2 , у части проанализированных жуков эта жилка нормально развита, у других она зачаточна (сильно утончается, прерывается посередине или же доходит до середины расстояния между $1A_1$ и $2A_1$).

Реже наблюдается индивидуальная изменчивость взаимного расположения CuP и 1-й анальной жилки ($1A_{1+2}$) и поперечной жилки, соединяющей их с 3-й ветвью 1-й анальной ($1A_3$). У всех представителей подсемейств *Agrypninae*, *Oestodinae* и *Cardiophorinae* 1-я ветвь анальной жилки равномерно дуговидная, без излома. Такое же строение ее у *Negastriinae* — у тех видов, где она и CuP выражены (рис. 2, 10), — *N. (Curtisius) maritimus* (Curt.), *N. (C.) difficilis* (Lew.), *N. (C.) tian-shanicus* Dolin sp. n.

3-я ветвь 1-й анальной у *Agrypninae* поперечной жилкой соединяется с CuP . У *Cardiophorinae* и *Oestodinae* CuP и $1A_{1+2}$ с 3-й ветвью 1-й анальной жилки не соединены (рис. 2, 15—18). У представителей всех остальных подсемейств 1-я ветвь 1-й анальной жилки, как правило, в передней части имеет излом, от которого отходит короткая поперечная жилка, соединяющая $1A_{1+2}$ с $1A_3$. Этот признак, однако, отсутствует у родов *Denticollis* Pill., *Mucromorphus* Ohira и *Chiagosnius* Fleut., а также у вида *Phelethes aeneoniger* (Deg.). Примечательно, что у близкого вида *Ph. quercus* (Deg.) жилкование крыла типичное для *Athoinae*. При этом жилкование крыла *Phelethes aeneoniger* (Deg.) соответствует таковому представителей *Agrypninae*, отличаясь отсутствием хитинизированных площадок на вершине крыла, а у видов из родов *Denticollis*, *Mucromorphus* и *Chiagosnius* — постоянным наличием анальной ячейки и иным типом хитинизации вершины крыла (рис. 1, 12, 13, 14). Кроме того, у отдельных представителей разных групп [*Orithales serraticornis* (Payk.), *Hypnoidus hyperboreus* (Gyll.), *Agriotes ustulatus* (Schall.), *A. lineatus* (L.), *A. sputator* (L.)] в каждом случае только у 1 экз. и, как правило, только на одном крыле отмечен также подобный тип расположения клеток. В то же время только у одного самца из проанализированных 6 экз. *Phelethes aeneoniger* на одном из 2 крыльев жилкование соответствовало типичному для *Athoinae*: 1-я анальная с изломом в передней части, от которого отходит поперечная жилка, соединяющая $1A_{1+2}$ с $1A_3$.

ГРУППОВЫЕ ОТЛИЧИЯ В ЖИЛКОВАНИИ

Как показали результаты изучения жилкования 290 видов жуков-щелкунов, форма крыла, расположение медиальной и 1-й кубитальной жилок, форма и размеры радиальной и возвратно радиальной жилок, положение соединительной жилки $r-m$, размеры и форма радиальной ячейки и хитинизированных площадок на вершине крыла не подвержены индивидуальной изменчивости. Из них лишь бо́льшая или меньшая вытянутость радиальной ячейки может в некоторых случаях (например, в роде *Agriotes* Esch.) расцениваться как видовой признак, остальные характерны не столько для родов, сколько для их групп и могут быть использованы для характеристики более крупных таксонов (в ранге триб и подсемейств). К групповым признакам следует также отнести длину 1-й ветви 1-й анальной жилки, которая у представителей различных

родов изменяется в довольно значительных пределах. У большинства представителей семейства жилка $1A_{1+2}$ приблизительно вдвое короче CuP или лишь немного длиннее переднего отрезка CuP от точки своего ответвления (все представители триб *Agrypnini*, *Pyrophorini*, *Monocrepidini*, *Eudactylini*, все *Cardiophorinae*, большинство видов из *Ctenicerini*, *Agriotini*, *Melanotini*, *Adrastini*, роды *Elatichris* Hyslop, *Semiotus* Esch., *Drapetes* L. и др.; рис. 1, 3; 2, 16, 24). Передний отрезок 2-й ветви кубитальной жилки до точки отчленения 1-й анальной жилки может быть в 2 раза короче 1-й анальной (роды *Tetralobus* Lep. et Serv., *Oxynopterus* Hope, *Pectocera* Hope, *Oistus* Hope, *Campsosternus* Latr., *Abiphis* Fleut, *Ampedus* Germ., *Cardiorhinus* Esch., *Campylomorphus* Jacq. du Val., *Sericus* Esch., *Pantolamprus* Cand., все *Elaterini*) и даже в 3 раза (*Pityobius* Lec, *Elater* L., *Neotrichophorus* Jacobs., *Pittonotus* Kiesw., *Orthostethus* Lac., рис. 2, 4).

