

**А. Г. Пономаренко**

**О НОМЕНКЛАТУРЕ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ ЖУКОВ  
(COLEOPTERA)**

[A. G. PONOMARENKO. ON NOMENCLATURE OF WING VENATION  
IN BEETLES (COLEOPTERA)]

Изучение строения задних крыльев жуков имеет большое значение для установления их системы и описания филогенеза. Жилкование и система свертывания задних крыльев — это чисто имагинальные структуры и в их эволюционных изменениях закон Долло о необратимости эволюции соблюдается много строже, чем в большинстве других признаков (Пономаренко, 1969). Поэтому широко распространенные среди жуков ряды форм с последовательными ступенями редукции жилкования очень удобны для коррекции предлагаемых филогенетических рядов — в последних формы с полным жилкованием не должны происходить от форм с редуцированным. Это обуславливает непреходящий интерес к изучению задних крыльев жуков. Нынешний этап их исследования, к сожалению, отличается одной отрицательной особенностью. С конца 20-х годов, после работ Форбса, более не появляется работ, посвященных строению крыльев всех жуков. В современных работах рассматривается лишь строение крыльев жуков, принадлежащих к одному семейству или к группе близкородственных семейств. Такой подход может быть продуктивен только при наличии хорошей общепринятой общей схемы, позволяющей делать сравнимыми работы разных авторов. Установление гомологии жилкования жуков, без чего невозможна рациональная номенклатура, требует очень широких сравнений. Жилки крыла жука — это не просто ребра жесткости, но и система рычагов, обеспечивающих свертывание и распрямление изрезанной складками крыловой пластинки. Поэтому поперечные жилки часто превращаются в продольные и, наоборот, продольные жилки, пересеченные складками, могут утрачивать проксимальную часть, а роль их основания берет на себя бывшая поперечная жилка. После этого самостоятельная жилка часто обозначается как ответвление совсем другой жилки. Это привело к тому, что в общих руководствах и определителях приводятся совершенно различные системы обозначения жилок и они не могут служить достаточной основой для выработки единой номенклатуры. Иллюстрацией положения с номенклатурой жилкования крыльев жуков может служить учебник общей энтомологии Б. Н. Шванвича (1949). В общей части для обозначения жилок жуков принята номенклатура, впервые предложенная Комстоком и Нидхемом (Comstock, Needham, 1898—1899), неправильность которой ко времени написания учебника была давно доказана, в специальной же части без всяких изменений перепечатано изображение жука из *Handbuch der Zoologie*, где была дана заимствованная из Гандлирша (Handlirsch, 1906—1908) номенклатура жилкования, совершенно другая, но тоже неверная.

В настоящее время наиболее распространенной является номенклатура, предложенная Форбсом (Forbes, 1922, 1926). Тщательно проработав большой материал, используя данные по трахеации и строению основания

крыла, Форбс сумел правильно гомологизировать жилкование жуков с жилкованием других насекомых. Он исправил ошибку Комстока и Нидхема, у которых при гомологизации жилок жуков и других насекомых выпала медиальная система жилок, так как у изученных ими жуков-усачей медиальная трахея редуцирована. Доказав присутствие в крыльях жуков этой системы, Форбс предложил общий план жилкования крыльев жуков, где жилки действительно стали гомологичны жилкам крыльев других насекомых. Номенклатура же, предложенная им, оказалась пра-

