

Ордена Трудового Красного Знамени  
Зоологический институт  
Российской Академии наук

---

На правах рукописи

КИРЕЙЧУК Александр Георгиевич

УДК 595.768.66

ЗНАЧЕНИЕ АНТОМАГИИ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ  
ОТРЯДА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (В ОСНОВНОМ НА ПРИМЕРЕ  
ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕЙСТВА ЛУКОВ-БЛЕСТЯНОВ)

Специальность: 03.00.09 - Энтомология

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

1992

Работа выполнена в Зоологическом институте РАН.

Официальные оппоненты -

доктор биологических наук В.С.СУГОНЯЕВ

доктор биологических наук, профессор И.К.ЛОПАТИН

доктор биологических наук, член-корр. АН Уиранни  
В.Г.ДОЛИН

Ведущая организация - Палеонтологический институт РАН.

Защита состоится " " \_\_\_\_\_ 1992 г. в 18 часов  
на заседании специализированного совета Д.002.63.02 по защите  
диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зооло-  
гическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Уня-  
верситетская наб., 1.

Автореферат разослан " " \_\_\_\_\_ 1992 г.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологическо-  
го института РАН.

Ученый секретарь  
специализированного совета,  
кандидат биологических наук

Н.А.ПЕТРОВА

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Антофагия насекомых в целом и жуков в частности привлекает внимание энтомологов многих поколений. Имеется немало указаний на значение антофагия жуков в эволюции высших растений, хотя при этом очень редко упоминается возможность обратнoй связи объектов трофики в филогении собственно жуков. Это обратное влияние не столь уж резко выражено в результатах филогении отряда и поэтому обычно не считалось существенным. Антофагия взрослых жуков и их личинок обычно рассматривалась вне фундаментальной зависимости друг от друга, вследствие чего закономерности преобразования трофики, которые подробно обсуждаются в работе, до сих пор не находили заслуженного места в теоретических построениях исследователей этой проблемы.

В последние десятилетия все более широкое признание получает факт, что сходство многих членoв той или иной группы определяется не столько появлением черт сходства потомков у предка группы, сколько сходством эволюционной судьбы членoв этой группы, т.е. многие общие признаки у современных сосуществующих членoв группы, вероятно, появились параллельно как гомоплазии, обусловленные и канализированные как внешними ценотическими и абиотическими факторами, так и внутренней организацией членoв группы.

Попытки разрешения противоречий в группировании жуков-блестянок показали, что во внешнем облике отдельных групп этих жуков нередко с большей выразительностью проявляется склонность к тому или иному образу жизни в определенном субстрате, нежели безусловная генеалогическая близость. Как показано в работе, среди блестянок это особенно отчетливо обнаруживается именно среди антофильных групп. Структурные закономерности, обнаруженные при изучении антофильных блестянок, стимулировали развитие автором предлагаемых в настоящей работе представлений. В тех случаях, в которых удалось найти надежные свидетельства характере филогенетических связей, проявляется поразительное сходство в путях реализации тех или иных тенденций к преобразованию образа жизни различных групп блестянок, что отражается и на их

структурных преобразованиях. По всей видимости, закономерность, выраженная в этом сходстве, может быть распространена в какой-то степени и на отряд в целом, хотя масштаб и качество корреляций в преобразованиях образа жизни и формы существенно отличны в той или иной группе организмов. Тем не менее, закономерности в эволюции образа жизни блестянок в какой-то мере можно экстраполировать на отряд в целом. Такая экстраполяция представляется, если не весьма продуктивной, то по крайней мере заслуживающей внимания как метод тестирования противоречий между различными построениями системы и филогении.

Цель и задачи исследования. Настоящая работа имела целью выяснение происхождения и эволюции жуков-блестянок как группы, где полная антофагия получила весьма значительное распространение, а также определение основных путей формирования антофагии и значения последней в эволюции различных групп блестянок и других жуков. На этом фундаменте предпринята попытка найти непротиворечивую интерпретацию филогенетических связей и системы отряда жесткокрылых. Для достижения этой цели были сформулированы следующие основные задачи исследования: (1) изучить строение блестянок для разработки и обоснования системы семейства, его объема и установления филогенетических отношений внутри семейства, а также определения его положения в системе отряда и филогенетических связей с ближайшими группами жуков; (2) проанализировать аргументацию в пользу тех или иных филогенетических моделей для семейства блестянок и групп жуков с более высоким таксономическим рангом, которые включают рассматриваемое семейство; (3) определить закономерности структурных трансформаций и преобразований в образе жизни антофильных и других блестянок, обращая особое внимание на формирование полной (личиночной + имагинальной) антофагии; (4) оценить значение полной антофагии в эволюции блестянок и других групп жуков; (5) установить экологические обстоятельства и значение формирования полной антофагии жуков в историческом развитии отряда; (6) рассмотреть соотношение эволюции образа жизни, филогении и системы групп жуков с высоким таксономическим рангом для разработки непротиворечивой интерпретации филогении и системы отряда.

Научная новизна. В работе впервые дано целостное представление о системе и филогении семейства жуков-блестянок, обосно-

важных на материалах по современной мировой фауне и палеонтологических данных. Предложена новая классификация семейства, разделенного на 16 подсемейств и триб, из которых 10 таксонов предложено впервые; установлено более 230 родов рецентных и вымерших блестянок (включая более 60, описываемых как новые). Впервые выполнен детальный морфологический очерк и сравнительный анализ структурных особенностей семейства, а также включенных в него подсемейств и триб. Предложены новые интерпретации гомологии и происхождения различных имагинальных и личиночных структур. Впервые показана высокая степень вероятности сравнительной молодости семейства блестянок, а также впервые прослежены возможные пути эволюции антофильных блестянок и показано независимое формирование имагинальной и полной антофагии в различных группах семейства. Определен комплекс адаптационных тенденций, сопутствующих антофагизации блестянок и других жуков. Установлены сходство в процессах освоения генеративных органов голосеменных и покрытосеменных, возможность многократного и независимого освоения этих органов различными группами жуков. Показана обязательность формирования полной антофагии для дальнейшей филофагизации жуков из инфраотряда *Cucujiformia*. Установлены пути трофических переходов от (ксило)мицетофагии к фитофагии. Показано сходство в преобразованиях строения, индивидуального развития и образа жизни неродственных групп жуков различного таксономического уровня, прошедших антофагизацию, а в дальнейшем филофагизацию.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты исследования являются существенным этапом развития систематики, филогенетики, морфологии и экологии жесткокрылых. Значительным достижением следует рассматривать качественное расширение таксономических знаний по семейству блестянок в объеме современной мировой фауны, а также новые подходы к объяснению эволюции этого семейства и других групп жесткокрылых, критический анализ представлений о филогении отряда и значении параллельных трансформаций в эволюции. Показаны взаимосвязь формирования полной антофагии с освоением жуками питания вегетативными органами живых растений и влияние образа жизни полных антофагов на эволюционную судьбу этих жуков.

Таксономические разработки в любых обильных видах групп имеют не только теоретическое, но и практическое значение. Блестянки известны своей как экологически полезной, так и вредной для человека деятельностью в сельском и лесном хозяйстве, а также как важные карантинные объекты и обитатели запасов продуктов растительного происхождения, причем нередко определение вредоносных видов представляет большую сложность вследствие общей таксономической неизученности. Данная работа позволяет достичь значительного прогресса в диагностике вредителей.

Материал. Фактическую основу настоящей работы составило главным образом изучение музейных экземпляров не только одной из крупнейших коллекций, хранящейся в Зоологическом институте РАН, но и коллекций более чем 60 научных учреждений как в нашей стране, так и в других странах. В результате были изучены, как минимум, 80 тыс. экземпляров, принадлежащих к более чем 3,5 тыс. видам, собранным преимущественно в Восточном полушарии. Для выяснения филогении и обоснования системы были изучены представители некоторых других семейств кукуйиформных. Оригинальный и полезный материал получен в экспедициях на территории СССР, Монголии и Австралии.

Апробация и публикация результатов. Разделы диссертации были доложены на отчетных сессиях Зоологического института АН СССР (Ленинград), на 10-м международном симпозиуме по энтомофауне Средней Европы (Будапешт, 1983 г.), 9-м съезде Всесоюзного энтомологического общества (Киев, 1984 г.), чтениях памяти Н.А. Холодковского (Ленинград, 1989 г.), 1-м международном конгрессе по колектологии (Барселона, 1989 г.), теоретическом семинаре в Альберт-Людвигском университете (Фрайбург, 1990 г.), а работа в целом заслушана и обсуждена на семинаре Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН (С.-Петербург, 1991 г.).

По теме диссертации опубликовано 42 работ в отечественных и 15 работ в иностранных изданиях, а 8 работ находятся в печати.

Структура и объем работы. Основной текст диссертации включает предисловие, 6 глав и выводы. Он изложен на 271 странице машинописи. Список цитированной литературы состоит из 435 названий (148 русских и украинских, а также 286 иностранных). Приложение содержит иллюстрации, включающие 1 схему, 3 таблицы и 48 листов с более чем 360 рисунками, а также сопровождающие их подписи.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

Сделан обзор источников использованных материалов, а также тех приемов (главным образом традиционных), с помощью которых эти материалы получены. Указаны также происхождение и места хранения этих материалов.

### Глава 2. ОБЩИЙ ОЧЕРК СТРОЕНИЯ СЕМ. *NITIDULINAE*

Жуков-блестянок можно разделить на две группы, каждая из которых, быть может, равноценна по структурным характеристикам другим семействам в надсем. *Sinochoidea*. Эти группы в работе трактуется как линия *Sagrophilinae* и линия *Nitidulinae*.

#### 2.1. Имаго

Форма тела, окраска и рисунок очень разнообразны. Диапазон изменчивости линии *Nitidulinae* несравнимо шире, чем он выражен среди видов линии *Sagrophilinae*.

Голова обычно поперечно-треугольная, дорсовентрально уплощенная или немного выпуклая, слегка или умеренно наклоненная кнаружу. Усики чаще всего 11-члениковые, с 3-члениковой, более или менее дорсовентрально уплощенной булавой. Неблюдается сокращение числа члеников до 8. Лабрум поперечный, цельный или двулопастной, а у представителей подсем. *Sturptarchinae* он слит с наличником и лбом. Максиллы во всех группах однолопастные с 6-члениковыми щупиками.

Переднеспинка сильно изменчива по очертаниям, но всегда с резким перегибом по боковым краям. Отросток переднегруди почти во всех случаях хорошо развит и принимает важное участие в сочленении передне- и среднегрудного сегментов. Передние тазиковые впадины замкнутые или не полностью замкнутые сзади за счет гипомер (птеритов), примыкающих или сросшихся с вершиной отростка переднегруди, а в случаях его редукции сросшихся медиально и образующих единую склеротизованную полосу. Только у *Suboserrhalinae* гипомеры едва достигают заднего края передних тазиков. Надкрылья чрезвычайно изменчивы. У всех видов карпофилиной линии они в той или иной мере укорочены. Зипплеры развиты, с резким перегибом к дорсальной поверхности, в большинстве случаев они приподняты кнаружи, хотя у ряда форм с выпуклой формой тела они резко ниспадают. Заднегрудь крупная и широкая. Метастернит

нередко частично разделен медиальным швом, вдоль заднего края средних таазиковых впадин обычно выражены бедренные линии, а перед задними таазиковыми впадинами заметны паракоксальные швы. Задние крылья с сильно редуцированным жилкованием, самое большее с тремя анальными жилками.

Все таазики блестянок поперечные: передние и средние - слабовыпуклые, с отчетливо выступающим трохантином, а задние - уплощенные и менее подвижные. Вертлуги промежуточного типа между нормальным и гетеромеридным, почти во всех случаях очень короткие. Передние голени обычно треугольные, с наружным кантом, несущим ряд зубчиков, между которыми находятся сенсиллы, а на вершине заметны две не равной длины шпоры; для многих *Meligethinae* характерно значительное развитие зубцов и коротких тангорцепторов между ними. Средние и задние голени генерализованного типа имеют треугольную форму, не сильно уплощены, по наружному краю с двумя продольными кантами, вооруженными щетинковидными сенсиллами, но для продвинутых форм иногда характерны широкие и плоские голени, а один из наружных кантов редуцируется или смещается на дорсальную поверхность. Лапки 5-члениковые (у *Subocserphalinae* - 4-члениковые), при этом лапка архаичного типа состоит из трех 2-лопастных члеников с подушечками из волосков, четвертого - самого маленького, иногда плохо заметного между лопастей третьего, и пятого, самого длинного членика с 2 коготками, между которыми иногда заметен рудимент двущетинкового эмподия.

Брюшко состоит из 5 подвижно сочлененных стернитов и 7 тергитов. Дыхальца находятся на 6 перых сегментах, причем передние 2-4 пары дыхалец обычно поперечные (или несколько окосненные), а остальные нормальной формы.

Вдавление, проходящее вдоль основания пигидия, может преобразовываться в 8 коротких, но глубоких полулунных вдавлений (комплекс *Aethina* из *Nitidulinae*), а у всех представителей *Meligethinae* эти структуры представлены только парой довольно глубоких и широких вдавлений. Гипопигидий обычно простой, но у большинства *Meligethinae* его основание с парой вдавлений, сходных с таковыми на пигидии представителей этой группы. Медиальная часть гипопигидия у видов *Amphicrossinae* обособлена по бокам мембранизованными полосками и превратилась в подвижную лопасть, а у всех *Sarcophilinae* гипопигидий глубоко вырезан у вер-



шины.