Групповой характер носит также взаимное расположение точек ответвления $2A_1$ и соединительной жилки a_2-a_3 . У большинства форм щелкунов поперечная жилка a_2-a_3 хорошо выражена. При этом точка ответвления 2-й анальной жилки может находиться либо в передней трети 1-й анальной ($1A_3$), либо посередине ее длины. Наиболее близко к основанию жилки (ближе 1/3 длины) расположена точка ответвления 2-й анальной у *Tetralobus* Lep. et Serv., *Pityobius* Lec., *Pyrophorus* Illig., *Tetrigus* Cand. (рис. 2, 4, 11). Групповой характер носит различие в длине жилок R и RS . Наибольшей длины возвратно-радиальная жилка достигает у представителей рода *Tetralobus* Lep. et Serv., составляя почти 3/4 длины радиальной, при этом длина радиальной ячейки соответствует половине длины радиальной жилки (рис. 2, 11). До половины длины радиальной жилки достигает RS у большинства *Agrypninae*, у многих *Oxynopterinae* (рис. 1, 1, 4, 5, 7). Короткая радиальная ячейка, не более 1/4 радиальной жилки, характерна для родов *Betarmon* Kiesw., *Betarmonides* Schw., *Negastrius* Thoms., *Arhaphes* Cand., *Zorochrus* Thoms., *Heterocrepidius* Guer.-Men., *Tropihypnus* Reitt., *Meristus* Cand., *Agraeus* Cand., *Drapetes* L., *Cardiophorus* Esch., *Aptopus* Esch., *Hypnoidus* Dillw., *Gambrinus* LeC. и для некоторых видов рода *Athous* Esch. (*A. lomnickii* Reitt. и др.) (рис. 2, 2, 8, 18).

У родов *Negastrius* Thoms., *Zorochrus* Thoms., *Arhaphes* Cand., *Oedostethus* Lec., *Quasimus* Gozis на заднем крае за 3-й анальной жилкой имеется довольно глубокая вырезка, намечающая анальную лопасть крыла (рис. 2, 8, 10). На крыльях всех остальных групп жуков-щелкунов подобной вырезки нет.

Для видов из указанных родов характерно сильное утолщение радиальной жилки в пределах радиальной ячейки (рис. 2, 8, 10), в конце ее достигающее ширины самой ячейки. Таким образом, наличие утолщения несущей жилки в пределах радиальной ячейки, обнаруженное у представителей родов, объединяемых в подсемейство *Negastriinae*, и отсутствие подобного утолщения у столь же мелких видов *Meristus* Cand., *Betarmonides* Schw. и др. позволяют расценивать этот признак как характерный на уровне подсемейства. Значительным постоянством внутри отдельных родов и среди близких родов отличаются форма крыла, степень развития радиальной и $M+Cu$ жилок и в связи с этим размеры вершинной части крыла, лишенной жилкования.

Жилкование может занимать от 2/3 до более чем 9/10 длины крыла, при этом радиальная жилка на костальном и $M+Cu$ на дорсальном краях заканчиваются на одном уровне по вертикали, оставляя вершину крыла без жилкования. Не более чем на 0,1 длины крыла не доходит до вершины крыла жилкование у представителей родов *Pyrophorus* Ill., *Tetrigus* Cand., *Meroplithus* Cand., *Hemirhipus* Latr., *Tetralobus* Lep. et Serv., *Oxynopterus* Hope., *Pectocera* Hope., *Semiotus* Esch., *Pityobius* Lec., *Cardiorhinus* Esch., *Anilicus* Cand. и др. (рис. 2, 4, 6, 11). Приблиз-

тельно 1/8 длины крыла на вершине свободна от жилкования у *Elater* L., *Melanotus* Esch., *Ampedus* Germ. До 1/5 длины крыла не доходит до вершины крыла радиальная жилка у родов *Aphileus* Cand., *Malanthoides* Cand., *Lobotarsus* Schw., *Aptopus* Esch., *Cardiophorus* Esch., *Conoderus* Esch., у большинства *Athoinae*, *Agriotini* и *Adrastini* (рис. 1, 2, 3).

Еще более короткая радиальная жилка у видов из родов *Tylotarsus* Germ., *Agrypnus* Esch., *Phedomenus* Cand., *Aeolus* Esch., *Aeoloides* Schw., у которых вершинная часть крыла без жилкования занимает около 1/4 длины крыла, и у *Zoroehrus* Thoms., *Negastrius* Thoms. и *Arhaphes* Cand., для которых характерно образование вершинной лопасти, занимающей не менее 1/3 длины крыла (рис. 2, 8—10).

Не подвержены индивидуальной изменчивости форма и расположение склеротизированных площадок на вершине крыла, которым большое значение в систематике щелкунов придавал Кроусон (1961). Исходной формой склеротизации вершины крыла жуков-щелкунов, по нашему мнению, следует считать образование в форме несколько поперечно растянутой греческой буквы «эпсилон» (рис. 1, 1, 4), а все остальные происходят путем редукции той или иной части исходной формы и образования дополнительной площадки между концом радиальной жилки и верхним краем «эпсилон».