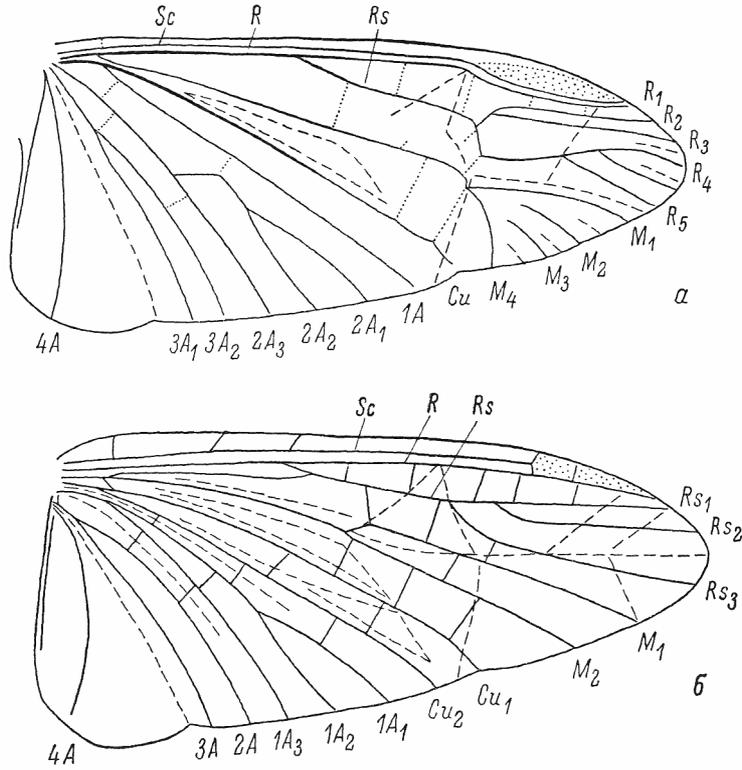


Рис. 1. Схема исходного жилкования задних крыльев жуков.  
*a* — по Forbes, 1922; *б* — оригинальная. Обозначения жилок традиционные, складок — по Forbes, 1926. Складки здесь и на следующем рисунке показаны прерывистой линией.

вильной не полностью. Форбс просто механически сдвинул предложенные Комстоком названия жилок, начиная с медиальной, на одну систему вперед, сохранив единственный ствол кубитальной системы. В номенклатуре Комстока и Нидхема это было понятно — после потери медиальной системы места для заднего ствола кубитальной системы просто не оставалось. Теперь оно появилось, но тем не менее Форбс сохранил прежнюю номенклатуру. В результате ему пришлось утверждать, что у сетчатокрылообразных жилка, считающаяся всеми исследователями за задний ствол кубитуса, в действительности представляет собой передний ствол анальной системы. Номенклатура, предложенная Форбсом, совпадала с номенклатурой Комстока (Comstock, 1918) для мекоптероидов и отличалась от номенклатуры невроптероидов. Дальнейшие исследования показали, однако, что номенклатура жилкования мекоптероидов у Комстока неверна и основана, так же как и в случае с жуками, на ошибочной гомологии. Это лишило последнего обоснования принятую Форбсом трактовку жилки, идущей непосредственно за передней ветвью кубитуса, как первой анальной и показало, что она должна рассматриваться как задняя ветвь кубитуса.

Необходимо отметить, что подобная интерпретация этой жилки принималась многими авторами и ранее, но использовалась в работах, не посвященных специально жилкованию крыльев жуков. Однако авторитетность исследований Форбса была такова, что в настоящее время она не применяется.