8-й тергит (анальный склерит) самца вместе с базальной (вентральной) пластинкой и примыкающей к ней непарной гастральной опиколой образует характерную для блестянок и близких к ним семейств генитальную капсулу. Эдеагус неманвертированного кукуйиоидного типа. Эдеагус блестянок карпофилиной линии сходен в соотносительном расположении и форме склеритов с эдеагусами трехлопастного типа элатериформных и ложнотрехлопастного типа тенебриоидных. Нитидулиновый эдеагус более простого строения и принципиально отличного функционирования, его тегмен и ствол пенисов имеют вид плоских пластинок, хотя очертания обоих склеритов в различных группах этой линии обнаруживают более широкий диапазон изменчивости в сравнении с их гомологами у групп карпофилиной линии.

Гениталии самки не обнаруживают значительных модификаций от генерализованного кукуйиоидного типа, при этом масштаб их изменчивости немного меньше, чем тот, который наблюдается в отроении эдеагуса. Под яйцекладом находится вентральная опиколо.

## 2.2. Яйцо

Яйцкое, удлиненно-овальной формы, со слабо развитой скульптурой.

## 2.3. Личинка

Тело обычно овальное в поперечном разрезе, с хорошо развитой склеротизованной головой, а также с более или менее слабо склеротизованными грудными и брюшными сегментами.

Фронтальный шов озади доходит до заднего края головной капсулы, образуя вдоль него поперечную линию, только у видов *Rovadina* базальная часть шва превращена в медиальную линию, а у видов *Sillaeinae* она имеет вид острого угла. Медиальная выделкартина отсутствует. Усики 3-члениковые.

Мандибулы большей частью хорошо развиты, с простекой и отчетливо вооруженной молотковой частью, но у личинок представителей *Meligethinae* простека представлена лишь мембранозным выростом, а у видов *Mutatorini* и *Subserphalinae* простека и молотка полностью редуцированы. Меховиллы однолопастные, с большим

количеством микротрихий и обычно с развитым пальцевидным придатком, однако у автофильных *Mystrocin* и *Meligethinae* мала без выраженного опушения или микротрихий, а у видов *Cyboserphalinae* она и без заметного пальцевидного придатка. Лабиум в значительной мере редуцирован, с I-члениковыми щупиками. Дыхальца двугубые, а у личинок, обитающих в жидких субстратах, дыхальца вынесены на дыхальцевых трубочках. 9-й сегмент брюшка обычно несет урогомфы и нередко — претомфы.

#### 2.4. Куколка

Форма куколок более разнообразная, чем у личинок, и находится в значительной корреляции с формой тела имаго. Голова всегда подогнута на вентральную сторону. Переднеспинка с парой длинных острых выростов, расположенных ближе к переднему краю, или с несколькими (2-3) парами выростов с вершинной щетинкой. Первые 7 сегментов всегда хорошо развиты, а 8-й и 9-й — в различной степени втянуты внутрь, хотя урогомфы всегда выступают.

### Глава 3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК И ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

#### 3.1. Предварительные замечания

Деление *Polyrhaga* на инфраотряды представляет сложную проблему, еще далекую от приемлемого разрешения. Кукуйиформные и куркулиноидные отличаются от других групп *Polyrhaga* помимо плезиоморфных черт и явных конвергенций в наружном строении, в том числе и в строении эдеагуса, следующими особенностями, трактуемыми Р.А. Кроузоном (Crawson, 1984) как синаноморфии: (1) отсутствием функционирующих дыхалец на 3-м сегменте брюшка имаго; (2) криптонефрическими мальпигиевыми сосудами; (3) гилекетонидным метэпидостернитом; (4) открытым рабдомом омматидиев; (5) неразделенной малой личиночных максилл. Вместе с тем жилкование задних крыльев куркулиноидных скорее сходно с таковым стафилиноидного типа, чем с жилкованием представителей кукуйиформных. Строение и механизм функционирования ротового аппарата и передней кишки куркулиноидных отчетливо аутономорфные (Mozimoto, 1962). Вместе с тем строение гипофаринкса и мандибул личинок куркулиноидных кажется более архаичным, чем у кукуйиформных и хризомелоидных, несмотря на значительную дегенерацию других структур долгоносиков. Эти особенности позволяют предполагать,

что если кукуйиформные и куркулионидные имели общего предка, то разделение этих групп скорее всего должно было произойти уже на ранних этапах эволюции Polyphaga в целом, возможно, близко ко времени обособления стафидииниформных и элатериформных.

Группы оемейств, понимаемые как надсем. Cuscujoidea s.str. (Clavicornia) и надсем. Tenebrionoidea (Heterogera), хорошо обособлены по комплексу признаков, хотя большинство структур, взятых по отдельности, не дают отчетливого хиатуса этих таксонов. Надсем. Chrysomeloidea находится в более близком родстве, по-видимому, с тенебрионидными, чем с кукуйионидными, в их объединение с куркулионидными основано на конвергентном сходстве, развившемся вследствие сходства образа жизни хризомелонидных и куркулионидных в течение ранних этапов исторического развития обоих надсемейств.

### 3.2. Палеонтологические данные о надсем. Cuscujoidea и сем. Nitidulidae

Мезозойские кукуйионидные известны исключительно из захоронений мелового периода (Endomychidae, CRYPTOPHAGIDAE, COGULOPHIDAE, COCCINELLIDAE, LATHRIDIIDAE, CUSCUJIDAE, NITIDULIDAE, STOTYLIDAE, VIBHYLIDAE, BUTURIDAE, SILVANIDAE). Сравнительно небольшой вес кукуйионидных жуков в наземных тафоценозах верхнемелового отдела и отсутствие их за южным пределом меловой системы в большой мере связаны с тем, что (1), по-видимому, только на конец мела приходится основная дифференциация надсем. Cuscujoidea (т.е. примерно через 50 млн. лет после завершения этого процесса среди тенебрионидных), а также с тем, что (2) поскольку экологическая стратегия кукуйионидных не была направлена на продолжительное и деятельное существование, то они имели меньше шансов для захоронения по сравнению с другими жуками, которые долго жили во взрослой фазе жизненного цикла.

Палеонтологическая летопись весьма фрагментарно документирована свидетельствами о филогении блестянок. Сравнительно полно представлены в ней бореальные лесные формы блестянок эоцена в Балтийском янтаре, большинство из которых отнесено к современным родам из 4 подсемейств (Erycininae, Cataglyphinae, Nitidulinae, Stenotarsinae), а в послепалеоценовой палеонтологической летописи добавляются в олигоцене подсем. Cillaginae

и в миоцене - *Suboscephalinae*.

### 3.3. Положение жуков-блестянок в надсемействе кукуйиоидных и инфраотряда кукуйиоформных

Особое строение генитальной капсулы самцов (см. выше) позволяет сближать это семейство с группами, показывающими сходство в строении данного органа (*Kateretidae*, *Smicripidae*, *Rhizophagidae*, *Boganiidae*). К этой особенности можно добавить: (1) утрату „галеа“ у имаго *Nitidulidae* и *Smicripidae* (однако если предположить, что редукция максиллярных лопастей у различных групп Полифета протекала по общим закономерностям, то представляется, что в указанных семействах скорее сохранилась в более полном виде галеа, а не лациния); (2) отсутствие функционирующих дыхалец на 7-м сегменте брюшка имаго *Kateretidae* и *Nitidulidae*; (3) отсутствие боковых расширений метандостернита, которые характерны для архаичных *Cucujoidea s. str.*, *Tenebrionoidea*, *Lumexiloidea*, *Oletoidea*, *Chrysomeloidea* и *Curculionoidea*; (4) сочленяющаяся максиллярная мала (галеа) личинок и обычно присутствующий отросток (лациния) на ее внутренней стороне, которые обнаружены также в более чем 10 семействах из различных надсемейств кукуйиоформных и среди куркулионоидных; (5) I-члениковые лабиальные щупики личинок, которые, однако, заметны у личинок представителей других групп, например, у *Lyctidae*, *Apobiidae*, личинки *Rhizophagidae* имеют I или 2 членика, а у *Boganiidae* щупики всегда 2-члениковые. И наконец, к таким особенностям можно отнести сохранение двуцветникового эмпиода у блестянок из архаичных групп, однако этот признак более характерен для *Oletoidea*, но обнаружен также в различных семействах *Cucujoidea*, *Tenebrionoidea* и *Chrysomeloidea*.

Сходство молы и простеки мандибул *Boganiidae*, *Meligethinae*, *Mylorini*, по-видимому, независимо развилось в результате адаптации и специализации в режиме питания (поллинофагия). В действительности филогенетические связи боганиид с блестянками не вполне явные, а сходство в строении эдеагуса и яйцеклада позволяет допускать более близкие отношения между *Kateretidae*, *Smicripidae* и *Boganiidae*. Однако имаго боганиид, в отличие от катеретид и смикриид, имеет хорошо обособленный наличник, глубоко рассеченный на две доли лабрум, развитые спиккулы стернитов обоих прегенитальных сегментов самца, 2 аподемы ствола

пенисе, полные надкрылья с выраженными эпиплеврами и мембранозное окно на дорсальной стороне мандибул. Вместе с тем строение личинок всех трех семейств существенно разное.

С другой стороны, к сем. *Voganiidae* близки 3 других семейства, известных из Южного полушария, которые первоначально объединялись с ним в одну группу (*Savognathidae*, *Pobartiidae*, *Hymaeidae*), однако выяснение систематического положения этих семейств еще затруднено плохой изученностью. Кроме того, *Kategetidae*, *Smicripidae*, *Voganiidae* могут сближаться также и с сем. *Rhyzophagidae*, особенно по строению здеагуса (причленяющиеся парамеры, тенденция к асимметрии), редукции эпиплевр и развитому фронтоклипеальному шву.

Гомологизация склеритов генитального аппарата самцов и самок остается во многом достаточно проблематичной. Спикулы, расположенные на вентральной стороне брюшка под здеагусом или яйцекладом, нередко вслед за К.В. Фергоффом гомологизируются с дериватами 8-го и 9-го стернитов, причем дериват 8-го - „спикулум вентрале“, а дериват 9-го - „спикулум гастрале“. В полном наборе спикулы обоих полов характерны для архаичных хризомелонидных. Они представлены спикулами 8-го и 9-го стернитов у самца и одной спикулой у самки (дериват 8-го стернита). Сравнительное исследование генитальных капсул различных семейств дало материал для критического пересмотра гипотезы Фергоффа. Для многих *Peltidae* и *Trogossitidae* характерен слабо редуцированный 9-й сегмент брюшка. 9-й вентрит самца *Zimonia grossum* полностью мембранизован, а по бокам его основания причленены парные выросты, оближенные друг с другом проксимальными концами, а генитальная капсула самки этого вида без спикулы. Вентральная спикула отчетливо выражена у самок видов *Thymalus*, а у самцов 9-й вентрит мембранизован и вытеснен срастающимися выростами основания тергита (вероятно, плеврального или латеростерального происхождения).

Особого внимания заслуживает проблема сходства блестянок и щитовидок (*Peltidae*), которое проявляется во внешнем облике, образе жизни и некоторых деталях строения. Слдует отметить, что здеагус обоих семейств (в отличие от *Trogossitidae* и большинства других клеронидных) неизвертированный. Вместе с тем здеагус клеронидных, в том числе и щитовидок, без аподемы (хотя у пред-

ставителей Acanthosmidae ствол пениса с 2 аподемами), в то время как для групп кукуйонидных, тенебрионидных, хризомалоидных и куркулионидных аподема пениса достаточно характерна. Кроме того, сходство пельтоидного термена с таковым у представителей карпофилиной линии не совпадает с тем, что щитовидки скорее сходны с представителями нитидулиной линии, термен которых имеет отличное строение, а их эдеагус в целом отличен по способу функционирования, хотя среди «нижних» клероидных аналогичных эдеагусов обеих линий блестянок известны.

Однолопастная максилла взрослых блестянок представляет собой не до конца дифференцированную, т.е. педоморфную личиночную структуру. При этом следует заметить, что двулопастная максилла взрослых щитовидок функционирует как одно целое, обнаруживая пальцевидный вырост, сходный с таковым в максилле блестянок.

Сем. Protooscujidae можно интерпретировать как архаичную группу в надсемействе кукуйонидных и сохраняющую черты пельтоидных предков, однако, учитывая архаичное строение гекситальной капсулы без спикул, это семейство, кажется, более оправданно сближать с Peltidae, Phloiophilidae и Lophocateridae, быть может, рассматривая эти 4 группы как особое надсемейство (Peltoidae).

В настоящее время невозможно достоверно определить положение юрского рода *Parandrexia*, хотя несомненна его обособленность среди известных ныне мезозойских жуков. Поэтому для этой группы предложено «новое» семейство (*Parandrexidae*), виды которого, вероятно, были полными «антофагами», развивавшимися скорее всего в стробилах хвойных, беннеттитовых или близкого к саговнику рода *Parasacae*.