Исходный тип склеротизации вершины крыла обнаруживается у видов родов *Alaus* Esch., *Chalcolepidius* Esch., *Abiphis insignis* (Kl.), *Tetrigus* Cand., *Crepicardus* Dej., *Pyrophorus* Ill., *Elater* L., *Anilicus* Cand., *Neodiploconus* Hyslop., *Neotriphorus* Jacobson, *Parallelostethus* Schw., *Probothrium* Cand., *Cardiorhinus* Esch., *Orthostethus* Lac. (рис. 2, 1, 19). При этом у представителей 3 последних родов намечается образование дополнительной склеротизированной полоски между концом радиальной жилки и «эпсилон».

У *Physorhinus* Esch., *Propsephus* Hyslop, *Pantolamprus* Cand., *Olophoeus* Cand., *Dicrepidius* Esch., *Ampedus* Germ. и *Melanotus* Esch. (рис. 1, 4, 5) склеротизация вершины крыла напоминает исходный тип, но средняя часть — «язычок» — отделяется от серповидного пятна, а само серповидное пятно посередине часто разрывается. «Язычок» отсутствует, и серповидное пятно разорвано на 2 изогнутые полоски у *Aphileus* Cand., *Agraeus* Cand., *Pericus* Cand., *Conoderus* Esch., *Aeolus* Esch., *Grammephorus* Solier, *Pityobius* Lec., *Pitonotus* Kiesw., *Agriotes* Esch., *Glyphonyx* Cand., *Dalopius* Esch., *Aptopus* Esch., *Cardiophorus* Esch., *Megapenthes* Kiesw. и др. (рис. 1, 11; 2, 2, 3, 20). 2 изогнутые полоски (разорванное серповидное пятно) и дополнительное пятно у конца радиальной жилки характерны для *Pyrophorus* Ill., *Betarmon* Kiesw., *Adrastus* Esch., (рис. 1, 2), полное серповидное пятно находим в роде *Plectrosternus* Lac., полное серповидное пятно и дополнительная полоска у конца радиальной жилки встречаются у *Elaticrosus* Hyslop (рис. 2, 24). Серповидное пятно с укороченной нижней частью характерно для *Tetralobus* Lepel. et Serv., *Oxynteris* Hope и *Campsoesternus* Latr. (рис. 2, 6, 11). В виде 3 разобщенных небольших пятен, расположенных почти по вертикали, представлена склеротизация в родах *Agrypnus* Esch., *Compsolecon* Reitt., *Tylotarsus* Germ., *Lobotarsus* Schw. (рис. 1, 7). Вершина крыла с 1 косым продольным пятном (верхняя часть «эпсилон») характерна для представителей родов *Semiotus* Esch., *Oistus* Cand., *Pectosera* Hope., для всех родов из *Athoinae*, за исключением *Tropihypnus* Reitt. и вида *Phelethes aeneoniger* (Deg.), крылья которых не имеют склеротизированных площадок в вершинной части. Отсутствие склеротизированных площадок на вершине крыла отмечено нами также у *Betarmonides* Schw., *Zoroehrus* Thoms. и у большинства видов рода *Negastrius* Thoms., исключая представителей подрода *Curtisius* Miwa. 2 косых продольных пятна, расположенных параллельно у конца радиальной жилки, встречаются у *Protelater* Sharp. (рис. 2, 15) и у предста-

вителей близкого к *Elateridae* семейства *Cerophytidae* — *Cerophytus elateroides* Latr. У всех мелких форм из разных систематических групп (*Negastrius* Thoms., *Zoroehrus* Thoms., *Quasimus* Gozis., *Arhaphes* Cand., *Meristus* Cand., *Tropihypnus* Reitt. и др.) отмечена тенденция к укорочению всех главных жилок и увеличению вершинной части крыла, лишенной жилкования до 1/3 его длины и образованию поперечной склеротизированной площадки, как бы висящей на конце радиальной жилки (рис. 2, 8, 9). Наличие такого пятна и увеличенные размеры вершинной части до 1/4 длины крыла у представителей родов *Agrypnus* Esch., *Compsolecon* Reitt., *Tylotarsus* Schw. (рис. 1, 7), по-видимому, свидетельствуют об их происхождении от мелких форм с формой крыла как у вышеперечисленных родов.

Рассматривая в целом групповые отличия в жилковании, убеждаемся, что разделение на крупные таксоны невозможно провести на основании одного изолированного признака, а лишь при учете комплекса признаков, и что жилкование крыльев щелкунов, несмотря на кажущуюся однородность, может служить важным признаком для систематики семейства, наряду со строением личиночных форм, полового аппарата жуков и признаков наружного строения имаго. Указанные единичные отклонения не нарушают общей тенденции жилкования, характерной для каждого подсемейства, что позволяет предложить определенную таблицу подсемейств.

