

На правах рукописи

КОВАЛЕВ

Алексей Владимирович

**ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ СЕМЕЙСТВ THROSCIDAE, EUCNEMIDAE,
CEROPHYTIDAE И BRACHYPSECTRIDAE (COLEOPTERA) ФАУНЫ
РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН**

03.02.05 – энтомология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Кирейчук Александр Георгиевич

Официальные оппоненты: **Никитский Николай Борисович**,
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования Московский
государственный университет имени
М.В.Ломоносова, старший научный сотрудник
научно-исследовательского Зоологического музея

Коваль Александр Георгиевич,
кандидат биологических наук,
Государственное научное учреждение
Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений Российской академии
сельскохозяйственных наук, ведущий научный
сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования Московский
педагогический государственный университет

Защита состоится 20 мая 2014 г. в «14» часов на заседании диссертационного совета
Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 1
<http://www.zin.ru/>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН
Автореферат разослан « » марта 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Надсемейство Elateroidea, к которому относятся семейства Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, в современной фауне представляет одну из самых многочисленных, разнообразных и всесветно распространенных групп жесткокрылых, виды которой освоили практически все наземные экосистемы. В России и сопредельных территориях это надсемейство также достаточно многочисленно и играет существенную роль, как в естественных, так и в искусственных сообществах различных зон, причем некоторые его представители являются серьезными вредителями в агроценозах. При всем своем многообразии в современной фауне, надсемейство Elateroidea является также одной из самых древних групп среди подотряда Polyphaga. Надкрылья, весьма схожие с надкрыльями современных элатероидов, известны начиная с триаса [Dunstan, 1923; La diversité..., 2005], а представители семейств Praelateridae, Elateridae и Cerophytidae весьма многочисленны и разнообразны уже в юрских отложениях [Долин, 1973, 1975, 1976, 1980; Chang et al., 2011b; First fossil click beetles..., 2009; Current knowledge..., 2010; Lin, 1986 и др.].

Вместе с тем, на территории России и сопредельных стран исследования фауны Elateroidea ограничивались по большей части изучением лишь наиболее крупного и важного в практическом отношении семейства щелкунов (Elateridae), по некоторым группам которого были опубликованы монографии по фауне СССР [Гурьева, 1979, 1989; Долин, 1982, 1988, 1994]. Исследования, касающиеся других семейств надсемейства Elateroidea, таких как Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae на этой территории носили фрагментарный характер, а информация по этим группам в отечественной литературе к настоящему времени весьма скудна. До сих пор по семействам, рассмотренным в настоящей работе, не составлены даже фаунистические списки для территории России и сопредельных стран. Отсутствовали также и определительные таблицы для фаун этой территории, а последние работы по отдельным группам палеарктической фауны (Cerophytidae, Throscidae и Eucnemidae) опубликованы в первой половине XX века [Reitter, 1921; Fleutiaux, 1935] и существенно устарели.

В связи с этими обстоятельствами, семейства Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae оставались слабо изученными группами жесткокрылых как на территории России и сопредельных стран, так и на территории Палеарктики в целом. О слабой изученности смежных со щелкунами групп Elateroidea Палеарктической фауны говорит обнаружение новых видов семейства Throscidae на территории хорошо изученной Западной Европы [Muona, 2002; Leseigneur, 2005a, 2005b], а также недавнее открытие в Иране нового для Палеарктики семейства Brachypsectridae [Hájek, 2010].

Представители семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae характеризуются рядом особенностей, которые традиционно рассматривались как архаичные, но которые нередко сочетаются с чертами высокой структурной специализации. Исследование представителей этих групп как современной, так и вымерших фаун должно помочь прояснить не только происхождение надсемейства Elateroidea и филогенетические отношения составляющих его групп, но и, возможно, происхождение и эволюцию всего инфраотряда Elateriformia. В связи с этим необходимы широкие исследования вымерших элатероидов из захоронений различного возраста, чтобы проследить

историю каждого из семейств и предложить эволюционный сценарий как для отдельных групп, так и для надсемейства в целом.