#### 3.4. Происхождение надсемейства Cuscujoidea n. str. и семейства Nitidulidae

Согласно Дмитриеву и Херихину (1988), в конце юры отмечены надсемейства *Cleroxidea*, *Tenebrionidea* и *Chrysomeloidae*, а также сем. *Parandrexidae*. В меловом периоде появляются настоящие блестянки и другие группы кукуйонидных жуков, а также представители надсемейств *Dermaptoidea* и *Veslichoidae*. Если допустить, что такое распределение появления в палеонтологической летописи различных групп кукуйонидных не вполне случайное в том

смысле, что в каком-то приближении отражает динамику формирования различных надсемейств, то вопреки общепринятому мнению кукуйюидные обособились не ранее, а скорее всего позднее тенебрионидных и хризомелоидных. Наверное, допустимо следующее объяснение этого обстоятельства. Разнообразие кукуйюидных увеличилось в условиях, когда на смену вымирающим или сокращающим свое представительство в биоте группам растений мезозоя приходили покрытосеменные, т.е. появление и увеличение удельного веса кукуйюидных сопряжено с развитием кайнофитной флоры. В настоящее время нельзя, конечно, отрицать существование кукуйюидных до этого времени, а отсутствие этих жуков в палеонтологической летописи объяснимо их малой численностью и незначительностью в биоценозах домелового времени. Связи кукуйюидных с кайнофитными флорами были исходно опосредованы через грибы и лишь позднее (ближе к концу мела) развились более тесные отношения сперва с генеративными, а затем и с другими органами как голосемянных, так и покрытосемянных растений.

Близкую к исходной для кукуйюидных группу следует искать среди клероидных (особенно среди семейств группы Peltidae). Нельзя не отметить одну экологическую особенность некоторых архаичных групп - Derodontidae и Mesodendridae (Dermestodea), Peltidae, Lophocateridae и Phloiophilidae (Clerodea), а также архаичных групп блестянок из различных подсемейств (Calonecrinae, Epiraxinae, Amphicrossinae, Carporophilinae, Nitidulinae, Sillaeinae и Scyrtarohinae). Эта особенность связана с предпочтением, отдаваемым жуками этих групп, жидкого бродящего субстрата, формируемого на основе вытекающего древесного сока, гниющих фруктов, где нередко проходит и развитие их личинок. Такого типа субстрат использовался скорее всего и предками кукуйюидных.

Если попытаться составить в двумерном пространстве примерную схему, отражающую принятые в работе представления об отношениях родства среди кукуйюидных, то можно рассмотреть в качестве таковой схему I, где изображена структура инфраотряда кукуйюидных без лимексидных и ботрихидных.

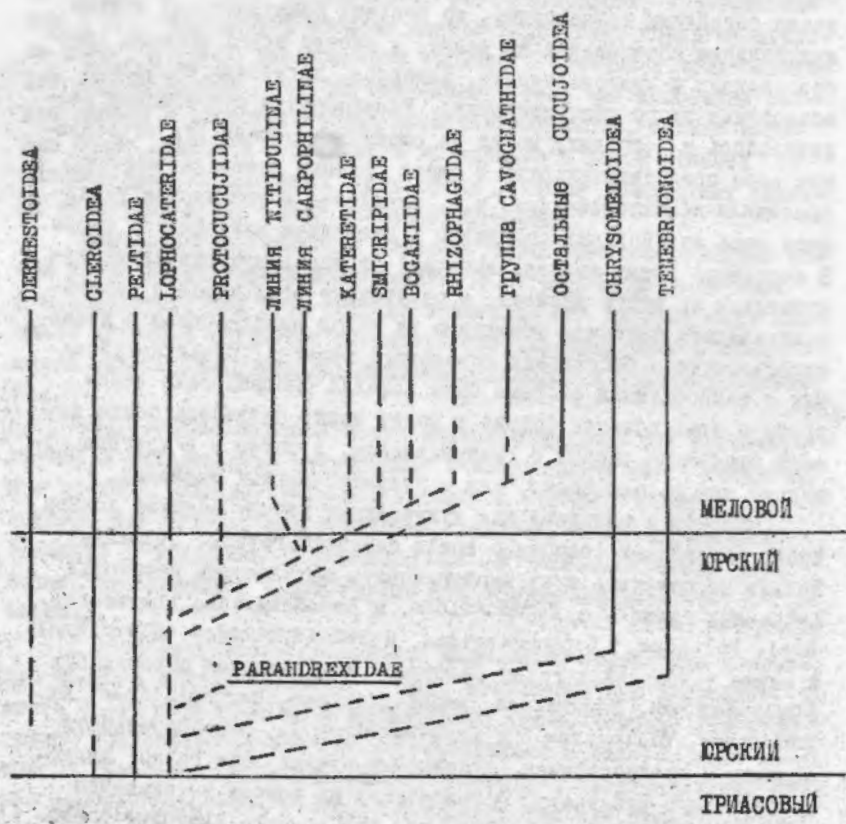


Схема I

филогенетические отношения основных групп кукуиформных  
 (без надсемейств Bostrichoidea и Lumexyloidea)



## Глава 4. ЗАМЕЧАНИЯ К ВОПРОСУ О СТАНОВЛЕНИИ ФИЛЛОФАГИИ (ФИЛЛОФАГИЗАЦИИ) СРЕДИ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

### 4.1. Предварительные замечания

В работе принимается, что при всем возможном разнообразии приспособлений к питанию пыльцой выходящих растений во всех активных фазах жизненного цикла преобладающим скорее всего был сперва переход взрослых жуков от предшествующей грибной диеты к питанию пыльцой, а в дальнейшем также и их личинок (полная антофагия). Формирование устойчивых трофических связей с генеративными органами открывало жукам перспективу дальнейшего освоения других органов растений. Становление филлофагии возможно также и через промежуточную карпофагию или фитоэмбриофагию.

### 4.2. Проблема режимов питания и пищевой специализации

Под филлофагией в работе понимается не только питание дожде- и хортобионтных насекомых листьями, но питание любыми мягкими наземными вегетативными органами растений, в противоположность ксилофагии, т.е. питанию древесной и покрывающей ее корой, ризофагии - питания корнями, а также антофагии - питанию генеративными органами, включая шишки голосеменных. В этом значении филлофагами являются также минеры листьев, черешков и вершин мягких стеблей растений или стеблевые бурьяльщики, которые есть не только среди рассматриваемых в работе групп, но и среди, например, златок. Однако, поскольку образ жизни последних кажется несомненно производным от ксилобичности, такие случаи в работе не рассматриваются. Вне обсуждения остаются также водные фитофаги и, в частности, альгофаги, которые имеют специфические особенности экологии, включая трофику этих групп. Термин антофагия используется для обозначения питания генеративными органами как покрытосеменных, так и голосеменных только по причине нецелесообразности их разграничения в настоящей работе, а спермато- и палинофагии (поллинофагия) рассматривается как частные случаи антофагии, хотя в рационе многих антофагов обычно преобладает именно пыльца. К фитофагам в широком смысле можно отнести многочисленную группу чернотелок, щелкунов, почвенных златок (*Julodinae*, *Schizopodinae*), пластинчатосух, лейодид, допестников, плеокомид (*Pleocomidae*), среди которых есть и собственно ризофаги, но чаще они потребляют ми-

коризу и отмершие или разлагающиеся корешки. Карпофагия жуков-лиц триб *Nauphagini* и *Zabini* представляет собой нехарактерное явление, требующее особого рассмотрения.

#### 4.3. Симбиотические отношения

Одним из решающих факторов филофагизации явились эволюционные преобразования связей насекомых с симбионтами. Целлюлозосодержащие грибы, с которыми наблюдаются устойчивые и, вероятно, древние связи жуков, могли быть промежуточным объектом питания при переходе от потребления грибов с хитиноподобными веществами к потреблению клетчатки растений. Инфицирование здоровых растений конидиями и аскоспорами *Seratothecium* spp., которое осуществляется взрослыми жуками многих, обитающих под корой блестянок, может рассматриваться как начальный этап эволюции симбиотических отношений. В случаях формирования более совершенных отношений гриб от личинки через куколку переходит в тело взрослого насекомого или заражение грибами происходит благодаря переносу их через пищеварительную систему жуков (*Leiodidae*, *Nitidulidae*, *Silvanidae*) или половую систему самки (*Anobiidae*). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что кантарофилия грибов и микетофилия жуков несравненно более древние, чем кантарофилия высших сосудистых растений и антофилия жуков в традиционном значении.

#### 4.4. Палеоэкологический аспект

Жуки долгое время после их обособления, вероятно, оставались потребителями в основном мицелия грибов, забродивших растительных выделений и древесины, проходившей грибное и бактериальное разложение. Весьма показателен факт, что питающиеся живыми вегетативными органами высших растений во всех активных фазах жизненного цикла формы сконцентрированы среди *Polyphaga* главным образом в нескольких надсемействах *Cucujiformia* и *Curculioniformia*, хотя питающиеся живыми растениями взрослые жуки известны почти во всех надсемействах. Это позволяет предполагать, что взрослые жуки благодаря универсальности строения ротового аппарата легко могут приспособиться к потреблению живых растений, тогда как произошедшие на ранних этапах эволюции отряда преобразования в организации личинок при адаптации их к комбонитному образу жизни и их слабые возможности к па-

рмещениям долгое время были препятствием для филлофагизации личинок жуков. Развитие грызуудей филлофагии было процессом, протекавшим на фоне и в связи с другими процессами, приведшим к меловой биоэкологической революции. В то время как с ранней истории жуков имели место случаи альгофагизации, причем некоторые современные группы сохраняют реликтовые связи с водорослями (семейства *Murchoga*, *Haliplicae*).

#### 4.5. Сопряженные адаптации - антомофилия (кантарофилия) грибов и растений

Питание спорами грибов и приспособления для их переноса можно рассматривать своего рода „преадаптациями“ к антофагии. Более или менее вероятная связь с генеративными органами растений допускается в палеонтологической летописи не ранее триаса для жуков, близких к *Hemipycnidae* (Пономаренко, Жерихин, 1980; Kuschel, 1983). Многие исследователи придерживаются мнения, что если насекомые в нижнем меле и ранее принимали участие в опылении, то именно жуки были первыми опылителями, давшими толчок к развитию цветка (Тахтаджян, 1961; Фегри, ван дер Пейл, 1982). Другие (например, Гринфельд, 1978) гипотезу первичности кантарофильного опыления оспаривают на том основании, что еще в палеозое и раннем мезозое пыльцой, вероятно, питались насекомые многих древних отрядов. Тем не менее, „сапрокантарофилия“ растений, по-видимому, была характерна для позднемезозойских флор. Запах гниющего белка, обычный для цветков саговниковых, в также сильный фруктовый, бродильный, плесневый или аммиачный запах тропических кантарофильных цветков покрытосеменных (в том числе из семейств *Alpinaceae*, *Calycanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Ragaceae*, *Proteaceae* и др.) могут рассматриваться как реликтовая адаптация к опылению насекомыми. О возможном синдроме опыления насекомыми мезозойских голосеменных можно судить не только по однодомности либо сходству мужских и женских стробил беннеттитовых и хордидантовых (Мейен, 1987), но также по вставочным особенностям в строении современных голосеменных и их отношении с насекомыми. Среди оболочкосеменных у эфедровых, гисговых и вельвичий в мужских стробилах присутствует старильный самозачаток, рудимент исходной обоеполости, привлекающий насекомых так же, как и сладковатая опылительная капля женской лиски. Для мужских влек гисговых и эфедр отмечается

фруктовый, привлекающий насекомых запах. Распространенность жуков-автофагов в шишках саговников и в цветках двудомных и диогаменных покрытосеменных, участие жуков в их опылении указывает условность препятствия двудомности при освоении жуками питания генеративными органами растений.

#### 4.6. Замечания о взаимозависимости эволюции образа жизни и онтогенеза жуков

Взрослые жуки благодаря совершенству организации и обусловленной им пластичности представлены практически во всех наземных и пресноводных стадиях и могут выдерживать значительные колебания условий среды, в том числе использовать сравнительно широкий спектр веществ в пищу. Требовательность личинок жуков к условиям обитания и к пище намного выше, чем у взрослых. Для личинок, обитающих в условиях, в которых пищевые ресурсы бедны, малопитательны или рассеяны среди субстрата обитания (например, в почве), характерно длительное, порой многолетнее развитие, тогда как обитающие в богатом пищей субстрате личинки жуков проходят развитие в считанные дни. Соответственно с этим, в также в зависимости от конкретного адаптивного решения возможных способов передвижения происходят изменения строения наружных покровов и ротового аппарата личинок в пределах генерализованной схемы онтогенеза (Тихомирова, 1981, 1982). Вместе с тем мнение Тихомировой и других авторов о том, что тип питания может непосредственно определять тенденцию в эволюции онтогенезе, едва ли можно считать справедливым.

#### 4.7. Реликтовые взаимоотношения жуков и растений

Весьма показательными для филогенетических реконструкций становятся надежно установленные атавизмы, в том числе и следы прежних поведенческих особенностей. Отмечалось значение реликтового питания у разных видов зерновок, самки которых не приступают к яйцекладке до тех пор, пока не поедят пыльцу (Kirejtšuk, 1984 а). Личинки и взрослые многих как хищных, так и растительноядных коровок используют как дополнительное питание или даже предпочитают пыльцу в тех случаях, когда основной пищевой ресурс в дефиците или отсутствует. Как реликтовое для семейства усачей следует рассматривать дополнительное питание взрослых жуков из подсемейств *Lepturinae* и *Segambusinae* на цветках, поскольку такая приуроченность не характерна для представителей

продвинутых групп. Наиболее древний образ жизни среди хризомелидных сохраняют, по-видимому, виды *Cuscijorais* и *Palorpha* (Megalopodidae: Kushe1, May, 1990), развивающиеся в шишках араукариевых. Окукливающие почти всех блестянок в почве, независимо от мест обитания личинок, следует рассматривать как древнюю черту, свидетельствующую о том, что их предки обитали в более или менее влажном субстрате, который приходилось покидать в поисках более благоприятных условий для окукливания. Этим субстратом, по всей вероятности, был забродивший сок, вытекающий из поврежденных стволов деревьев.