Определительная таблица подсемейств

- 1(2) Крыловая пластинка с глубокой выемкой на заднем крае проксимальнее 3-й анальной жилки, отделяющей анальную лопасть (рис. 2, 8—10) *Negastriinae*
- 2(1) Крыловая пластинка без выемки на заднем крае
- 3(4) Возвратно-радиальная жилка достигает 3/4 длины радиальной, длина радиальной ячейки соответствует половине длины радиальной жилки (рис. 2, 11) *Tetralobinae*
- 4(3) Возвратно-радиальная жилка не превышает половину длины радиальной, радиальная ячейка соответствует не более 1/3 длины радиальной жилки.
- 5(12) 1-я анальная жилка ($1A_{1+2}$) без излома и не имеет связи с $1A_1$ (1, 3; 2, 3).
- 6(9) CuP в передней части поперечной жилкой, иногда прерванной, соединена с 3-й ветвью 1-й анальной жилки ($1A_3$).
- 7(8) Вершина крыла с 2 косыми параллельными хитинизированными площадками, расположенными у радиального сектора. Анальная ячейка имеется, иногда поперечная жилка прервана (рис. 2, 15) *Oestodinae*, триба *Oestodini*
- 8(7) Вершина крыла с 2—3 хитинизированными площадками, расположенными между вершиной радиальной жилки и $M+Cu$. Анальная ячейка отсутствует (1, 7; 2, 1—3) *Agrypninae*
- 9(6) CuP не связана с $1A_3$.
- 10(11) Вершина крыла без хитинизированных площадок. Жилка $1A_1$ не превышает 1/3 длины 2-й анальной (рис. 2, 16) *Oestodinae*, триба *Drapetini* tribus n.
- 11(10) Вершина крыла с 2 вертикально расположенными между R и $Cu+M$ хитинизированными площадками. Жилка $1A_1$ не короче половины длины 2-й анальной жилки (рис. 1, 3; 2, 17, 18) *Cardiophorinae*
- 12(5) 1-я анальная жилка $1A_{1+2}$ в передней части с изломом и соединена поперечной жилкой с $1A_1$.

- 13(10) Вершина крыла только с 1 хитинизированной площадкой, расположенной у вершины RS, или без хитинизированных образований.
- 14(15) Вершина крыла, свободная от жилкования, занимает не более 1/9—1/10 длины крыла (рис. 2, 6, 7) Oxypterygidae
- 15(14) Вершина крыла, свободная от жилкования, занимает не менее 1/6 длины крыловой пластинки (рис. 1, 6; 2, 12—14) Athoinae
- 16(13) Вершина крыла с хитинизацией в виде полной или разобщенной на 2—3 участка греческой буквы «эпсилон».
- 17(18) Хитинизация вершины крыла в виде 2 прямых равных хитинизированных площадок, расположенных под острым углом (рис. 2, 4, 5) Pityobiinae
- 18(17) Хитинизация вершины крыла в виде полной, либо разобщенной «эпсилон», если на вершине крыла 2 площадки, то площадка у заднего края крыла более короткая, слабее хитинизирована и расположена под прямым углом (рис. 1, 2, 4, 5, 10; 2, 3) Elaterinae

Изучение жилкования крыльев дает основания к некоторым перемещениям ряда таксонов родового ранга и выше.

В состав подсемейства Agrypninae включены роды *Crepicardus* Cand., *Aphileus* Cand., относящиеся по Кандезу (1857) к трибе Melanactides, а по Шварцу (1906)—соответственно к трибам Ludiini и Crepidomenini. Гурьева (1974) по строению грудного отдела относит оба эти рода к подсемейству Athoinae (Ctenicerini). Однако эти роды несут все характерные признаки подсемейства Agrypninae: коготки со щетинками на внутреннем крае, характерное строение личинок и жилкование крыльев. Это свидетельствует о том, что для классификации жуков-щелкунов необходимо использовать только весь комплекс признаков имагинальных и личиночных форм. Кроме того, в состав этого подсемейства включен род *Grammephorus* Solier, также носящий все признаки Agrypninae, и исключен род *Clyphochilus* Cand. Роды *Glyphochilus* Cand. и *Isidus* Muls et Rey. включены в подсемейство Elaterinae. Последний род почти всеми, кроме Рейтера (Reitter, 1905), систематиками, в том числе и Гурьевой (1974), рассматривался ранее в составе трибы Athoini.

Остальные перемещения отражены в предлагаемой классификации семейства, построенной с учетом признаков жилкования крыльев, строения личиночных форм и некоторых признаков наружного строения жуков.

Подсемейство Agrypninae Lacordaire, 1857

Крыло. Жилка $1A_{1+2}$ без излома в передней части, поперечная жилка соединяет $1A_1$ с CuP . Анальная ячейка отсутствует, вершина крыла с хитинизацией в виде полной или разобщенной на 2—3 пятна буквы «эпсилон» (рис. 1, 7; 2, 1—3).

Личинка. Мандибулы серповидные, без срединного зубца, подбородок треугольный, кардо односклеритные, стипес максил у основания соприкасающиеся. Галеа 2-члениковая; покровы неравномерно хитинизированы, голова и переднегрудной сегмент плотные, остальные сегменты кожистые, каудальный сегмент с вырезкой.

Взрослый жук. Коготки на внутренней стороне у основания с 1 или несколькими щетинками, отросток переднегрудки игловидный, среднегрудная ямка наклонная или горизонтальная, яйцеклад самок без артикулярных стилей. Передние доли среднегрудки (передние сочленовные поверхности мезостернума по Гурьевой, 1974) расположены под прямым углом.