Большая часть представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae связаны в той или иной степени с древесно-кустарниковой растительностью, причем все эти семейства на исследуемой территории представлены высокоспециализированными формами, по-видимому, чрезвычайно требовательными к условиям развития личинок. Несмотря на значительную редкость в сборах подавляющего большинства представителей этих семейств, некоторые из них в определенных условиях могут быть весьма многочисленными, что может свидетельствовать об их существенной роли в некоторых биоценозах. Вместе с тем, многие из представителей указанных семейств встречаются лишь в биоценозах, мало затронутых деятельностью человека и, по-видимому, исчезают при их хозяйственном освоении. Об этом свидетельствует тот факт, что из 35 известных в Европе видов семейства Eucnemidae, к настоящему времени 15 видов внесены в Красный список угрожаемых видов МСОП. Многие виды из этого списка отмечены и на территории России, поэтому исследования фауны жесткокрылых указанных семейств, а также особенностей их экологии могут способствовать и пониманию мер, нацеленных на сохранение популяций редких видов на территории России.

В настоящую работу вошли все виды указанных семейств, представленные в фауне России, стран СНГ, а также Финляндии и прибалтийских республик. Помимо этого, сюда же были включены виды с территории Турции, Ирана и Афганистана (кроме видов тропических районов этих стран), а также Монголии, КНР (с территорий, расположенных на север от провинций Сычуань, Хубэй, Аньхой и Цзянсу), с территории Корейского полуострова и значительной части Японии (на юг до островов Сикоку и Кюсю) (рисунок 1).



Рисунок 1 – Территория исследования.

Степень разработанности темы исследования. Информация по фауне семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae на территории России и сопредельных стран до начала исследований включала, главным образом, разрозненные сведения, опубликованные в первоописаниях, каталогах и фаунистических списках (см. глава 1). Источники для идентификации представителей этих групп в фауне России могли быть использованы для диагностики, главным образом, представителей семейств в

пределах лишь Европейской части СССР [Гурьева, 1965а, б] или Российского Дальнего Востока [Егоров, 1992; Грачев, 1992], а определительные таблицы по фауне Палеарктики в целом [Reitter, 1921; Fleutiaux, 1935] к настоящему моменту сильно устарели. К началу настоящих исследований фауна России и сопредельных стран насчитывала 2 вида церофитид, 27 видов тросцид, 96 видов зукнемид и 1 вид брахипсектрид [Brüstle, Muona, 2009; Hájek, 2010; Leseigneur, 2005a, 2005b, 2007; Muona, 2007; Watanabe, 2009], однако многие указания были основаны на устаревших данных и требовали проверки.

Построения системы Elateroidea, как правило, основывались на представителях современной фауны [Гурьева, 1969; Долин, 2000; Crowson, 1955; Lawtence, 1988]. Однако, судя по уже накопленному палеонтологическому материалу, разнообразие вымерших элатероидов, по-видимому, несопоставимо выше по сравнению с современным, поэтому построения, предложенные на основании изучения только современных групп едва ли могли дать адекватное понимание системы и филогении надсемейства в целом. К настоящему времени опубликовано только несколько попыток широких обобщений по ископаемым фаунам различного времени [Долин, 1980; Current knowledge..., 2010; Chang et al. 2011b].

Цели и задачи исследования. Целью данной работы является изучение морфологии, систематики и фауны жесткокрылых семейств Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae России и сопредельных стран с учетом сведений по современным и ископаемым представителям этих групп мировой фауны.