#### 4.8. Пути трофических переходов и изменения образа жизни при филлофагизации

В отличие от других построений в предлагаемой схеме трансформации трофики (схема 2), которой соответствуют явления, определяющие эволюционные преобразования образа жизни жуков, онтогенез рассматривается как целое. Если за исходную степень дифференцировки личинок признать «ильфондную» (Тихомирова, 1974), которую имеют многие полные (ксило)мицетофаги, то следует допустить, что исходный образ жизни можно искать среди форм, имеющих именно эту степень дифференцировки. Усиление личиночной активности приводило к усилению дифференцировки (имагинация) вплоть до «карабидной», а снижение активности, напротив, - к отрождению личинок на менее дифференцированной стадии - до «брухондной» степени дифференцировки. Личинки жуков-антофагов в основном сохраняют ильфондную степень. При погружении в растительные ткани личинки стеновятся все более дезэмбрионизированными. Развитие полной антофагии протекает с развитием определенного синдрома, выраженного в сходстве как имагинальных, так и личиночных преобразований формы тела, ротового аппарата, усиков, утолщении опушенных долей лапок имаго и т.д.

Наиболее древние жуки-антофаги - куркулиновидные - появляются в палеонтологической летописи в триасе. Формирование головотрубки у этой группы, возможно, коэволюционно сопряжено с развитием защитных адаптаций фруктификаций голоосемянных от повреждений насекомыми. Морimoto (Morimoto, 1981) полагает, что длительный период яйцекладки куркулиновидных свидетельствует о древней антофагии. Эта группа характеризуется наиболее дезэмбрионизированной личинкой среди полных филлофагов.

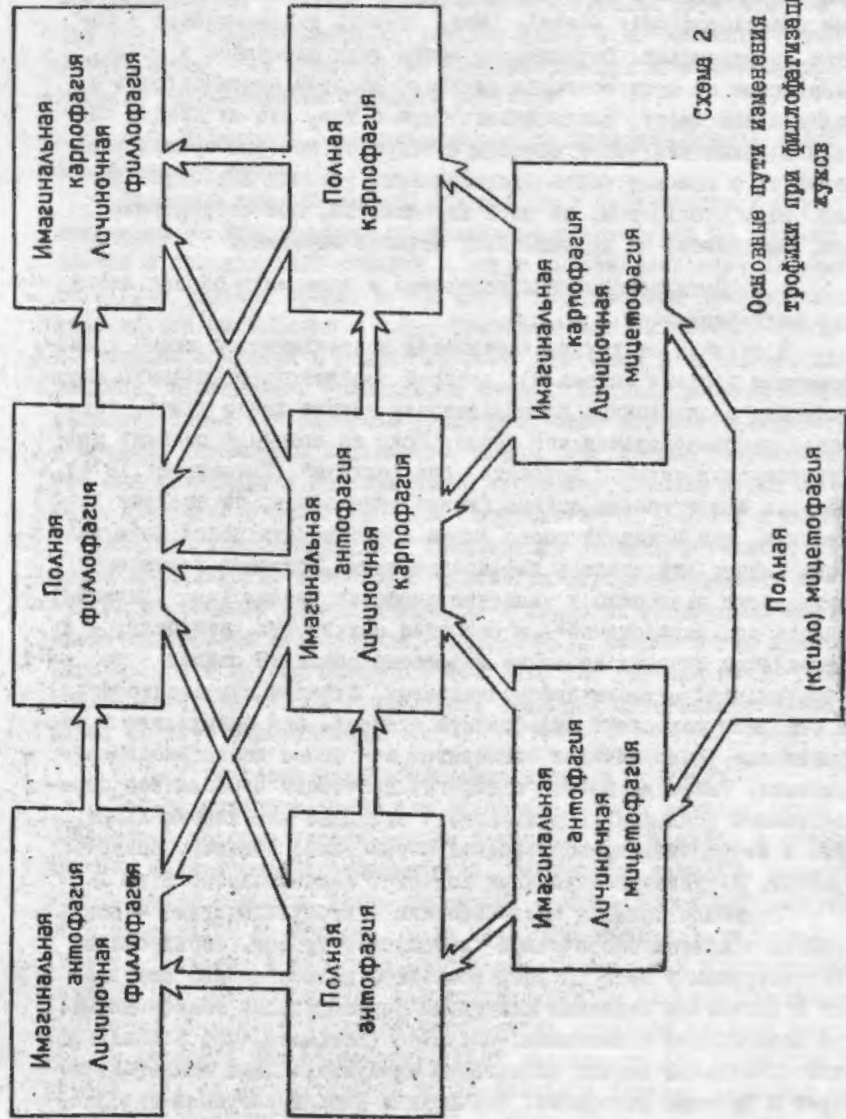


Схема 2

Основные пути изменения трофики при диллофагизации жуков

IV

22

||

|

Согласно предлагаемой схеме, 2-я стадия перехода формируется сравнительно легко, поскольку ее достигли представители около 50 семейств жуков. Третья стадия с полной антоцерпофагией встречается в трех надсемействах кукуйяформных (*Cucujidae*, *Tenebrionidae*, *Chrysomeloidea*) и куркулионидформных, а фитоэмбриофагия с частичной филлофагией — в тех же надсемействах — среди *Kateretidae*, *Nitidulidae*, *Byturidae*, *Phalacridae*, *Chrysomelidae*, *Megalopodidae*, *Bruchidae*, *Aglycyderidae*, *Urodonidae*, *Attelabidae* (продвинутое *Curculionidae* и *Apionidae*, вероятно, вторично вернулись к этой стадии трофической трансформации).

#### 4.9. Результаты филлофагизации жуков

Если распределить всех кукуйяформных и куркулионидформных согласно предложенной схеме, то обнаружится закономерность, по которой большинство представителей этих инфраотрядов концентрируются на первой и последней выделенных стадиях трансформации, причем на первой стадии остаются главным образом группы кукуйяформных, сохраняющие архаичные строение и образ жизни, а на последнем, напротив, преимущественно продвинутое формы. На второй и третьей стадиях остались формы из специализированных групп (таких, как например, *Bruchidae*, *Meligethinae*) или реликтовые представители с атаксистическими чертами из групп, где тенденции к филлофагизации проявились отчетливее, или группы, вступившие на путь указанных трансформаций, но еще не достигшие значительного прогресса в выражении этой тенденции.

### Глава 5. ЭВОЛЮЦИЯ АНТОФИЛЬНЫХ ЛУКОВ-БЛЕСТЯНОК

#### 5.1. Реконструкция филогении семейства (замечания к проблеме параллелизмов в эволюции)

Предположение о связях предков блестянок с эфемерными консорциями лесных сообществ подкрепляется данными о сравнительно быстром личиночном развитии и окулировании в почве. По всей вероятности, почти все подсемейства блестянок обособились в историческом развитии семейства довольно рано, хотя группы, понимаемые в работе как карпофилиния и нитидулиния линии, обособились друг от друга еще раньше. Это проявляется в устойчивости отличий представителей обеих линий в строении гениталий самца.

При значительно большем разнообразии в строении многих органов и при наличии аутапоморфий в отдельных группах нитидулиновая линия в целом не имеет ни одной надежной синапоморфии, которая позволила бы выделить ее по формальным признакам и которую можно было бы рассматривать как свидетельство монофилии составляющих эту линию групп. Для объяснения данной ситуации в определенной мере приложим принцип архаичного многообразия (Мамкеев, 1979), согласно которому наибольшие различия обнаруживаются в пределах групп, сохраняющих следы формирования нового плана строения (нового таксона высокого ранга). Этот принцип позволяет предполагать, что карпофильная линия была ответвлением нитидулиновой и поэтому сохранила лишь те особенности, которые характеризовали ее непосредственных предков, а не всю группу, членами которой состояли эти предки.

Наряду с резко выраженными апоморфными чертами строения, в каждой из рассматриваемых линий наблюдаются определенные тенденции в структурных преобразованиях, полностью отсутствующие в другой линии или встречающиеся в ней как исключения. Параллелизмы в филогенетическом развитии животных и растений широко распространены (в том числе и у жуков — например, Г. Медведев, 1989) и могут интерпретироваться в терминах филогенетики так же, как структурные признаки. Некоторые исследователи рассматривают сходство в структурных перестройках как показатель родства в качестве синапоморфии, неисследованной в явном виде от общего предка и получившей развитие в различных группах потомков (Saether, 1983, 1988), хотя отдельные элементы этого сходства могут проявляться и в других группах, предки которых были уже обособлены от предков рассматриваемой группы. Вероятность параллелизмов между группами рассматривается <sup>прямо</sup> пропорционально степени их родства и по числу общих параллелизмов в изучаемых группах можно делать предположения об их относительном родстве.

Определенные морфогенетические и функциональные корреляции могут приводить к параллельным трансформациям нескольких органов. У блестянок это выражено в параллельных преобразованиях сочленяющего механизма проторакального и четвероторакальных сегментов, которые затрагивают строение отростка переднегрудки и ее гипомер и в том числе складок, замыкающих передние тазиковые впадины, а также строение оклеритов среднегрудки. При направ-



ленной эволюции вследствие определенной ведущей адаптации возможны параллельные трансформации органов, не имеющих выраженных морфогенетических или морфофункциональных корреляций друг с другом. При этом возникает возможность усложнения сходства не близкородственных форм за счет прогрессирующего развития новых, конвергентно сходных черт при одновременной редукции следов прежних различий (Берг, 1922; Кирейчук, 1989 в). Это проявляется при развитии антофагии у разных подсемейств блестянок.

В работе принята модель филогении семейства, которая отражена на схеме 3. В нижнем меду карпофилиная и нитидулиновая линии уже существовали как обособленные группы. В течение мелового периода произошло, по всей видимости, обособление всех подсемейств блестянок, за исключением, быть может, *Meligethinae*. Эволюционные преобразования карпофилиновой линии протекали в пределах консервативной экологической зоны, т.е. в нестабильных условиях в увлажненных эфемерных местах обитания. Наиболее процветающие ныне группы этой линии смогли расширить спектр приемлемых для их существования и развития условий, освоив питание генеративными органами растений (*Euracinae*) или приспособившись к жизни в сухих местообитаниях, богатых пищевыми ресурсами растительного происхождения, либо к жизни в разлагающихся плодах покрытосеменных (*Sagrophilinae*).

Нитидулиновая линия, сохраняя большое число плезиоморфий и имея более широкий диапазон структурной и экологической изменчивости, скорее всего дивергировала более равномерно в сравнении с карпофилиновой линией. Возможно, что обособление специализированных ныне как коцидофаги *Subosserhalinae* произошло довольно рано, по крайней мере их всесветное распространение при незначительных структурных модификациях внутри подсемейства позволяет делать такое предположение (митовки кавеевны с позднего мела - Попов, 1980, хотя предки *Subosserhalinae* могли обитать в колонии коцид или их предков, уже будучи хищниками с небольшими размерами тела). Подсемейства *Nitidulinae*, *Sillaginae* и *Cryptagathinae*, по-видимому, обособились друг от друга достаточно давно, и, судя по большей экологической ограниченности двух последних подсемейств, кажется, что они дивергировали от общего ствола нитидулиновой линии, который ныне представлен группами *Nitidulinae*. Наибольшую сложность для интерпретации представ-

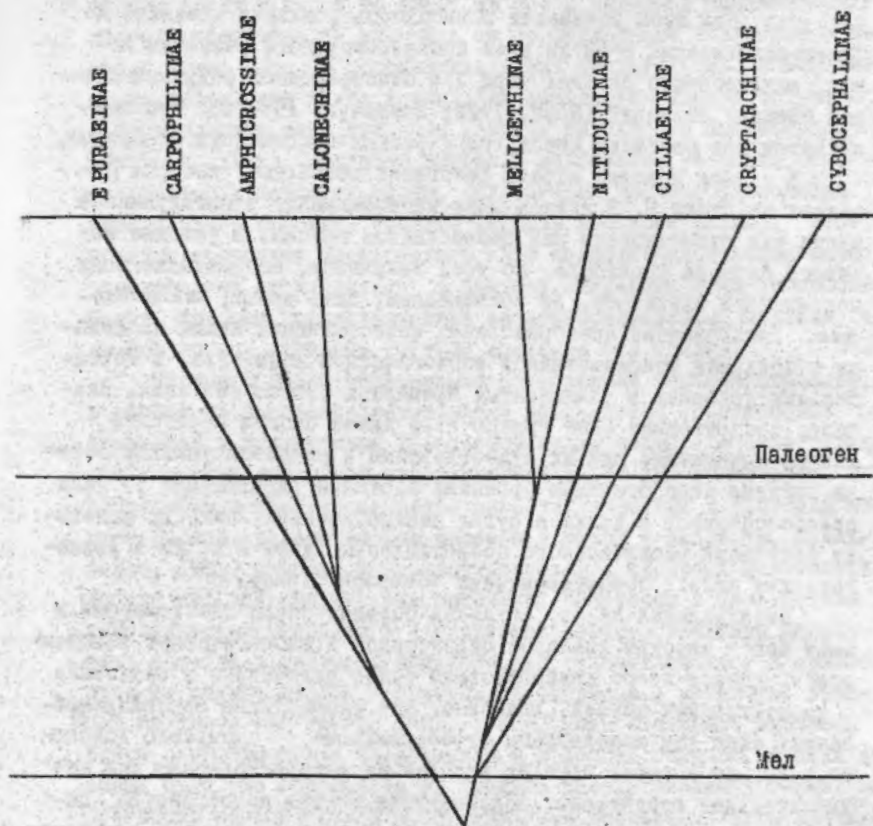


Схема 3

Филогенетические отношения подсемейств жуков-блестянок

ляет подсем. *Meligethinae*. Корни этого подсемейства представляются более вероятными среди нитидулиных предков.