Отклоняются от диагноза 2 палеарктических вида рода *Lacon*: *L. fasciatus* (L.) и *L. conspersus* (Gull.) и 2 викариантных неарктических вида — *L. brevicornis* (Lec.) и *L. profusa* (Cd.) без щетинок на коготках и имеющих хорошо развитые стили на яйцекладе самок. Однако жилкование крыльев этих видов и строение личиночных форм типично для Agrypninae. Это лишний раз доказывает, что личиночные признаки и жилкование крыльев обладают большим постоянством, чем признаки наружного строения жуков, и имеют больший вес в классификации семейства.

В подсемействе 5 триб: Agrypnini с 2 подтрибами Agrypnini и Laco-nini (*Agrypnus*, *Compsolacon*, *Tylotarsus*, *Lobotarsus*, *Meristus*, *Colaulon*, *Lacon*, *Lanelater*, *Hemicleus*, *Pericus*, *Agraeus*), Pyrophorini (*Pyrophorus*, *Alampes*, *Photophorus*, *Meroplinthus*, *Aphileus*, *Crepicardus*), Hemirhipini (*Hemirhipus*, *Tetrigus*, *Abiphis*, *Alaus*, *Lycoreus*, *Eleuphemus*, *Chalcolepidius*), Monocrepidini (*Monocrepidius*, *Aeolus*, *Conoderus*, *Phedomenus*, *Aeoloides*, *Aeoloderma*, *Drasterius*, *Prodrasterius*, *Grammephorus*), Eudactylini (*Eudactylus*, *Melanthoides*).

Подсемейство Pityobiinae Hyslop, 1917

Крыло. Анальная жилка $1A_{1+2}$ с изломом и поперечной жилкой соединена с $1A_1$, анальная ячейка имеется, вершина крыла без жилкования занимает не более 1/10 длины крыловой пластинки, несет 2 длинные хитинизированные площадки, расположенные под острым углом (рис. 2, 4, 5).

Личинка. Мандибулы с мощными зубцами на внутреннем крае, подбородок вытянуто-треугольный, стипес сомкнуты основаниями, кардо односклеритные, галеа 2-члениковая. Хитинизация покровов неравномерная, голова и переднегрудной сегмент сильно хитинизированы, кутикула остальных сегментов кожистая. Каудальный сегмент с вырезкой.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок на внутреннем крае, членики лапок с 1-й по 4-ю с лопастинками. Переднегрудной вырост игловидный. Передние доли среднегрудки расположены под прямым углом. Яйцеклад самок с артикулярными стилями.

В состав подсемейства входят роды *Pityobius*, *Metablax*, *Parablax*, а также род *Tibionema* с 1 видом *T. abdominalis* Guer., относящийся по Кандезу (1957) к *Melanactides*, по Шварцу (1906) и Шенклингу (1925—1927)—соответственно к трибе (подсемейству) Hemicrepidini (paе), но имеющий аналогичное строение члеников лапок и жилкование крыльев.

Подсемейство Oxypterygidae Candez, 1857

Крыло. Анальная жилка $1A_{1+2}$ с изломом и поперечной жилкой соединена с $1A_1$, анальная ячейка имеется, вершина крыла без жилкования занимает около 1/10 длины крыла, несет 1 длинную хитинизированную площадку (2, 6, 7).

Личинка. Мандибулы серповидные, с развитым срединным зубцом, подбородок вытянуто-треугольный, стипес сомкнуты основаниями, кардо односклеритные, галеа 2-члениковая. Хитинизация покровов равномерная, тергиты брюшка с килевидным окаймлением у основания, каудальный сегмент с вырезкой.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок, средне- и заднегрудка посередине слиты и сильно приподняты, средние тазики лежат по бокам в разных плоскостях. Переднегрудной отросток игловидный, передние доли среднегрудки расположены под прямым углом.

По характеру жилкования крыла можно выделить 2 трибы: Oxypterygini (*Oxypterus*, *Campsosternus*)—вершина крыла с хитинизированной площадкой в виде укороченной буквы C, Semiotini (*Semiotus*, *Oistus*, *Pectocera*, *Ceropectus*)—вершина крыла с прямой косо расположенной хитинизированной площадкой.

Подсемейство Negastrinae Nakane et Kishii, 1956

Крыло. Крыловая пластинка расчленена в анальной области, жилка $1A_{1+2}$, где она выражена, без излома, анальной ячейки нет, радиальная жилка на конце сильно утолщена, радиальная ячейка сильно укорочена, вершинная часть крыла без жилкования занимает $1/4$ — $1/3$ длины крыла (рис. 2, 8—10).

Личинка. Мандибулы серповидные, с 1 или несколькими зубцами на внутреннем крае, подбородок вытянуто-трапециевидный, иногда сильно суженный к основанию, стипес максил не соприкасаются, кардо односклеритные, галеа 1-члениковая, хитинизация покровов неравномерная, более хитинизированы голова и переднегрудной сегмент, остальные сегменты тела кожистые, каудальный сегмент с вырезкой.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок, средние тазиковые впадины замыкаются сочленением средне- и заднегрудки, отросток переднегрудки игловидный. Передние доли среднегрудки расположены в одной плоскости с остальной частью сегмента, яйцеклад самок без артикулярных стилей.