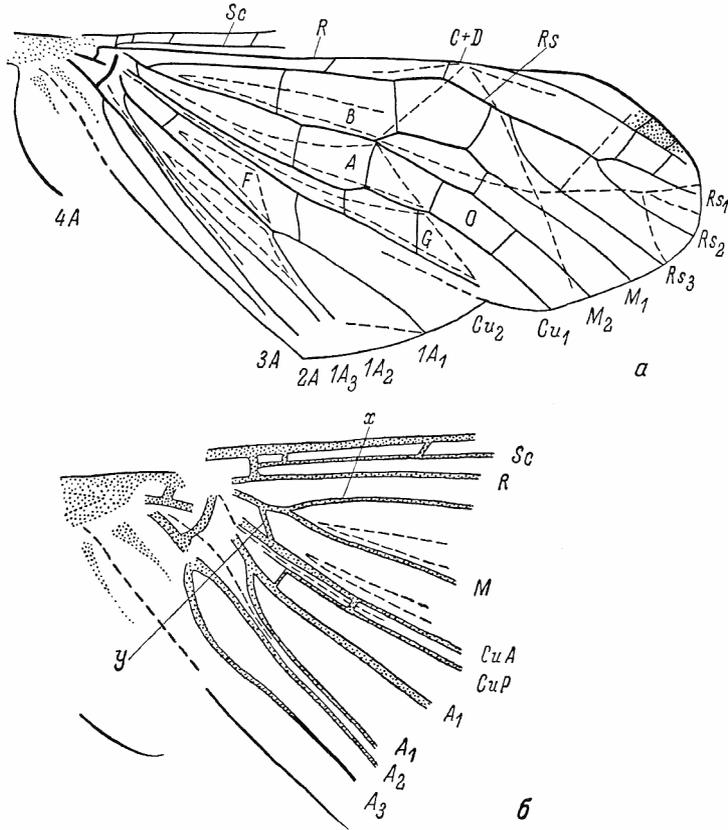


Рис. 2. Заднее крыло жука из верхнепермских отложений у дер. Чепаниха (Урал), экз. ПИН, № 3286/4.  
а — общий вид ( $\times 10$ ); б — основание крыла ( $\times 20$ ); x, y — составные жилки.

Номенклатура, предложенная Форбсом, изображена на рис. 1, а. Если внести в нее изменения, приводящие номенклатуру жилкования крыльев жуков в соответствие с номенклатурой жилкования других насекомых

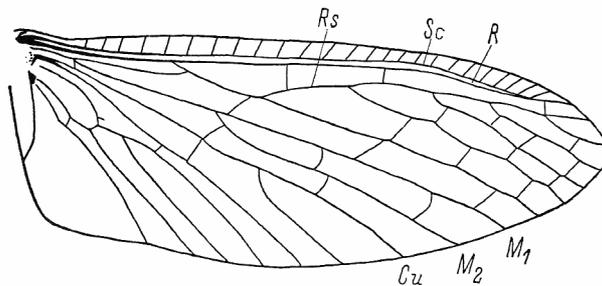


Рис. 3. Заднее крыло *Archichauliodes*.

с полным превращением, то она приобретет вид, изображенный на рис. 1, б. Первая анальная жилка теперь обозначается как задняя ветвь кубитальной; следующие за ней три ветви, обозначавшиеся как вторая анальная, — должны называться ветвями первой анальной; следующие две жилки, начинающиеся общим стволom, — как третья и четвертая анальные

жилки. В этом случае жилки задних крыльев жуков приобретают те же наименования, что и жилки задних крыльев *Megaloptera*, наиболее близких к крыльям жуков по общему плану строения.

Дополнительные сведения по гомологии жилкования крыльев жуков представляет изучение замечательной новой находки прекрасно сохранившегося заднего крыла жука из отложений верхней перми (рис. 2, б). Это самый лучший по сохранности отпечаток заднего крыла жука во всей включающей более 15 тысяч остатков вымерших жуков коллекции Палеонтологического института АН СССР. К сожалению, это изолированное крыло, так что невозможно установить, какому именно из достаточно разнообразных позднепермских жуков оно принадлежало. Впрочем, если бы оно было найдено в сочленении с телом, то оно наверняка не имело бы такой замечательной сохранности и на нем нельзя было бы изучить особенно важной базальной части крыла.

Жилкование крыла сильно отличается от жилкования известных крыльев жуков, в том числе и триасовых, так что даже возникали сомнения в том, принадлежит ли оно действительно жуку. Однако на нем хорошо просматриваются складки (рис. 6, б), которые почти полностью соответствуют характерным складкам заднего крыла жуков. Трудно предположить, что просто в результате сминания крыла в процессе фоссилизации складки возникали именно в тех местах, где они есть на крыльях жуков. Характерно для жуков и сокращение вершинной части крыла, так что вершина первой анальной расположена в его дистальной половине.