Для достижения заявленной цели решались следующие задачи:

1. Выявление видового состава Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae на территории России и сопредельных стран. Составление аннотированного каталога видов семейств Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae в фауне рассматриваемых территорий;

2. Проведение сравнительно-морфологического исследования семейств Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae в объеме современной мировой фауны и с учетом вымерших представителей;

3. Составление определительных таблиц для имаго семейств надсемейства Elateroidea, родов и подродов Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae палеарктической фауны, а также видов семейств Cerophytidae, Throscidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных стран;

4. Изучение ископаемых представителей семейства Throscidae, составление аннотированного каталога вымерших представителей семейств Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae;

5. Обобщение и дополнение данных по распространению и экологии представителей семейств Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae современной фауны России и сопредельных стран.

Научная новизна. Существенно уточнены данные по морфологии, систематике и фаунистике изученных групп, полученные в ходе изучения коллекционных материалов по семействам Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae. В результате сравнительно-морфологических исследований семейств составлен обзор строения изученных семейств в объеме современной мировой фауны с учетом вымерших представителей, для семейства Throscidae предложена новая гомологизация структур эдеагуса [Ковалев, 2014а, б, в, г].

Впервые дан аннотированный список Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных стран. В результате исследований

установлено, что на этой территории семейство Cerophytidae представлено двумя видами из одного рода, семейство Throscidae – 32 видами из двух родов, а семейство Eucnemidae – 101 видом из 32 родов, при этом в фауне России отмечено два вида семейства Cerophytidae, 22 вида семейства Throscidae и 58 видов семейства Eucnemidae. Семейство Brachypsectridae впервые указывается для фауны СНГ, в его составе обнаружен один новый род с двумя новыми видами [Ковалев, 2013], род *Entomophthalmus* (Eucnemidae) впервые приводится для фауны Палеарктики [Kovalev, 2013], 4 вида семейства Throscidae и 5 видов семейства Eucnemidae впервые приводятся для фауны России и 3 вида из последнего семейства исключены из российской фауны. На рассматриваемой территории обнаружено четыре вида семейства Eucnemidae и пять видов семейства Throscidae новых для науки, из них описания одного вида тросцид и двух видов эукнемид опубликованы [Ковалев, 2012а; Kovalev, 2013]. Установлена новая синонимия одного родового и одного подродового названий эукнемид, шести видовых названий тросцид и пяти видовых названий эукнемид, предложены новые комбинации для пяти таксонов видового ранга, а для двух видов палеарктической фауны обозначены лектотипы. Устранена омонимия и предложены новые названия для двух родов семейства Eucnemidae неотропической фауны [Otto, Kovalev, 2013]. Описаны два новых рода и три новых вида ископаемых представителей семейства Throscidae из нижнеэоценового янтаря Уз [Kovalev et al., 2012] и нижнемелового ливанского янтаря [Kovalev et al., 2013], при этом последние являются древнейшими описанными представителями этого семейства. Впервые обобщена и дополнена информация по распространению видов указанных четырех семейств на исследуемой территории [Ковалев, 2012б].

Теоретическое и практическое значение работы. Работа обобщает результаты анализа литературных сведений и полученные в ходе проведенных исследований данные по строению, истории, фауне, распространению и экологии семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae в фауне России и сопредельных стран.

Результаты настоящей работы могут быть использованы для дальнейших систематических, фаунистических и экологических исследований насекомых России и сопредельных территорий, а также реконструкции филогенеза изученных семейств и отряда в целом, при составлении государственного кадастра животного мира России, при разработке природоохранных мероприятий и проведении экологического мониторинга. Составленные определительные таблицы родов и подродов всех изученных четырех семейств жесткокрылых, а также видов семейства Throscidae фауны России и сопредельных территорий, будут использоваться для идентификации имаго представителей этих групп специалистами в различных областях науки.

Методология и методы исследования. При написании настоящей работы в методологическом плане применялись методы, широко используемые в энтомологических исследованиях, к которым относятся:

- методы сбора и первичной обработки материала;
- морфологические методы, связанные с приготовлением временных и постоянных препаратов гениталий и крыловых пластинок;
- определение материала;
- составление аннотированного списка видов изученных семейств;
- изготовление иллюстраций и их последующая обработка в графических редакторах;
- составление определительных таблиц.