Одна триба — Negastrini включает изученные роды *Negastrus* (с под родами *Curtisius* и *Fleutiauxellus*), *Quasimus* (с под родом *Yucana*), *Oedostethus*, *Arhaphes*, *Zorochrus*, исключая род *Tropihypnus*.

Подсемейство Diminae Candeze, 1863

Крыло. Бескрылы.

Личинка. Мандибулы серповидные, без срединного зубца, подбородок вытянуто-четырёхугольный, стипес основаниями не соприкасаются, кардо двусклеритные, галеа 2-члениковая, хитинизация покровов неравномерная, хитинизированы только голова и переднегрудной сегмент, килевидного окаймления на тергитах брюшка не имеется. Каудальный сегмент с вырезкой.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок, в замыкании средних тазиков принимают участие эпимеры и эпистерны, бедренные покрывки задних тазиков едва достигают середины расстояния до наружного края, отросток переднегрудки игловидный. Передние доли среднегрудки расположены в одной плоскости с остальной частью сегмента. Яйцеклад самок с артикулярными стилями.

Состав подсемейства окончательно не выяснен. Поскольку ранее отсутствие крыльев считалось важным таксономическим признаком, в подсемейство (трибу) были отнесены 6 бескрылых родов, распространенных в разных частях света (Кандез, 1891, Schwarz, 1906; Schenkling, 1925—1927), из которых род *Antracopteryx* оказался близким к *Hypnoidus* (Leng, 1920). Из оставшихся 5 родов лишь 2 — *Dima* Sharp (Южная Европа) и *Arachnodima* Cand. (Австралия) относятся к этому подсемейству. Место родов *Beliophorus* Esch., *Osorno* Cand., *Diadysis* Cand. в семействе может быть установлено после изучения пока неизвестных личиночных форм.

Подсемейство Tetralobinae Castelnau, 1840

Крыло. Возвратно радиальная жилка достигает $3/4$ длины радиальной, длина радиальной ячейки соответствует половине длины радиальной жилки, анальной ячейки не имеется, вершина крыла без жилкования, занимает не более $9/10$ — $1/10$ длины крыла, хитинизация на вершине крыла в виде укороченной снизу буквы *c* (рис. 2, 11).

Личинка. Мандибулы серповидные, без срединного зубца, подбородок вытянуто-четырёхугольный, стипес не соприкасающиеся, кардо

двусклеритные, хитинизация покровов неравномерная, все тело густо покрыто очень длинными волосками. Каудальный сегмент с хитинизированной вилкой на вершине.

Взрослый жук. Коготки на боках со щетинками, 1—4-й членики лапок с лопастиками, наличник вдвое длиннее верхней губы, эпистерны заднегрудки очень широкие, только в 4 раза длиннее ширины, достигают $1/4$ ширины заднегрудки, переднегрудной отросток клиновидный, передние доли среднегрудки расположены под прямым углом. В состав подсемейства входят 2 рода: *Tetralobus* Lep. et Serv. и *Pseudotetralobus* Schw.

Подсемейство Athoinae Candeze, 1859

Крыло. Жилка $1A_{1+2}$ с изломом и поперечной жилкой соединена с $1A_2$, радиальная ячейка не превышает $1/3$ длины радиальной жилки, анальная ячейка обычно имеется, вершина крыла без жилкования занимает не менее $1/5$ длины крыла и несет 1 хитинизированную полоску (1, 6, 8, 9, 12; 2, 12—14).

Личинка. Мандибулы серповидные, с хорошо выраженным срединным зубцом, подбородок, вытянуто-четырёхугольный, стипес не соприкасаются, кардо двусклеритные, хитинизация покровов равномерная, тергиты брюшка с килевидным окаймлением. Каудальный сегмент с вырезкой на вершине.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок, наличник значительно короче верхней губы, в замыкании средних тазиков принимают участие эпимер и эпистерн, лоб уплощенный, ротовые части направлены косо вперед, эпистерны заднегрудки сильно вытянутые, узкие, в 9—10 раз длиннее ширины, переднегрудной отросток игловидный, передние доли среднегрудки расположены под прямым или тупым углом. Яйцеклад самок с хорошо выраженными артикулярными стилями, исключая подрод *Aphotistus* Kirby рода *Selatosomus* Steph.

4 трибы, отличающиеся по строению переднего края лба, расположению оснований усиков, строению лапок и личиночным признакам: Athoini (*Athous*, *Hypnoidus*, *Hypolithus*, *Tropihypnus*, *Alcimatous*, *Denticollis*, *Denticollis*, *Limoniscus*, *Neoleptoschema*, *Morostoma*, *Limonius*, *Nothodes*, *Gambrinus*, *Phelethes*, *Hemicrepidius*, *Aplotarsus*, *Crepidomenus*), Ctenicerini (*Ctenicera*, *Hypoganus*, *Hypoganomorphus*, *Selatosomus*, *Anostirus*, *Prosternon*, *Actenicerus*, *Orithales*, *Paranomus*, *Neopristilophus*, *Mucromorphus*, *Melanactes*, *Hapatesus*). Pleonomini (*Pleonomus*, *Clon*), Senodoniini (*Senodonta*, *Penia*).