## 5.2. Особенности развития, строения и образа жизни жуков-антофагов

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. Саговниковые и немало других голосеменных имеют сравнительно продолжительный период пыления мужских 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. Следствия укороченного развития нередко выражаются в измельчании, сопровождающемся педоморфным преобразованием отдельных органов взрослых, а также дезэмбрионизацией личинок. Обитание личинок внутри или вблизи концентрированного пищевого ресурса приводит к малоподвижному образу жизни, также способствующему дезэмбрионизации развития.

Кажется оправданной интерпретация различий в степени личиночной дифференцировки хразомелонидных и муркулиноидных, с одной стороны, и остальных жуков-антофагов, с другой, скорее как следствий прогрессивной дезэмбрионизации, степень которой в некотором роде находится в зависимости от продолжительности антофагизации и дальнейшей филлофагизации. Измельчение, дезэмбрионизация личинки, укорочение индивидуального развития и педоморфоз имеют, составляющие синдром антофагизации и филлофагизации, хотя взаимосвязаны и взаимозависимы, значительно варьируют в степени проявления в разных группах (гетеробития) 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 „при-

способления" 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.

Развитие автофагии без существенных структурных перестроек имело важные следствия для дальнейшей эволюции жуков-автофагов. Во-первых, это дало возможность дальнейшего освоения питания другими органами живых растений (филлофагизации), так как отсутствовали специализированные структуры, которые ограничивали бы дальнейшие преобразования в группах-автофагов (как это произошло в случаях высших чешуекрылых и пчелиных). Во-вторых, это обстоятельство позволило ряду групп пройти в некотором роде обратное развитие по типу трофики к микто- и кислотофагиям *Histenidae*, *Cerambycidae* среди хризомелоидных, а также *Anthrribidae*, *Oxycorynidae*, некоторые *Aglycyderidae*, *Brentidae*, *Platypodidae*, *Scolytidae*, *Cossopinae* и другие *Curculionidae* среди кукулианоидных.

### 5.3.1. Строение имаго и преимагинальных фаз автофильных жуков-блестянок

За исключением мелких размеров и упрощения строения, у автофильных блестянок, кажется, невозможно найти какие-либо структурные особенности, которые проявились бы у всех этих групп. Данное обстоятельство может рассматриваться как свидетельство сравнительно недавнего развития у них автофагии. Древняя связь видов *Perilopsis* с мужскими стробилами араукарий, подтверждаемая их реликтовым ареалом в Патагонской и Австралийских областях, не сопровождается структурными трансформациями, характерными и для других автофагов, за исключением редукции лебродариягвального вооружения и мандибулярной простеки личинок. Это показывает, что сам по себе режим автофагизации не обязательно приводит к резкой перестройке организации (адапциоморфозу). Вместе с тем более молодые группы специализированных автофагов (*Meligethinae*, *Mystroini*), связанные с покрытосемянными, существенно обособлены как от других автофагов, так и от остальных блестянок, что, правда, может быть отчасти связано с большим давлением режима автофа-

гизации в случаях освоения цветков покрытосеменных в сравнении с таковыми при освоении жизни в стробилах голосеменных.

Все группы антофильных блестянок характеризуются упрощенным строением большинства органов, включая форму тела и отдельных склеритов, укорочение надкрылий, характер опушения и скульптуры покровов, вооружения ног и частей ротового аппарата взрослых и личинок. Среди антофагов наиболее обычны случаи значительной степени вторичной модификации усиков взрослых жуков и их булавы. Ротовой аппарат взрослых антофильных блестянок изменяется по закономерностям, которые указаны Гриффельдом (1978). Простека мандибул редуцируется, и во многих случаях внутренний край мандибул несет мембранозную лопасть с ресничками. Единственная лопасть максилы покрыта утолщенными микротрихиями с приплюснутыми вершинами, а последний членик их щупиков нередко удлинен, но обычно не расширен к вершине.

Лопастя лабрума очень длинные, нередко далеко выступают перед краем эпикраниума, очень густо покрыты длинными волосками, однако у некоторых антофагов доли лабрума очень короткие (комплекс *Aethina*). Для строения личинок блестянок, развивающихся в цветках и шишках голосеменных, характерна тенденция к общей редукции выростов и опушения, включая редукции урогомф и дорсальных щитков. Нередко на вершине претароусе всех ног развивается длинная щетинка или адоральный пучок. Лабрум с редуцированными опушением и вооружением, в том числе и на эпифарингеальной поверхности. Для мандибул свойственно упрощение, сопровождающееся редукцией простеки, а также иногда и развитием по внутреннему краю мембранозной лопасти (*Meligethinae*) или зубцов (*Xenostrogylus*).

5.3.2. Формирование имагинальной и полной антофагии среди жуков-блестянок и дальнейшее ее развитие.

Наиболее обычный тип взаимоотношений жуков с цветками покрытосеменных и стробилами голосеменных выражается в поседании пыльцы взрослыми жуками. Многие авторы подвергают критике квантарфильную теорию ввиду кажущейся односторонности и негетивности таких отношений для растений. Тем не менее, нельзя не признать участие в опылении некоторых растений даже жуков, личинки которых непосредственно не связаны с растениями. Среди блестянок можно найти случайных посетителей цветков почти во всех подсемейст-

вах, за исключением, кажется, *Caloneurinae* и *Suboscephalinae*. Однако строгая приуроченность имаго к генеративным органам растений при прохождении развития в грибах или субстратах с грибным мицелием известна для видов *Harpocera* и *Microrula* из *Euracinae*, а также некоторых *Aethina* и *Cyathomyia* из *Nitidulinae*.

Один из путей освоения генеративных органов растений обнаружен при изучении образа жизни *Brachymerlus mastozamia*, связанного с саговником *Mastozamia communis* и 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 этих же местах обитают цитовки и ложнощитовки, в результате деятельности которых образуется значительное количество медвяной росы и мучнистых экскрементов, на которых произрастают плесневые грибки, служащие основным источником пищи указанного *Brachymerlus*. Взрослые, а быть может и личинки потребляют также и обильно выпадающую пыльцу. Судя по литературным данным (например, Tang, 1987), можно предположить, что обитание кокцид в стробилах саговников довольно обычно как в настоящее время, так и прежде. И это совместное обитание равнокрылых и жуков в стробилах голосеменных могло служить промежуточным звеном при переходе от мицетофагии к поллинофагии.

Второй пример может быть показан на другом *Brachymerlus* из Австралии (*B. kemblensis*). Этот вид живет на цветках *Alocasia macrotrhiza* (Araceae), соцветие которого образует продолговатый початок, окруженный влегалищным листом так, что немногие насекомые могут проникать внутрь соцветия. Только плоские жуки *B. kemblensis* и *Omaliinae* проникают как внутрь, так и в обратном направлении. После созревания самопочек верхняя тычиночная часть при воздействии гриба *Fusarium* (Shaw, Carttall, Houston, 1982) начинает загнивать и «разжижаться», а внутри початка начинают развиваться личинки мух *Neurochaeta* (*Neurochaetidae*) и указанных выше жуков, причем если личинки стафилид, по-видимому, по преимуществу хищничают на двукрылых, то в рацион личинок *Brachymerlus* входят главным образом оставшаяся в початке пыльца и забродившая его мякоть.

Классическим примером развития антофагии является описание жизни *Neorocadius nitiduloides* и *Hydrophobius hydrophae* (Охусогуниды) в цветках неотропического паразитического растения *Prochoranthe* (Hydrophagaceae) (Bruch, 1923). Род *Neorocadius* находится в некоторой филогенетической близости к комплексу *Aethina*, филогения которого разобрана подробно в свете процессов антофагизации. Облик и детали строения *N. nitiduloides* такие же, как у родственных этому виду форм мицетофегов. Цветки сем. Hydrophagaceae, по мнению Фегри и ван дер Пейла (1982), обнаруживает сходство с оболочками шишками беннеттитов *Suaeda*-*idea* как одревесневшей наружной оболочкой и мягкой мясистой паренхимой, так и типом просверленных насекомыми дырок (*Dellevozia*, 1968).

Можно проследить процесс перехода на цветки покрытосеменных и стробилы голосеменных блестянок комплекса *Aethina*, принадлежащих к линии *Rocadius* из *Nitidulinae*, который включает 8 таксонов: *Plesiethina*, *Idaethina*, *Anister*, *Olliffura*, *Gleidorura*, *Aethina*, *Ciroores*, *Ithuga*. Из перечисленных три первых резко структурно обособлены и трактуются здесь как роды, а другие пять объединяются в род *Aethina*. О биологии единственного индо-малайского вида *Plesiethina* (*P. acutula*) в настоящее время ничего не известно. Виды *Anister* известны как личиночные минеры и имагинальные антофаги крестоцветных в Афротропической области, а также в Восточном Средиземноморье и Индокитае. Для эндемичных австралийских *Idaethina* отмечено питание и развитие внутри семенных коробочек *Brachychiton* (сем. *Sterculiaceae*), а также приуроченность к семенам протейных. Остальные группы комплекса могут быть распределены на пары близких таксонов (*Olliffura* и *Gleidorura*, а также *Ciroores* и *Ithuga*) со связующим эти пары таксоном *Aethina* s. str. Подрод *Olliffura* встречается лишь в Индо-Малайской, Австралийской и Папуасской областях, обнаруживая наибольшее разнообразие в последней, а его личинки развиваются в цветках мальвовых. *Gleidorura* включает только 2 вида, о биологии которых пока нет никаких сведений, а именно: *A. (G.) obovata*, отмеченный в Гималаях и на севере Вьетнама, а также *A. (G.) trapezusa*, описываемый из Австралии. Виды *Ithuga* распространены в Афро-Мадагаскарских областях, а также известны из Йемена и Сицилии, где они отмечаются в цветках сем. *Acanthaceae*. Подрод *Ciroores* объединяет много видов из

областей Восточного полушария (включая Австралию, однако в Палеарктике ареал подрода не выходит за пределы Палеарктической подобласти); имело одних его видов встречается как на цветках, так и на древесных грибах, а других — только на цветущей растительности, третьи — специфичные антофаги однодольных или развиваются в шишках саговников. 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 обоих активных фазах жизненного цикла к субстратам, подвергающимся грибному разложению, в том числе и к мягким плодам покрытосеменных; некоторые встречаются на цветущей растительности, а *A.(A.) tumida* развивается в запасах пыльцы и меда в гнездах медоносной пчелы.

Питание живыми растениями освещалось видами комплекса *Aethina* независимо по крайней мере в 4 группах: *Anister*, *Idaethina*, *Olliffura*, *Circopres-Ithya*. Антофагия *Olliffura* формировалась, по-видимому, параллельно обособлению этой группы от *Aethina* s.str. или даже позднее (если виды *Cleidorara* окажутся не антофагами). Антофагия *Circopres* и *Ithya* появилась в рамках, вероятно, общих предков указанных подродов, уже обособленных от *Aethina* s.str., так как некоторые представители *Circopres* сохраняют приуроченность к грибу. Личиночное минирование и имагинальная антофагия *Anister* согласуется со схемой 2 и составляет дальнейший этап трофической трансформации, следующий за полной антофагией. Карпофагия *Idaethina* могла быть следствием как нормального пути по схеме 2, так и могла возникнуть, минуя этап антофагии через грибное заражение блестянками созревающих плодов.

В комплексе *Aethina* легко проследить уменьшение размерного класса жуков и личинок, а также некоторую корреляцию педоморфных изменений в строении имаго и глубины прошедшей антофагии. К педоморфным изменениям можно отнести в частности и общее упрощение строения, укорочение надкрылий, упрощение скульптуры и опушения. 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. Таким образом, в комплексе *Aethina* можно выявить пути трансформации



личинок от „сульфонидного“ типа у полных мицетофагов и у видов, прошедших антофагизацию в недавнее время, до „брухоидной“ личинки у личиночных филофагов *Anister*.

5.4. Эволюция отдельных антофильных групп жуков-блестянок (место, время, этапы формирования, распространение, группирование)

#### 5.4.1. *Erigaeinae*

Полная антофагия известна для представителей 3 родов этого подсемейства: *Erigaea* (*Harponous*, *Harponourina*, *Micrurula*), *Platychoropsis*, *Echynotora* (?= *Erigaeopsis*), хотя многие формы, биология которых еще остается неизвестной, обнаруживают черты, позволяющие предполагать их антобионтный образ жизни. Для всех 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 *Erigaeinae* свидетельствуют в пользу их значительной молодости. Только род *Platychoropsis* имеет довольно широкий ареал (Полинезийская, Палуэсская и Австралийская области), а также подрод *Harponourina* с широким ареалом в регионах Восточного полушария с тропическим и субтропическим климатом, однако в данных случаях допустима и сравнительно недавняя экспансия. Развитие в разлагающихся цветках, а также слабая отруцтурная обособленность от видов мицетофагов *Harponous*, *Harponourina* и *Micrurula* свидетельствуют, что освоение цветков видами этих групп произошло не так давно и независимо друг от друга.