Положения, выносимые на защиту.

1. Состав фауны. Фауна России и сопредельных стран включает в себя 2 вида семейства Cerophytidae, 32 вида семейства Throscidae, 101 вид семейства Eucnemidae и 3 вида Brachypsectridae, для которых составлен аннотированный каталог.

2. Морфологический анализ. Признаки строения прококсовых впадин и вентритов брюшка характеризуют семейство Brachypsectridae, а признаки строения головы, антенн, ротовых органов, а также опушения брюшных вентритов и скульптуры покровов тела характеризуют роды этого семейства. Структура, традиционно понимаемая как фаллобаза эдеагуса у самцов семейства Throscidae, образована в результате срастания фаллобазы и сросшихся между собой оснований парамер.

3. Палеонтологические данные. Семейство Throscidae в нижнем мелу было представлено значительным числом родов, сходных с группами современной фауны.

4. Определительные таблицы. Составлены оригинальные определительные таблицы для 48 родов семейств Cerophytidae, Throscidae Eucnemidae и Brachypsectridae, известных из Палеарктики и для 30 видов семейств Cerophytidae, Throscidae и Brachypsectridae изучаемой фауны.

Степень достоверности и апробация результатов. Работа была выполнена в рамках исследований по Программе Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы», гранта РФФИ 12-04-00663-а «Построение системы и реконструкция филогении подотряда Polyphaga (Insecta, Coleoptera) на материалах по современной и ископаемым фаунам», а также плановой бюджетной тематики Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН.

Достоверность результатов подтверждается изучением обширного материала по группам в коллекциях Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ, Биолого-почвенного института ДВО РАН, Венгерского музея естественной истории, Национального музея естественной истории в Париже и др., а также исследованием значительного числа типовых экземпляров видов изученных семейств.

Результаты исследования были изложены на XIV съезде Русского Энтомологического общества в Санкт-Петербурге 27 августа – 1 сентября 2012 г., на семинарах лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН (2012, 2013), а также на отчетной сессии ЗИН РАН в 2013 году.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертации, 2 – в других научных журналах, 2 – в материалах конференций и 4 электронные публикации.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав (История изучения Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae Палеарктики; Материалы и методика исследований; Морфологическая характеристика жуков семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae; Классификация семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, сведения об их историческом развитии; Определительные таблицы для семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных территорий; Географическое распространение семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae России и сопредельных стран; Биологические и экологические особенности семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, их хозяйственное значение), заключения, выводов и списка литературы (145 стр.). В работе 3 приложения (Аннотированный каталог

семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae современной фауны России и сопредельных стран (57 стр.), каталог ископаемых представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae (14 стр.) и иллюстрации (18 таблиц с рисунками и фотографиями). Список литературы включает 336 источников, из которых 108 – на русском языке.

Благодарности. Искреннюю признательность и благодарность за неоценимую помощь, поддержку и чуткое руководство автор выражает своему научному руководителю дбн. А.Г. Кирейчуку. Автор глубоко благодарен сотрудникам Лаборатории систематики насекомых дбн. Б.А. Коротяеву, дбн. М.Г. Волковичу, дбн. Б.М. Катаеву, кбн. А.Л. Лобанову и дбн. профессору А.Ф. Емельянову за постоянную поддержку, внимание к работе и помощь в ее проведении. Работа не была бы возможна также без содействия Г.Ш. Лафера и дбн. профессора А.С. Лелея (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток) и дбн. А.В. Пучкова (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, Киев, Украина); кбн. доцента Л.В. Егорова (Чебоксары) А.С. Просвинова (Москва) и Р.В. Филимонова (Санкт-Петербург); д-ра Отто Меркла (Dr. Otto Merkl, Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary); д-ра Антуана Мантиллери (Dr. Antoine Mantilleri, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France), Максвелла Баркли и Михаэля Гайзера (Maxwell W. Barclay, Michael Geiser, Natural History Museum, London, UK); д-ра Садатома Хисамацу (Dr. Sadatomo Hisamatsu, Ehime University, Matsuyama, Japan); д-ра Андре Неля (Dr. Andre Nel, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France) и д-ра Дани Азара (Dr. Dani Azar, Lebanese University, Lebanon); д-ра Роберту Отто (Dr. Robert Otto, Madison, USA) в подготовке и предоставлении материалов для исследований, а также ряд ценных замечаний и разнообразную помощь в подготовке работы. Пользуясь случаем, считаю своим долгом с глубокой благодарностью вспомнить своего первого наставника по энтомологии кбн. А.Ю. Исаева.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE ПАЛЕАРКТИКИ