Подсемейство Oestodinae Hyslop, 1917

Крыло. Жилка $1A_{1+2}$ без излома и с 3-й ветвью анальной не соединена, вершина крыла без жилкования занимает $1/4$ — $1/5$ длины крыла, несет 2 параллельные хитинизированные полосы или без хитинизации (рис. 2, 15, 16).

Личинка. Мандибулы серповидные, с хорошо развитым срединным зубцом, подбородок вытянуто-четырёхугольный, стипес не соприкасаются основаниями, кардо двусклеритные, хитинизация покровов неравномерная, часть брюшных стернитов покрыта хитинизированными шипиками. Каудальный сегмент с вырезкой на вершине и парой торчащих хитинизированных крючков.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок, лоб выпуклый, сильно вытянут вперед, с глубокими вырезами для основания усиков. Переднегрудной вырост игловидный, передние доли среднегрудки расположены под прямым углом. Яйцеклад самок без артикулярных стилей.

3 известных рода группируются в 2 трибы, различающиеся по жилкованию крыла и строению переднегруди; *Oestodes* и *Protelater* (Oestodini) и *Drapetes* (Drapetini Dolin tribus n.).

Подсемейство Cardiophorinae Candeze, 1859

Крыло. Жилка $1A_{1+2}$ без излома, $1A_{1+2}$ и CuP не соединяются с 3-й ветвью 1-й анальной, радиальная ячейка укорочена до 1/4 длины радиальной жилки, анальная ячейка отсутствует. Вершина крыла без жилкования занимает 1/4 длины и несет хитинизированные площадки в виде полной «эпсилон» с укороченным «язычком», или разобранной на 2 прямые или изогнутые полоски (рис. 1, 3; 2, 17, 18).

Личинка. Мандибулы двулопастные с усложненным вооружением внутренней поверхности, покровы с неравномерной хитинизацией и ложной дополнительной сегментацией брюшных сегментов. Каудальный сегмент конический, без вырезки.

Взрослый жук. Коготки простые, без щетинок. Выrost переднегруди мощный, коротко обрубленный, башмакообразный. Средние тазиковые впадины замкнуты сочленяющимися средне- и заднегрудкой, передние доли среднегрудки расположены под тупым углом. Яйцеклад самок без артикулярных стилей.

Условно одна триба — Cardiophorini (*Cardiophorus*, *Horistonotus*, *Paracardiophorus*, *Esthesopus*, *Nyctor*, *Aptopus*, *Cardiotarsus*). Возможно, формы с гребенчатыми коготками (род *Aptopus*) или с лопастиками на члениках лапок (род *Cardiotarsus*) при изучении пока неизвестных личиночных форм будут выделены в отдельную трибу. Выделение рода *Nyctor* в отдельную трибу (Гурьева, 1974) без подтверждения особенностями строения личиночных форм недостаточно обосновано.

Подсемейство Elaterinae Leach, 1815

Крыло. Жилка $1A_{1+2}$ с изломом и поперечной жилкой соединена с $1A_3$, радиальная ячейка длиннее 1/4 радиальной жилки, вершина крыла с хитинизацией в виде полной или разобранной на 2—3 полоски буквы «эпсилон» (рис. 1, 2, 4, 5, 10, 11, 13; 2, 19, 20).

Личинка. Мандибулы серповидные, с хорошо развитым срединным зубцом, подбородок вытянуто-трапециевидный, стипес сзади не соприкасаются, кардо двусклеритные, галеа 2-члениковая. Покровы равномерно плотно хитинизированы, тергиты отделены от плейритов узким швом, дыхальца расположены на тергитах. Каудальный сегмент без вырезки.

Взрослый жук. Коготки простые, лоб выпуклый, ротовые части направлены вниз, переднегрудной отросток игловидный, в замыкании средних тазиковых впадин принимают участие эпимер и эпистерн. Передние доли среднегрудки расположены под прямым или тупым углом. Яйцеклад самок с артикулярными стилями.

Из 8 триб, хорошо различающихся по имагинальным и личиночным признакам, только триба Adrastini резко выделяется по характеру жилкования крыльев. У ее представителей, в отличие от остальных групп подсемейства, сильно укорочена 3-я ветвь 1-й анальной жилки, составляющая не более 1/3 2-й анальной, и едва выражена поперечная жилка a_2-a_3 при постоянном отсутствии анальной ячейки. Между остальными трибами имеются переходы в особенностях жилкования. В составе подсемейства трибы Elaterini с подтрибами Elaterina и Cardiorhinina (*Elaeter*, *Pittonotus*, *Probothrium*, *Parallelotethus*, *Orthotethus*, *Tomiccephalus*, *Neotrichophorus*, *Chiagoshius*, *Cardiorhinus*), Dolerosomini Dolin tribus nov. (*Dolerosomus*, *Sericus*, *Sericoderma*, *Campylomorphus*), Ampedini (*Ampedus*, *Elastrus*, *Ischnodes*, *Pseudelater*, *Glyphochilus*), Physorhinini с подтрибами Physorhinina и Megapenthes (*Physorhinus*,