#### 5.4.2. *Saxrophilinae*

Взрослые жуки ряда видов встречаются на цветках, а для некоторых растений отмечено опыление блестянками этого подсемейства (Grant, Grant, 1979; Grant, Connell, 1979; Gazit, Galon, Poldner, 1982). Вместе с тем для этой группы в целом не характерна антофагия, а карпофагия ее представителей формировалась, кажется, минуя антофагию.

#### 5.4.3. Meligethinae

Развитие всех видов этой группы, биология которых известна, проходит в цветках покрытосеменных. Адаптационные тенденции антрофагизации 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 вростов тергитов, от урогомф же сохраняются лишь склеротизованные пигментные участки, которые иногда довольно слабо выражены. Педоморфоз имаго проявляется в группе в общем упрощении строения, укорочении надкрылий, упрощении голеней и бедер, а также в 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 сенсорной функции усиков. В этих преобразованиях особенно хорошо проявилась одна из общих закономерностей эволюции блестянок. Развитие большинства имагинальных структур проходит в рамках первоначального усиления вторично-полового диморфизма, причем по мере усиления выраженности какого-либо признака у особей одного пола (как правило, у самцов) его выражение, хотя и с отставанием, обнаруживается и затем усиливается у особей другого пола (перенос признака с одного пола на другой: Шмальгаузен, 1968). Формирование специфичного для некоторых таксонов строения усиков и других органов проходило, по всей видимости, именно через эволюцию вторично-полового диморфизма, с дальнейшим нивелированием различий в выраженности признаков этого диморфизма.

Подсем. Meligethinae представляет собой некоторое исключение среди блестянок-антрофагов, поскольку для него можно сделать определенные выводы о времени и месте формирования, хотя его филогенетические корни менее ясны, чем у других подсемейств. К сожалению, докайнозойские отпечатки Meligethinae отсутствуют, а известные находки известны не ранее олигоцена (Frstet, 1891; Handlirsch, 1906-1908; Theobald, 1937; Назаров, 1984; и др.) и едва ли могут интерпретироваться как свидетельства позднего происхождения группы. Такой вывод противоречил бы данным по современному распространению группы преимущественно

в странах Старого Света, а также определенно реликтовому характеру ареала группы *dulcamarum* рода *Pria*, которая приурочена к цветкам *Zolalium* как в Палеарктике (*S. dulcamara*), так и в Австралии (*S. linearifolium*). Если допустить недавнее формирование подсемейства и очень быструю его диверсификацию (рецентная фауна насчитывает не менее 500 видов), то невозможно было бы объяснить современное распространение родственных восточно-палеарктическим группам рода *Meligethes* в Неврктической области, поскольку их проникновение туда нельзя представить без привлечения гипотезы Берингийского моста. С другой стороны, в случае поздней и интенсивной диверсификации группы трудно объяснить распределение палеарктических блестянок по кормовым растениям, принадлежащим к не близким в филогенетическом отношении семействам. Эта группа скорее всего не могла возникнуть ранее середины мела, т.е. ранее существенной экспансии покрытосеменных в наземную биоту. Помимо следов реликтовости ареала группы *dulcamarum* рода *Pria* в Палеарктической, Афро-Мадагаскарских, Индо-Малайской и Австралийской областях, а также в Новой Зеландии, наибольшее число архайчных групп и видов *Meligethinae* приурочено к Афро-Мадагаскарским областям (особенно в Калской). Это позволяет допускать возникновение подсемейства в каком-то районе Гондваны. За пределы Афро-Мадагаскарских областей выходят ареалы лишь 3 родов (*Pria*, *Meligethinus*, *Meligethes*). Значительные для Индо-Малайской области роды (*Kabalovia*, *Cryptaroborzia*, *Cyclogethes*), вероятно, производны от *Meligethinus*, который как более обильно и разнообразно представлен, как и другие архайчные группы, в Африке.

#### 5.4.4. Nitidulinae

В этом подсемействе обнаружены 4 (? 5) группы, в которых наблюдается переход от мицетофагии к анто- и филофагии. Виды *Perilopsis*, имеющие разорванный ареал в Чили и в Австралии, по-видимому, сохраняют древнюю связь с мужскими шишками араукарий. Строение и небольшие размеры личинок (до 3,0 мм) и имаго (1.6-2.8 мм) этих видов едва отличаются от таковых у родственных им групп из линии *Nitidula*, являющихся полными мицетофагами.

Антофагизация в комплексе *Aethina* и *Neoprosadius nitiduloides* уже рассмотрены выше.

Триба *Cuschyramini*, судя по почти всеветному распространению архайчного рода *Cuschyramis*, имеет довольно древнее происхо-

денно. Личинки этого рода развиваются в грибах, а имаго — по крайней мере в Голарктике и Австралийской области — обычно автофилы. Другие же роды этой трибы, биология видов которых известна, принадлежат к личиночным минерам и имагинальным автофагам (*Xenostrongylus*, *Oxystrongylus*, *Strongylodes*). Известные лишь по взрослым жукам *Xenobrandia*, *Axygrammus* и *Ceratogrammus*, судя по форме их тела, строению покровов и длинным модифицированным усикам, являются по меньшей мере имагинальными автофагами. Минирующие личинки *Xenostrongylus* обнаруживают значительное сходство с таковыми *Meligethinae* (в том числе и по адоральному пузырьку на последнем членике лапы), однако их мандибулы с мощными зубцами и редуцированной молот имеет определенное сходство с таковыми хризомелонидных и даже куркулионидных.

Эндемичная неотропическая триба *Mystroponi* включает 3 рода (*Mystrops*, *Cynchroplestus*, *Platychorodes*). Виды *Mystrops* приурочены в развитии к цветкам пальм. Строение имаго трех родов довольно сходно, в том числе и по признакам, свидетельствующим об автофагии. Размерный класс почти всех видов *Mystroponi* не выходит за норму для блестянок-автофагов (1.3–3.5 мм), хотя размеры *Cynchroplestus cognatus* (с мандибулами) достигает 7 мм. Форма пиддия и строение головы имаго и ее придатков показывают сходство с таковыми у *Meligethinae*. Важной особенностью *Mystroponi* является сходство их имагинальной мандибулы с таковыми хризомелонидных (главным образом автофильных). Последний членик личиночной лапки *Mystrops* имеет такой же адоральный пузырек, как у *Meligethinae*, *Xenostrongylus* и *Cybocephalinae*. Формирование трибы протекало, по-видимому, сравнительно недавно, т.е. по крайней мере после обособления Южной Америки от других южных областей суши — скорее всего в кайнозое.

Пятой автофильной группой могут рассматриваться виды *Campodea* (*Gyllodini*), развитие которых проходит в разлагающихся цветках *Opuntia* spp.

#### 5.4.5. *Sillaeinae*

Ряд видов этой группы известен как имагинальные автофаги, а некоторые трофически связаны с цветками в обеих активных фазах жизненного цикла. Связи *Sillaeinae* с голосеменными едва ли имеют древний характер. Размерный класс автофагов этой группы

не отличается от такового мицетофагов. Степень дезэмбрионизации личинок так же едва ли отличается от таковой у мицетофагов, а имаго автофагов не показывают большей педоморфности, чем остальные представители подсемейства. Как правило, автофаги встречаются среди тех же групп, в которых большинство членов являются мицетофагами. Только виды *Macrostola* и *Selis*, кажется, в основном приурочены к цветущей растительности. Таким образом, адаптационные тенденции, характерные для процессов автофагизации других блестянок, не проявились у автофагов *Sillaeinae* вследствие молодости и независимости формирования автофагии в каждой из групп (или отдельных видов). Это подтверждается и предпочтением блестянками этого подсемейства отмирающих и разлагающихся цветков.

#### 5.5. Некоторые выводы

Наиболее древней можно признать автофагию *Perilopis*, *Meligethinae* и некоторых *Suchthamini*. Автофагизацию этих групп следует относить ко времени, близкому к рубежу мезозоя и кайнозоя. Автофагизация некоторых *Brugaeinae*, комплекса *Aethina* из *Nitidulini* и *Mystroini* началась позднее, по-видимому, в палеогене. Остальные группы блестянок начали осваивать этот тип питания еще позднее.

Сходство структурных преобразований у автофильных блестянок, достигаемое вследствие общих адаптационных тенденций при автофагизации, дает косвенное подтверждение гипотезы Манна и Кроусона (Mann, Stowson, 1981) о том, что хризомелоидные, имевшие, вероятно, общих автофильных предков, параллельно проходили сходные трансформации структур, что определяет трудности в установлении филогенетических отношений групп этого надсемейства. Хризомелоидные, хотя и показывают значительную продвинутость ряда структур, сохраняют и черты большей архаичности, по крайней мере в строении имаго, в сравнении с кукуйюидными. Это дает подтверждение мнения о том, что хризомелоидные начали осваивать питание генеративными органами растений задолго до того, как это произошло у блестянок. Сохранение черт архаичности у имаго хризомелоидных, возможно, связано с тем, что режим автофагизации на заре эволюции данной группы не имел той интенсивности, которой подверглись блестянки-автофаги, показывавшие педоморфозы, выраженные в большей мере, чем у хризомелоидных. Это

можно отчасти объяснить различиями в экологической обстановке, складывающейся при освоении питания в стробилах голосеменных и цветках покрытосеменных, что объясняет разную выраженность адаптационных тенденций автофагизации у возможно родственных кукулоидных групп, освоивших, с одной стороны, стробилы голосеменных (*Boganiidae*), а с другой — преимущественно цветки покрытосеменных (*Kateretidae*, *Nitidulidae*, *Smicripidae*).

## Глава 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОБРАЗА ЖИЗНИ КАК ОСНОВА ДЛЯ ДЕЛЕНИЯ ЖЕСТКОКРЫТЫХ НА ГРУППЫ ВЫСОКОГО ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАНГА (ПОДОТРЯДЫ, ИНФРАОТРЯДЫ И НАДСЕМЕЙСТВА)

### 6.1. Различные пути построения системы отряда

Восстановление палеонтологической летописи дает хорошее основание для филогенетических интерпретаций. Образ жизни также может рассматриваться как одна из наследуемых черт группы, связанная с консерватизмом онтогенетического развития. Модификация его представляется более значительной для формирования таксономического синдрома группы близких видов, чем структурные признаки, сопряженные с частыми адаптациями. Исследование эволюции образа жизни не только может дать материал для проверки филогенетических моделей, но также использоваться для реконструкции прошлого группы. Эволюцию отряда нельзя понять без учета преобразований в онтогенезе его представителей, вызванных теми или иными изменениями в образе жизни как взрослых, так и личинок. Исследование формирования структур в онтогенезе современных жуков в скрытых и свободных стадиях развития может также служить ключом к проверке филогенетических гипотез (Тихомирова, 1976, 1977, 1982; и т.д.). Нарушения в последовательности дифференцировки, а также гетерохронии в развитии отдельных органов могут приводить не только к анаболиям, но чаще к необратимым пedomорфным нарушениям в исходной дефинитивной фазе. Указанные критерии позволили предложить новую интерпретацию филогении отряда.

### 6.2. Краткий очерк эволюции образа жизни жуков

#### 6.1.2. Подотряд *Protocoleoptera*

Летные отпечатки жуков известны выше верхнего рубежа карбона. Палла-Рейско (1923) считает, что поскольку жуки или переход-

ные к ним формы не обнаружены ранее перми, то скорее всего формирование отряда было довольно быстрым. Все нижнепермские отпечатки, относимые к сем. *Tschekardoscoleidae*, показывают отчетливые адаптации к обитанию имаго под отслаивающей корой. Мало возражений встречает предположение Кроусона о ксиломицетофагии этих жуков (Stowson, 1964). К сожалению, личинки, обитавшие, по-видимому, в тех же местах, что и взрослые жуки, остаются пока не известными. Но мы не можем с уверенностью допускать, что отпечатки нижнепермских *Tschekardoscoleidae* и верхнепермских семейств *Permooceredoidea* соотносятся с остальными жуками как предки и потомки, а не являются группой, возникшей параллельно с другими жуками и отличающейся от остальных подотрядов, включенных в *Coleoptera*, 13-члениковыми усиками, а также строением крыльев (Kukalova, 1969) и надкрыльев (Пономаренко, 1969). Для многих верхнепермских Протоколеоптера предполагается такой же ксилофильный образ жизни, как и у более древних чекардоколеид. Представляется целесообразным *Amisocoleoidea* и *Rhomboscoleoidea* оставить в положении *incertae sedis* до описания новых, более полных отпечатков жуков из этих групп, временно сближая их с группами Протоколеоптера.

#### 6.2.2. Подотряд *Archostemata*

Прямыми потомками пермокупедоидных жуков принято считать семейства *Archostemata s.str.*, появляющиеся в палеонтологической летописи, начиная с триаса. Современные *Cupredidae* имеют личинок, бурящих древесину, а их имаго - автофаги или встречаются на вегетирующей растительности. Бурение древесины не было распространено среди первых жуков. Кроусон (Stowson, 1981) отмечает, что появление купедформных в ормитоценозах совпадает с первыми следами бурения в петрифицированных триасовых остатках деревьев. Относительно положения сем. *Microgalthidae* существуют разногласия, связанные с тем, что килкование и тип складывания задних крыльев, а также миниатюризация и педоморфные структурные изменения взрослых жуков *Microgalthus debilis* напоминает таковые у *Muzophaga*, тогда как гениталии, а также ротовой аппарат имаго и личинки свидетельствуют о близости этой группы к собственно *Archostemata*. Аргументация второй точки зрения представляется более убедительной, в то время как сходство в килковании и типе складывания, как и в педоморфозе имагинальных структур, быть может, является следствием гомоплазий.