Крыло (рис. 2) имеет характерную для крыльев жуков форму с расширенной анальной лопастью, его передний край совершенно прямой. Основными отличиями от крыльев современных жуков являются большое число поперечных жилок, почти полное отсутствие дифференциации жилок по толщине и их общая слабость, полная сохранность основания медиальной системы, не уступающей в сложности таковой у *Megaloptera*.

Субкостальная и радиальная жилки заметно отодвинуты от переднего края крыла и друг от друга, т. е. имеют то же строение, что и на других крыльях пермских жуков, тогда как у мезозойских и современных они сближены и проходят почти по самому краю крыла. В субкостальном поле имеются поперечные жилки. Радиус-сектор гребенчатый, трехветвистый.

Жилка, заканчивающаяся типичными гребенчатыми ветвями радиуса-сектора, начинается, однако, не от радиальной, а от медиальной жилки, отходя от нее вперед. Эта жилка несомненно является составной. Ее вершина образована радиусом-сектором, а основание — жилкой, косо идущей на крыльях *Megaloptera—Corydalidae* к основанию *Rs* от основания *M*, а иногда даже имеющей собственное основание (рис. 3). На описываемом крыле она занимает совсем продольное положение и сильно удлинена, а основание *Rs* или совсем редуцировано или превратилось в одну из поперечных жилок между радиусом и составной жилкой. Эта составная жилка оказывается, таким образом, гомологичной возвратной жилке многих жуков, идущей проксимально от основания трахеи *Rs* (рис. 4). На крыльях сетчатокрылообразных косую жилку называют обычно поперечной *1r—m*, но вполне возможно, что это в действительности передняя ветвь медианы, слитая дистально с задней ветвью радиуса-сектора. Такую номенклатуру, например, принимала О. М. Мартынова (1960).

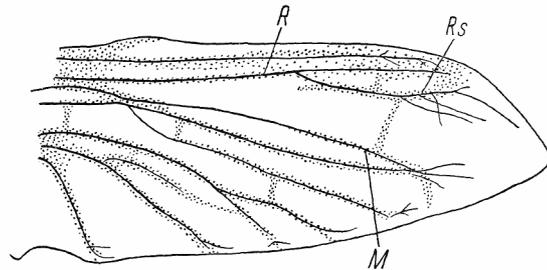


Рис. 4. Трахеация крыла куколки *Tenebrio molitor* L.

Трахеи показаны сплошной линией, жилки — точками (по Forbes, 1922).

Основной свободный ствол медиальной жилки на описываемом крыле двуветвистый. На крыльях современных жуков передняя из этих ветвей в основании редуцирована, как часто бывает с жилками, пересеченными складками. Немного проксимальнее основания составной жилки, идущей к Rs, от основания M косо назад отходит еще одна жилка, также обычна обозначаемая как поперечная  $1m-cu$ , а в действительности, возможно, представляющая собой основание  $M_5$ , дистально слитой с кубитальной системой, как считал Тильярд (Tillyard, 1926). Гомологию жилки, обозначенной выше как  $M_1$  (рис. 2), также нельзя считать полностью ясной.