Anchastus, *Porthmidius*, *Homotechnes*, *Isidus*, *Megapenthes*, *Gamepenthes*, *Xanthopenthes*, *Vuilletus*, *Megapenthoides*, *Procraterus*), Dicrepidiini (*Dicrepidius*, *Propsephus*, *Olophoeus*, *Pantolamprus*, *Odontonychus*, *Crepidius*, *Anoplischopsis*, *Loboederus*, *Heterocrepidius*, *Anoplischius*, *Cyathodera*, *Singhalenus*, *Ischiodontus*), Melanotini (*Melanotus*, *Spheniscosomus*, *Neodiploconus*, *Natomelus* gen. n.), Agriotini с подтрибами Agriotina и Pomachiliina (*Agriotes*, *Ectinus*, *Dalopius*, *Lanecarus*, *Idolus*, *Betarmon*, *Betarmonides*, *Pomachilius*), Adrastini (*Adrastus*, *Glyphonyx*, *Silesis*, *Synaptus*, *Ctenoplus*). Роды *Amilicus*, *Lingana* и *Elatichrosis* (рис. 2, 24), по-видимому, должны быть выделены в отдельную трибу этого подсемейства, однако для этого необходимо изучение пока неизвестных их личиночных форм.

Вне системы остались роды *Eudicronychus* и *Anisomerus* с оригинальным строением полового аппарата и жилкованием крыла, подобным жилкованию у представителей трибы Dicrepidiini, (рис. 2, 22), ранее выделенные Шварцем в отдельное семейство. Не установлен ранг группы родов, выделенных Флетью (1947) в подсемейство Hemiopsinae (роды *Hemiops*, *Lomopneus* Gurjeva), имеющих жилкование и хитинизацию вершины крыла как у Dicrepidiini (рис. 2, 23) и рода *Plectrosterus* с жилкованием, близким к типовому, рода *Pityobius* (рис. 2, 21), а также родов, выделенных Флетью в подсемейства Physodactylinae, Toxognathinae и Anischinae, что станет возможным только при изучении пока не известных личиночных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурьева Е. Л., 1974. Строение грудного отдела жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) и значение его признаков для системы семейства, Энтомол. обозр., 53, 1: 96—113, Л.
- Долін В. Г., 1973. Жуки-щелкуны (Elateridae, Coleoptera), Автореф. докт. дисс.: 1—44, Киев.
- Пономаренко А. Г., 1969. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат, Тр. Па-леонтол. ин-та АН СССР, 125: 1—237, М.—1972. О номенклатуре жилкования крыльев жуков (Coleoptera), Энтомол. обозр., 51, 4: 768—775, Л.
- Balthasar V., 1942. Über die Nervatur des Hinterflügels der Lamellicornien, Vestn. král. čes. spol. nauk., 1—44, Praha.
- Candeze M. E., 1891. Catalogue méthodique des Elaterides, Liège.
- Cockerell T. D. A., Harris R. C., 1925. The wings of the meloid beetles, Proc. biol. soc. of Washington, 38.
- Crowson R. A., 1955. The natural classification of the families of Coleoptera: 1—187, London.—1961. On some new characters of classificatory importance in adults of Elateridae (Coleoptera), The entomol. monthly magazine, 96: 158—161, London.
- Forbes W. T. M., 1922. The wing venation of the Coleoptera, Ann. entomol. soc. Amer., 15: 328—352.
- Hyslop J. A., 1917. The phylogeny of the Elateridae based on larval characters, Ann. soc. entomol. Amer., 10: 241—263.
- Jagemann E., 1955. Kovarikoviti — Elateridae. Fauna CSR, IV: 1—346, Praha.
- Miwa Y., 1928. New and some rare species of Elateridae from the Japanese Empire. Ins. Mats., III.
- Saalas U., 1936. Über das Flügelgeader und die phylogenetische Entwicklung der Cerambyciden, Ann. zool.-bot. Vanamo, 4: 1—198.
- Schenckling S., 1925—1927. Coleopterorum Catalogus. Elateridae, 80, 88, Berlin.
- Schwarz O., 1906. Familie Elateridae. Wytism. Genera Insectorum, 46, A—C.

WING VENATION OF CLICK-BEETLES (COLEOPTERA, ELATERIDAE) AND ITS IMPORTANCE FOR TAXONOMY OF THE FAMILY

V. G. DOLIN

Ukrainian Research Institute of Plant Protection (Kiev)

Summary

A study of wing venation in 290 species of click-beetles from 159 genera of the World fauna has allowed to establish the limits of its individual variability and reveal the group-differences for taxa of the tribe and subfamily range that may be used, together with the structural features of larval forms, to establish the taxonomic status of individual genera and provide the basis for the natural classification of the Elateridae.