### 6.2.3. Подотряд *Muxorhaga*

На протяжении поздней перми появляются и становятся все более обильными жуки, объединяемые в *Rhomboscolocidae*, которые к концу этой эпохи вытесняют по численности в захоронениях прочих ксилобионтных Протоколеоптера (Пономаренко, 1983). Надкрылья, относимые к последнему надсемейству, характеризуются сглаженной поверхностью и специфической зацепкой снизу для фиксации брюшка, что трактуется как свидетельство водного или околоводного образа жизни. Сходные адаптации отмечены у схизофоройдных вымерших жуков и у сфериформных современных Миксофага. Древние жуки были, по-видимому, сравнительно малоподвижными, и если они обитали вблизи уреза воды или погружались, то не глубоко, питаясь главным образом разлагающимися веществами попавших в воду мертвых деревьев, осваивая питание сперва пресноводными грибами, а затем и водорослями. Амфибиотический образ жизни древних жуков кажется более вероятным, чем чисто водный из-за обычной полупогруженности в болота древних древесных растений, а также ввиду частого сноса древесины в мелководных континентальные водоемы и прибрежно-морские биотопы. Эволюция жуков схизофоройдной линии, появившихся уже в перми, определялась обитанием этих жуков в воде или вблизи воды и совершенствованием способов передвижения. Сходство личинок современных *Sphaericoidea* с таковыми *Polyrhaga* может не столько свидетельствовать об их древнем облике и родстве, сколько об их меньшей активности, а также и, быть может, о сравнительно древней миниатюризации.

### 6.2.4. Подотряд *Aderhaga*

Развитие схизофоройдных Миксофага уже в триасе привело к выделению продвинутой группы с высокими локомоторными способностями, давшей в дальнейшем резко обособленный от остальных группы жуков подотряд *Aderhaga*. Благодаря работам Пономаренко (особенно 1977 г.) филогения этого подотряда кажется объясненной лучше других. Уже в триасовых захоронениях появляются вырехенные водные и наземные Адефага. Одной из ведущих адаптаций при становлении этой группы явилось развитие плавательных способностей, вплоть до совершения резкого гребного толчка обеими ногами, что подплекло модификацию строения заднегрудного сегмента и строения брюшка. Лоуренс и Ньютон (Lawrence, Newton, 1982)



считают, что крупные задние тазики служили для удержания пузырька воздуха, необходимого для дыхания под водой, как у современных представителей *Haliphus*. Возможно, что имаго арханчных Адефага вели амфибиотический образ жизни, и поэтому у них совершенствовались как средства защиты от насекомых наземных хищников, получающих все большее распространение в течение пры (*Stowson, 1981*), так и приспособления к активным перемещениям в воде при возможном сохранении исходного режима питания, сходного с таковым у большинства Миксофага. Деттнер (*Dettner, 1985*) показал полифункциональность пигадиальных желез, секреты которых у водных форм служат в том числе и для обеспечения смачивания покровов. Таким образом, мнение Пономаренко о реликтовом характере питания плавунчиков (*Halipidae*) и видов *Noteridae* находит новые подтверждения. Основным модусом эволюции Адефага являлся геронтоморфоз имаго и имагинизация личинок, объясняющий сохранение у взрослых жуков структурной организации, близкой к предковой (*substrate grade*), несмотря на свободное перемещение сухопутных кукол на поверхности субстрата.

*Incertae sedis: Ademosynoidea: Ademosynidae*

Возможно, это семейство включает неродственные друг другу формы, достигшие параллельно определенного уровня организации, промежуточного между таковыми у древних Архостемата и пермокупеоидных, с одной стороны, и мезокайнозойским подотрядом Полифага, с другой (Пономаренко, 1969; и т.д.). Подвижная голова и строение груди позволяют допустить развития тенденции к обитанию на поверхности субстрата (*surface grade*). Если в сходстве взрослых цитовидок (*Peltidae*) с современными подкорными обитателями из разных кукуйифорных семейств предположить сходство образа жизни (Кирейчук, Пономаренко, 1990), то следует признать, что указанные древние жуки, как и адемосиниды, вероятно, не покинули исходные для жуков местообитания, в отличие от перешедших к бурению древесины Архостемата. В таком случае педоморфоз имаго предков Полифага можно объяснить сокращением продолжительности развития.

6.2.5. Подотряд *Polyphaga*

Личинки первых Полифага, обитавшие внутри субстрата, имели, по-видимому, преимущественно сильфоидную степень структур-

ной дифференцировки. Возможно, личинки многих видов развивались в забродивших древесных выделениях или в увлажненных мертвых стволах деревьев, обильно пораженных мицелием грибов, о чем могут свидетельствовать запирающие механизмы их дыхалец. Такие местообитания до сих пор предпочитают генерализованными представителями разных линий Polyphaga. По-видимому, появление и первые диверсификации Polyphaga следует относить к триасу. В этот период появились и первые бибиоморфные двукрылые, которые, по мнению В.Г.Ковалева (1984), развивались во влажном субстрате разлагающихся растительных остатков, в частности, в забродившем древесном соке. Совместное обитание личинок жуков и мух могло способствовать многочисленным переходам от мицетофагии к хищничеству (Никитский, 1976; Крыжановский, 1989) и другим режимам питания (Кирейчук, 1989 г.).

#### 6.2.5 а. Инфраотряд Staphyliniformia

Для этого инфраотряда характерны имаго, живущие долго в сравнении с личинками, имеющими тенденцию к быстрому развитию в тех же биотопах, где встречаются и имаго. В результате эволюционного процесса, отнюдь не параллельного филогенезу линии Мухорфага-Адерфага, рассматриваемый инфраотряд Polyphaga дал спектр морфоэкологических типов, довольно сходный с таковым у Мухорфага-Адерфага, однако тенденция к имагинизации личинок выражена лишь у высших стафилиноидных, ведущих активный образ жизни, особенно у хищных Staphylinopogona, а также у продвинутых гидрофилоидных. Имагинизация личинок и значительный педоморфоз взрослых связаны с повышением активности личинок при сокращенных сроках развития и обитании обеих стадий жизненного цикла в одних и тех же местах.

#### 6.2.5 б. Инфраотряд Elateriformia

Этот инфраотряд понимается в объеме, предложенном Лоуренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1982), хотя убедительные морфологические доказательства его монофилии пока не установлены. Объединение составляющих его групп основано не сходстве различных типов жизненного цикла, заключающегося в увеличении сроков личиночного развития (по крайней мере у генерализованных форм) в околородных и водных биотопах или внутри рыхлого и бедного пищевыми ресурсами субстрата, а также в сравнительно короткой имагинальной жизни в различных экологических условиях наземных

сообществ. Наиболее вероятным местообитанием предков элатероформных представляется переувлажненная в местах сноса древесины на поздних стадиях разложения. Различные группы этого инфраотряда освоили обитание в почве, а некоторые стали паразитами.

#### 6.2.5 в. Инфраотряд *Oscujiformia*

Архаичные группы этого инфраотряда сохраняют образ жизни, близкий к предковому, однако тенденция к освоению питания живыми тканями растений нашла выражение во многих группах. В течение времени и позднее по пути освоения нового режима питания устремились хризомелоидные, проходя аналогичные этапы изменения трофики, которые прошли ранее кукулюкоидные, а в дальнейшем другие кукулюкоидные (наиболее ярко эта тенденция нашла выражение среди жуков-блестянок из кукулюкоидных). Вместе с тем этот инфраотряд показывает наиболее широкий спектр изменчивости образа жизни, хотя для него не характерно обитание в водных биотопах, хищничество выражено лишь у ряда семейств клероидных, а паразитизм — у *Stylopidae*, *Rhipiphoridae*, *Meloidae*. Личинки некоторых групп переходят к обитанию в почве, что встречается как среди мицетофагов, чаще из тенебрионидных (*Lagriidae*, *Tenebrionidae*, *Alleculidae*, *Mycoteridae*), так и среди филофагов разных групп хризомелоидных.

#### 6.2.5 г. Инфраотряд *Circulioniformia*

Модификации строения имаго и личинки, сходные с таковыми у Анто- и филофагов кукулюкоидных должны быть признаны первичными для этого инфраотряда, т.е. формирование этого инфраотряда (в триесе) произошло в сопровождении указанных модификаций. Среди различных линий кукулюкоидных нередко возврата к грибной диете от собственно филофагии, причем некоторые из них стали ризо- и ризомицетофагами, другие — специализированными стеблевыми бурьяльщиками и бурьяльщиками древесины, имеющими облигатные симбиотические отношения с амброзийными грибами. Полная мицетофагия, свойственная большинству видов *Anthrribidae*, обычно признается для данного семейства первичной, а хищничество *Weslytarsus* и карпофагия *Agasetus* следует признать производными.

6.3. Замечания к проблеме выбора признаков для характеристики групп высокого таксономического ранга

Консерватизм жизненного цикла и образа жизни, немедный отра-

жение в линнеевском принципе, согласно которому признается, что группа определяет признаки, а не признаки группу, позволяет использовать эти свойства для целей филогенетики. Сходные изменения образа жизни вызывают параллельно развивающиеся структурные преобразования, приводящие к формированию сходных комбинаций модифицированных признаков. Усиление выраженности этих комбинаций может сопровождаться редукцией свидетельств древних различий параллельно эволюционирующих групп (номогенез Берга). Отсюда неизбежна неопределенность в установлении родственных отношений. Изменения образа жизни происходят при достижении сложных компромиссов между внутренними факторами организации живых и внешними факторами окружающей их в течение жизни ореды. Предпринятая попытка использовать категорию образа жизни для интерпретации филогении отряда должна рассматриваться как одна из первых предварительных построений, которое, однако, показало существенное значение для эволюции группы как занимаемой группой экологической ниши, так и характера отношения группы к предъявляемым средой условиям.

#### ВЫВОДЫ

1. Работа выполнена на основе изучения большинства видов мировой фауны семейства жуков-блестянок, в результате которого установлено 16 подсемейств и триб (включая 10 таксонов, предложенных впервые), более 230 родов рецентных и вымерших блестянок (включая более 60, описанные как новые), а также не менее 3.5 ты. видов, из которых почти 1/3 остается неописанными.

2. Выполнен морфологический очерк и сравнительный анализ структурных особенностей семейства, а также включенных в него подсемейств и триб. Предложены новые интерпретации гомологии и происхождения различных имагинальных и личиночных структур ротового аппарата, а также груди, генитальной капсулы и эдеагуса жуков-блестянок и других групп.

3. Установлено положение семейства в системе отряда и обсуждены его отношения с ближайшими группами, и в том числе с семействами *Smicripidae*, *Kateretidae*, *Rhizophagidae*, *Boganiidae*, *Protosuccinidae*, *Peltidae*, *Trogossitidae* и *Parandrenidae* (nov.).

4. Разработаны модели филогенетических отклонений групп внутри семейства жуков-блестянок, надсем. *Succinoidea* и инфра-

отряда *Cucujiformia*. Показана высокая вероятность сравнительной молодости семейства жуков-блестянок и других групп надсем. *Cucujoidea*, а также филетическая независимость исторического развития этого надсемейства от других надсемейств инфраотряда *Cucujiformia*.

5. Прослежены пути эволюции антофильных блестянок и показано независимое формирование имагинальной и полной антофагии в различных группах семейства. Предложены гипотезы относительно места и времени происхождения, а также этапов формирования некоторых групп антофильных блестянок. Выявлены закономерные трансформации в их образе жизни и строении.

6. Определен комплекс адаптационных тенденций, сопутствующих антофагизации блестянок и других жуков (ускорение развития, дезэмбрионизация личинки, измельчение и педоморфоз имаго). Установлены сходство в процессах освоения генеративных органов голосеменных и покрытосеменных, возможность многократного и независимого освоения этих органов различными группами жуков.

7. Показана обязательность формирования полной антофагии для дальнейшей филофагизации жуков из инфраотряда *Cucujiformia*. Установлены пути трофических переходов от (кисло)мицетофагии к фитофагии. Показано, что ситологически и генетически кантарофилия грибов и мицетофилия жуков предшествуют кантарофилии высших растений и антофилии жуков, однако при освоении жуками генеративных органов растений наблюдаются сопряженные „встречные“ адаптации, возникающие в строении и образе жизни растений и способствующие антофагизации насекомых.

8. Определено значение формирования антофагии, а затем и филофагии в эволюции отряда жуков и выполнен критический анализ некоторой аргументации кантарофильной теории происхождения покрытосеменных.

9. Показано сходство в преобразованиях строения, индивидуального развития и образа жизни неродственных групп жуков различного таксономического уровня, прошедших антофагизацию, а в дальнейшем филофагизацию. Установлена возможность редукции прежних структурных отличий этих групп и усиления их сходства за счет параллельных преобразований гомологичных органов („омогенез“).

10. Предложено использовать категорию образа жизни для оценки различных филогенетических гипотез развития отряда жуков.