Возможно, что именно она является составной из первой ветви медианы и последней ветви радиуса-сектора. В этом случае жилка, обозначенная

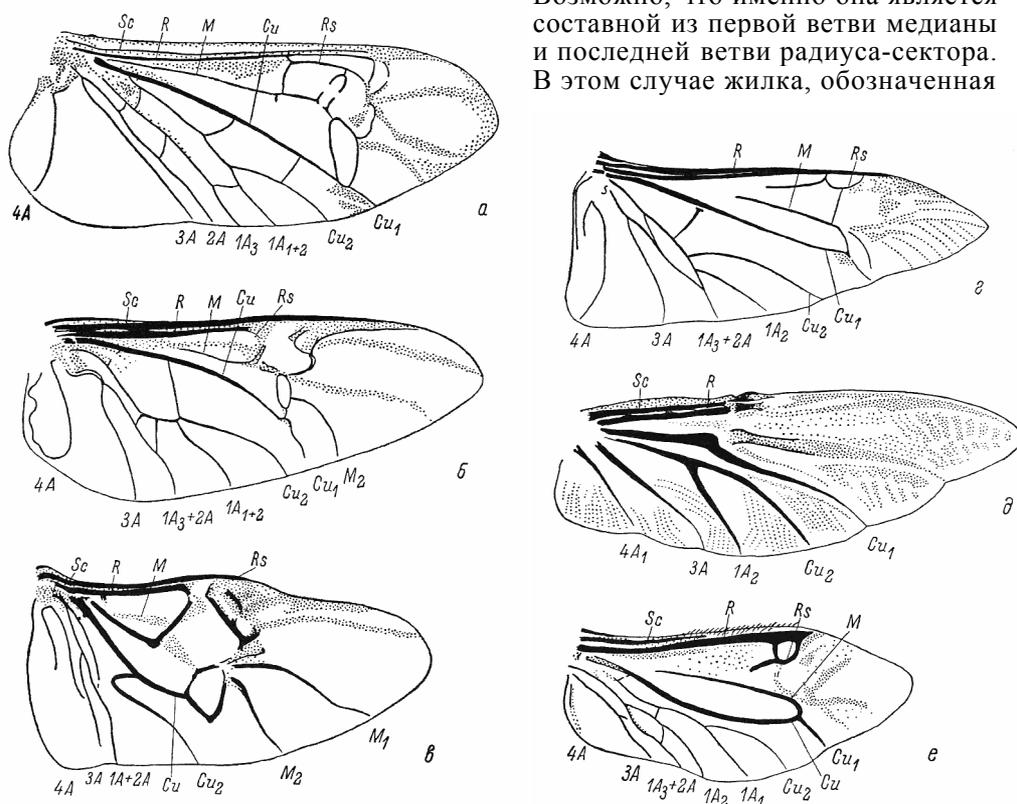


Рис. 5. Жилкование крыльев жуков *Archostemata*, *Adephaga* и *Polyphaga*.

a — *Cupes clathratus* Sols.; б — *Calosoma sycophanta* L.; в — *Gyrinus* sp.; г — *Hydrous piceus* L.; д — *Necrophorus vespillo* L.; е — *Dermestes lardarius* L.;

как поперечная  $2r-m$ , является по происхождению продольной, образующей ее основание. В этом случае облегчается гомологизация этих жилок в крыльях жуков и невроптероидов и становятся понятными особенности трахеации жилок, обозначенных Форбсом как последние ветви радиуса-сектора (рис. 1, a).

Кубитальная система образована двумя простыми жилками, которые в отличие от крыльев современных жуков не различаются значительно по толщине. Характер их соединения установить точно невозможно, так как между ними проходит не расправленная складка. Ячейка, обозначаемая обычно как *oblongum*, не выделена среди других ячеек поля между медиальной и кубитальной системами.

Первая анальная жилка делится вблизи основания, и ее передняя ветвь вновь дихотомизирует несколько дистальнее своей середины. Поперечная между первой и второй анальными жилками, расположенная проксимальнее их ветвления, вряд ли может называться анальной дужкой, как она обозначена у Форбса. Это просто поперечная жилка. Вторая и третья анальные жилки простые и начинаются довольно длинным общим стволом,

как это и бывает обычно у жуков и сетчатокрылообразных. Анальная область крыла явственно разделена на две лопасти — анальную и югальную.