Предпринята попытка преодолеть на этом основании противоречия различных построений путем интерпретации филогении отряда в свете эволюции образа жизни, в результате которой показана особенность предложенных инфраотрядов *Circulioniformia* (= *Hyphorhota*) и *Microgalthiformia*, а также целесообразность объединения в один инфраотряд *Elateriformia* групп, рассматриваемых иногда в составе 4 инфраотрядов (*Elateriformia*, *Eucinetiformia*, *Dascilliformia*, *Scarabaeiformia*), а в другой инфраотряд *Cucujiformia* - групп, включаемых ранее в *Bostrichiformia*, *Cucujiformia* и *Chrysomeliformia*.

По теме диссертации опубликованы следующие работы.

1. Аудиэно П.А., Кирейчук А.Г. Новый вид рода *Meligethes* *Stephens* группы *difficilis* с Кавказа и обзор западно-палеарктических видов, близких к *M.viduatus* (Heer) (Coleoptera, Nitidulidae). Энтомол.обозр. 1988 а. Т.67. Вып.3. С.559-568.

2. Аудиэно П.А., Кирейчук А.Г. К систематике и номенклатуре некоторых палеарктических жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae). Энтомол.обозр. 1988 б. Т.67. Вып.4. С.790-797.

3. Кирейчук А.Г. Новые и малоизвестные блестянки подсем. *Meligethinae* (Coleoptera, Nitidulidae) фауны Палеарктики. Энтомол.обозр. 1977 а. Т.56. Вып.3. С.625-643.

4. Кирейчук А.Г. Новые и малоизвестные виды блестянок рода *Meligethes* *Stephens* (Coleoptera, Nitidulidae) из Средней Азии. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1977 б. Т.71. С.42-49.

5. Кирейчук А.Г. Новые виды жуков-блестянок рода *Meligethes* *Stephens* (Coleoptera, Nitidulidae) и обзор группы видов, близких к *M. umbrosus* Sturm. Энтомол.обозр. 1978. Т.57. Вып.3. С.578-595.

6. Кирейчук А.Г. Два новых рода и новые виды жуков-блестянок подсем. *Meligethinae* (Coleoptera, Nitidulidae) из Вьетнама. Энтомол.обозр. 1979 а. Т.58. Вып.2. С.355-368.

7. Кирейчук А.Г. Два новых вида жуков-блестянок рода *Meligethes* *Stephens* (Coleoptera, Nitidulidae) из Дальнего Востока. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1979 б. Т.81. С.66-75.

8. Кирейчук А.Г. Новый вид жуков-блестянок рода *Meligethes* *Stephens* (Coleoptera, Nitidulidae) из Восточного Казахстана. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1979 в. Т.83. С.39-41.

9. Кирейчук А.Г. Новый вид рода *Cryptaroborgia* Jelinek (Coleoptera, Nitidulidae, Meligethinae) из Вьетнама и его изменчивость. Докл. АН Укр.ССР, 2979 г. Сер.Б. № 5. С.381-385.

10. Кирейчук А.Г. Новый вид рода *Meligethes* Stephens (Coleoptera, Nitidulidae) из северо-восточной Турции. Докл. АН Укр.ССР, 1979 д. Сер.Б. № 8. С.679-682.

11. Кирейчук А.Г. Новые виды жуков-блестянок подсем. Meligethinae (Coleoptera, Nitidulidae) из Азиатской части СССР и сопредельных территорий. Тр. Зоол.ин-та АН СССР, 1979 г. Т. 88. С.50-68.

12. Кирейчук А.Г. Новые виды жуков-блестянок подсем. Meligethinae (Coleoptera, Nitidulidae) из Ориентальной области и сопредельных территорий. Энтومол.обозр. 1980. Т.59. Вып.4.С. 833-851.

13. Кирейчук А.Г. Новый род подсем. Meligethinae (Coleoptera, Nitidulidae) из Южной Африки. Ann. Hist.-Natur. Mus. Nat. Hung. 1981. Т.73. С.133-135.

14. Кирейчук А.Г. Систематическое положение рода *Caloneogus* J. Thomson и замечания по филогении о семейства жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae). Энтومол.обозр. 1982 г. Т. 61. Вып.1. С.117-130.

15. Кирейчук А.Г. Новый вид жуков-блестянок рода *Meligethes* Stephens (Coleoptera, Nitidulidae) и ревизия группы *planiusculus* фауны Средней Азии и Казахстана. Тр. Зоол.ин-та АН СССР, 1982 б. Т.110. С.35-39.

16. Кирейчук А.Г. Н.Г.Коломиец, Д.А.Богданов. Паразиты и хищники колючаголовых Сибири. «Наука», Новосибирск. 1980. 276 с.; Н.Б.Никитский. Насекомые - хищники короедов и их экология. «Наука», М. 1980. 234 с. Энтومол.обозр. 1983 г. Т.62. Вып.3. С. 656-657.

17. Кирейчук А.Г. P. Audisio. *Fénybogarak - Nitidulidae*. Фауна Hungariae, VIII Kötet, Coleoptera, VIII, 9 Kézirat, 1980, 177 old., 122 ábrával. П.Аудисио. Луки-блестянки - Nitidulidae. Фауна Венгрии. Т.УШ. Вып.9. 1980. 177 с., 122 рис. Энтомол.обозр. 1983 б. Т.62. Вып.4. С.865-866.

18. Кирейчук А.Г. Новые виды жуков семейства Nitidulidae и Subosernhalidae (Coleoptera) фауны Восточной Палеарктики. Зоол.журн. 1984. Т.63. Вып.4. С.517-531.

19. Кирейчук А.Г. Новые виды *Cyllodes* Erichson и *Viethochinus* gen.n. (Coleoptera, Nitidulidae) фауны Вьетнама и сопредельных территорий. В кн.: Насекомые Вьетнама. М.: Наука. 1985. С.157-164.

20. Кирейчук А.Г. Анализ строения гениталий для реконструкции филогении и обоснования системы сем. Nitidulidae (Coleoptera). Тр. Всесоюз. энтомол.об-ва. 1986 г. Т.68. С.22-28.

21. Кирейчук А.Г. Ревизия рода *Aethina* Br. (Coleoptera, Nitidulidae) фауны Ориентальной и Палеарктической областей. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1986 г. Т.140. С.44-82.

22. Кирейчук А.Г. Новые роды и виды жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) из Австралийской области. I. Энтомол. обзор. 1986 г. Т.65. Вып.3. С.559-573.

23. Кирейчук А.Г. О роли жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) в биоценозах МНР. В кн.: Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики (тезисы докл. междунар. конф.). М.: Наука, 1986 г. 1986. С.140-141.

24. Кирейчук А.Г. Новые виды комплекса родов, близких к *Cyllodes* Erichson (Coleoptera, Nitidulidae) из Индокитая и сопредельных территорий. В кн.: Энтомофауна Вьетнама. М.: Наука. 1987 г. С.137-170.

25. Кирейчук А.Г. Новый для Индо-Малайской области род жуков-блестянок *anistex* Grouvelle (Coleoptera, Nitidulidae). В кн.: Энтомофауна Вьетнама. М.: Наука. 1987 г. С.170-172.

26. Кирейчук А.Г. Новые роды и виды жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) из Австралийской области. 2. Энтомол. обзор. 1987 г. Т.66. Вып.4. С.773-799.

27. Кирейчук А.Г. Обзор жуков-блестянок подсем. *Oxyptarhini* (Coleoptera, Nitidulidae) из Индо-Малайской области. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1987 г. Т.170. С.62-95.

28. Кирейчук А.Г. Новые таксоны жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Восточного полушария (часть I). *Opisita* *perrotica* sp.n., выкарирующий о палеарктическом *O. calop* (L.). Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1987 г. Т.164. С.63-94.

29. Кирейчук А.Г. Новые таксоны жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Восточного полушария. Часть 2. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1988. Т.178. С.62-97.

30. Кирейчук А.Г. Новые таксоны жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Восточного полушария (часть II). Тр. Зоол.ин-



та АН СССР. 1989 а. Т.208. С.64-89.

31. Кирейчук А.Г. Новые палеарктические род и виды сем. *Kateretidae* (Coleoptera) и замечания по синонимии. Зоол. журн. 1989 б. Т.68. Вып.2. С.145-149.

32. Кирейчук А.Г. Замечания к проблеме соответствия филогении и системы. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1989 в. Т.202. С.3-19.

33. Кирейчук А.Г. О становлении филофегии (филофагизации) среди жуков (Coleoptera). Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1989г. Т.202. С.147-182.

34. Кирейчук А.Г. Новые виды и замечания по таксономии жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Индокитая и сопредельных территорий. Часть I. Тр. Зоол.ин-та АН СССР. 1990 а. Т.209. С.61-98.

35. Кирейчук А.Г. Новые роды и виды жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) из Австралийской области. Ш. Энтомол. обзор. 1990 б. Т.69. Вып.4. С.857-878.

36. Кирейчук А.Г. Новые таксоны жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) Восточного полушария. Часть 4. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990 в. Т.211. С.84-103.

37. Кирейчук А.Г. Определительная таблица надсемейств *Cucujoidea* и *Tenebrionoidea*. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. С.-Петербург: Наука. 1991 а. Т.3. Ч.2. С.107-109.

1992 38. Кирейчук А.Г. Определительная таблица семейств надсемейства *Cucujoidea*. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. С.-Петербург: Наука. 1991 б. Т.3. Ч.2. С.109-114.

39. Кирейчук А.Г. Сем. Блестянки - *Nitidulidae*. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. С.-Петербург: Наука. 1991 в. Т.3. Ч.2. С.114-210.

40. Кирейчук А.Г. Сем. Катеретиды - *Kateretidae*. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. С.-Петербург: Наука. 1991 г. Т.3. Ч.2. С.210-216.

41. Кирейчук А.Г., Истон А.М. Ревизия рода *Anthystrix* Kirejtshuk и новые виды подсем. *Meligethinae* (Coleoptera, Nitidulidae) из Южной Африки. Тр. Всесоюз.энтомол.об-ва. 1988. Т.70. С.41-55.

42. Кирейчук А.Г., Пономаренко А.Г. Ископаемые жуки се-

мейств Peltidae и Nitidulidae (Coleoptera). Палеонтол. журн. 1990. № 2. С.78-88.

44. Audisio P.A., Kirejtshuk A.G. Revision of the genera *Ithyra* Reitter and *Neothalyora* Grouvelle (Coleoptera, Nitidulidae). Rev. Zool. Afr. 1983. Vol.97. Fasc.2. P.365-378.

45. Audisio P.A., Kirejtshuk A.G. La posizione sistematica di *Xenostromylos ovulum* Fairmaire, 1875 e taxa correlati (Coleoptera, Nitidulidae). Fragm. Entomol. 1987. Vol.20. N 1. P.71-75.

46. Kirejtshuk A.G. New species of beetles of the subfamily Meligethinae from the Ethiopian region (Coleoptera, Nitidulidae). Rev. Zool. Afr. 1980 a. Vol.94. Fasc.2. P.249-294.

47. Kirejtshuk A.G. A new species of the erythropus group of the genus *Meligethes* Steph. from Algeria (Coleoptera, Nitidulidae, Meligethinae). Fragm. Entomol. 1980 b. Vol.15. Fasc. 2. P.353-355.

48. Kirejtshuk A.G. Preliminary revision of the Cryptarchinae genera of the Afrotropical region, with descriptions of a new genus, new subgenus and some new species (Coleoptera, Nitidulidae). Rev. Zool. Afr. 1981 a. Vol.95. Fasc.4. P.765-805.

49. Kirejtshuk A.G. A new species of the *Brachypterus* Kugel. from Ethiopia (Coleoptera, Nitidulidae, Cateretinae). Rev. Zool. Afr. 1981 b. Vol.95. Fasc.4. P.923-926.

50. Kirejtshuk A.G. Ways of formation of anthophily among beetles. Verh. SIEEC X 1983. Budapest. 1984 a. P.173-175.

51. Kirejtshuk A.G. New taxa of Nitidulidae (Coleoptera) from the Indo-Malayan fauna. Ann. Hist.-Natur. Mus. Nat. Hung. 1984 b. T.76. P.169-195.

52. Kirejtshuk A.G. On polyphyly of the *Carpophilinae* with description of a new subfamily, *Cillaeinae* (Coleoptera, Nitidulidae). Coleopter. Bull. 1986. Vol.40. N 3. P.217-221.

53. Kirejtshuk A.G. On systematics of Nitidulidae. Nitidula. 1987. Rep.2. P.3,4.

54. Kirejtshuk A.G. Evolution of mode of beetle life as a key base for division of order into groups with a high taxo-

nomical rank. Rep. Internat. Congr. Coleopt. 1989. Barcelona. P.113.

55. Kirejtshuk A.G. Phylo<sup>1</sup>phagisation among beetles. Nitidula. 1990. Rep.5. P.5, 6.

56. Kirejtshuk A.G. Evolution of mode of life as the basis for division of the beetles into groups of high taxonomic rank. In: Advances in Coleopterology. 1991. Barcelona. P.

57. Kirejtshuk A.G., Gillerfors G. *Brachypeplus pudicus* sp.n., a new species of the genus *Brachypeplus* Erichson from the Azores (Coleoptera: Nitidulidae). Bocagiana. 1987. N 114. P.1-5.

58. Kirejtshuk A.G., Lawrence J.F. Revision of the Australian genus *Idaethina* Esitter (Coleoptera: Nitidulidae). J.Austral. entomol. Soc. 1990. Vol.29. P.1-9.