Число поперечных жилок во всех полях, кроме анальных, много больше, чем на крыльях современных жуков. Расположение большинства из них хорошо позволяет гомологизировать с ними немногие поперечные жилки, сохранившиеся в современных крыльях. Эти жилки у разных семейств жуков, по-видимому, не гомологичны, и сравнение их с жилкованием описанного крыла с полным составом жилок дает новые данные для восстановления филогенеза жуков.

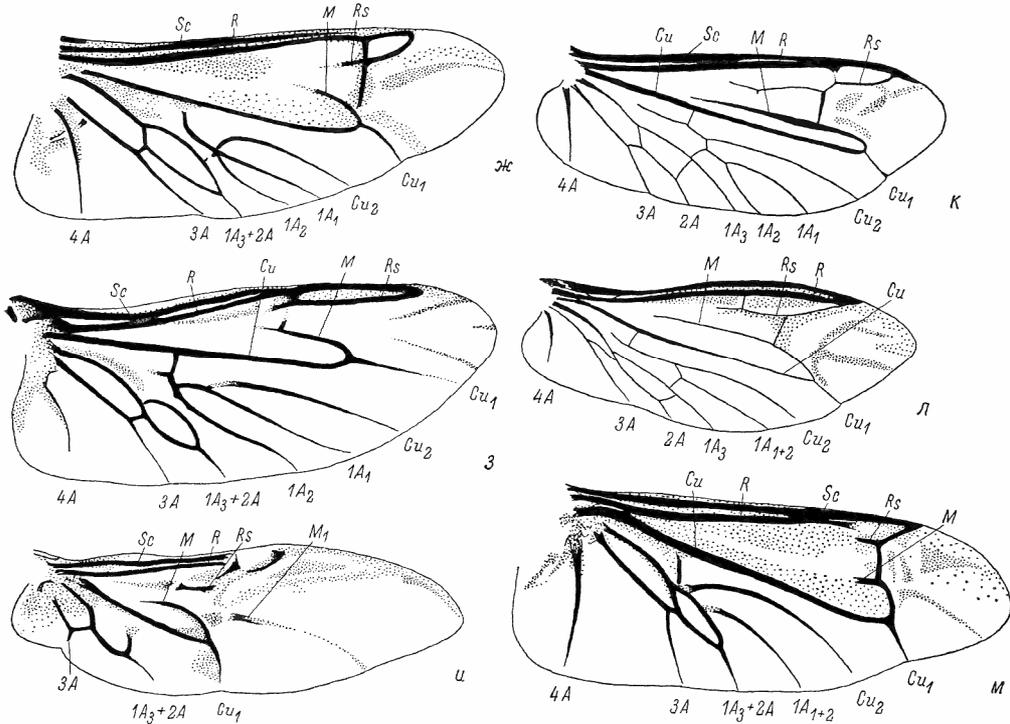


Рис. 5 (продолжение).

ж — *Dascillus cervinus* L.; з — *Ancylocheira* sp.; и — *Hippodamia tredecimpunctata* L.; к — *Cebrio bicolor* Leach (по: Forbes, 1922); л — *Athous niger* L.; м — *Prionus coriarius* L.

Большой интерес представляют хорошо видимые на отпечатке складки. Общая их схема оказывается весьма близкой к прототипу, разработанному Форбсом (Forbes, 1926) на основании сравнительного изучения современных жуков. Лишь большая и сильно вытянутая проксимально складка В выпадает из этой схемы. Складка С+D скорее всего образовывала почти равносторонний направленный вершиной вперед треугольник. Следует отметить сильное развитие складки G. В общем по характеру складок крыло скорее напоминает крыло примитивных *Polyphaga*, чем современных представителей *Archostemata*, хотя и принадлежит скорее всего представителю последнего подотряда.

В заключение следует остановиться на рациональной номенклатуре крыльев продвинутых семейств жуков. Наиболее распространенной системой классификации крыльев является разделение их на крылья карабидного, кантароидного и стафилиноидного типов. В качестве наиболее важных признаков для различения этих типов обычно называют присутствие поперечных жилок, образующих oblongum, у первого типа и полное отсутствие поперечных жилок у последнего. Крылья с кантароидным жилкованием образуют промежуточный тип. В таком виде это деление просто описывает ступени редукции жилкования и может использоваться

только для целей диагностики, но не для анализа системы жуков из-за очень большой частоты параллелизмов в этом процессе редукции жилкования.

Тем не менее карабоидное жилкование (рис. 5) действительно характеризует естественную группу жуков — подотряды *Adephaga* и *Archoste-*



Рис. 6. Заднее крыло жука из верхнепермских отложений у дер. Чепанихи (Урал), экз. ПИН, № 3286/4 ( $\times 7$ ).

*a* — фото при прямом свете; *б* — при косом.

*mata*. Наиболее важными чертами для нее оказываются не черты примитивные, как сохранение поперечных жилок, образующих *oblongum*, а, наоборот, черты редукции: отсутствие складки В, только две ветви первой анальной жилки, отсутствие возвратной жилки на *Rs*.

Жуки, имеющие крылья с жилкованием двух остальных типов, не образуют естественных групп. Они включают группы, разные по происхождению, но сходные по степени редукции жилкования. У жуков подотряда *Polyphaga* Форбсом (Forbes, 1926) было установлено пять типов строения крыльев, но предложенная на их основании система отряда оказалась резко отличной от общепринятой. Эти данные не нашли практически никакого отражения в современных системах отряда (Crowson, 1955) и заслуживают поэтому внимательного пересмотра. Пока же приходится ограничиться изображением ряда крыльев жуков подотряда *Polyphaga* с указанием номенклатуры их жилок (рис. 5). Следует, однако, отметить, что в любом случае в справедливости предложенной Форбсом гомологии основных жилок жуков сомнения не возникает, и после соответствующих изменений номенклатуры, описанных выше, она вполне может послужить в качестве единой для всех жуков.

#### ВЫВОДЫ

Обсуждается гомология и номенклатура жилкования заднего крыла жуков. Описывается жилкование крыла жука из пермских отложений Урала, сходное во многих чертах с крыльями *Megaloptera*. Даны изображения крыльев разных жуков с обозначением жилок в соответствии с предлагаемой номенклатурой.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мартынова О. М. 1960. О жилковании крыльев у чешуекрылых (Lepidoptera). Энт. обозр., 39, 2: 269—299.
- Пономаренко А. Г. 1969. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. Тр. Палеонтолог. инст., 125: 1—238.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. Изд. «Советская наука», М.—Л.
- Comstock J. H. 1918. The Wing of Insects. Ithaca, Comstock Publ. Com.: 1—430.
- Comstock J. H., J. G. Needham. 1898—1899. The Wing of Insects. Amer. Nat., 32: 43—903, 33: 118—858.
- Crowson R. A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London: 1—187.
- Forbes W. T. M. 1922. The Wing Venation of the Coleoptera. Ann. Entomol. Soc. America, 15: 328—352.
- Forbes W. T. M. 1926. The Wing Folding Patterns of the Coleoptera. Journ. N. Y. Entomol. Soc. 34: 42—68, 91—139.
- Handlirsch A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: 1—433.
- Tillyard R. J. 1926. The insects of Australia and New Zealand. Sydney: XI+560.

Палеонтологический институт  
АН СССР,  
Москва.

---

#### SUMMARY

Up to now there is no generally accepted nomenclature for hind wings venation of beetles and most popular nomenclature of Forbes (1922, 1926) does not correspond to that established for other insects. The author suggests changes in nomenclature of anal veins that brings the nomenclature of veins of beetles in accordance with that accepted for other insects. The described wing of extinct beetle from Upper Perm of Ural is very close in venation to those of some *Megaloptera* but has the main wing folds of recent beetles.

---