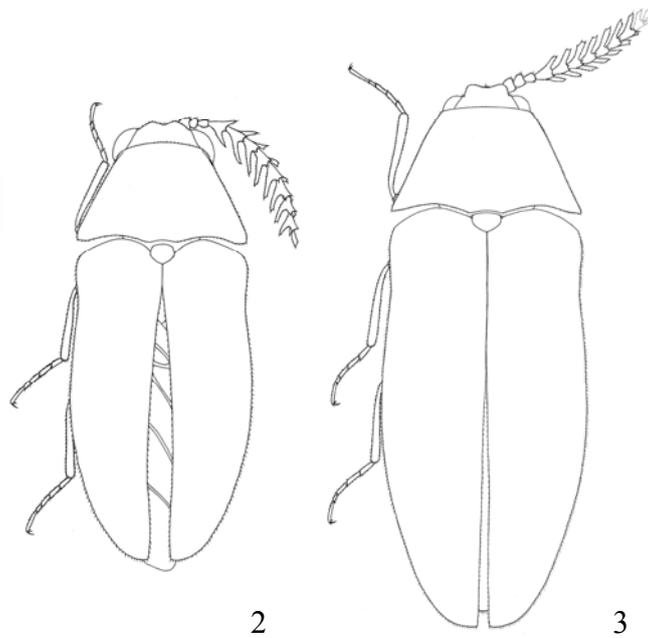
В главе сделан обзор предшествующих исследований палеарктической фауны семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae. В первом подразделе показано как в историческом плане, начиная с первых описаний, постепенно накапливались сведения о системе и видовом составе этих семейств в фауне Палеарктики. Перечислены основные публикации, содержащие описания новых видов, определительные таблицы, сведения о положении этих групп в системе жесткокрылых. Показано, что ранее опубликованные обобщающие работы по этой территории [Reitter, 1921; Fleutiaux, 1935] сильно устарели. Второй подраздел повествует об истории изучения преимагинальных стадий, а также экологии представителей этих семейств. Третий подраздел обобщает сведения об истории изучения ископаемых представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae. Последний раздел включает данные о немногочисленных публикациях по «молекулярной филогении» надсемейства Elateroidea, опубликованных в последнее время.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основным материалом для работы послужили коллекционные материалы Зоологического института РАН, в дополнение к которым были изучены материалы коллекций Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток); Венгерского музея естественной истории (Будапешт); Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва); Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена (Киев); Московского государственного педагогического университета (Москва); Музея естественной истории (Лондон); Музея естественной истории Гумбольдского университета (Берлин); Национального музея естественной истории (Париж). Всего было изучено около шести тысяч экземпляров семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae. Определено и переопределено автором более пяти тысяч экземпляров представителей исследуемых групп и изготовлено более 500 постоянных и временных препаратов гениталий самцов и самок представителей указанных четырех семейств. Изучены 36 голотипов и лектотипов ранее описанных видов. Помимо материала по современным представителям рассматриваемых семейств, был исследован и палеонтологический материал: в частности были исследованы инклюзы древнейших Throscidae в ливанском нижнемеловом янтаре и инклюзы Throscidae и Eucnemidae во французском нижнеэоценовом янтаре. Также в главе изложены методы сбора материала в природе и исследования музейных экземпляров, используемые для работы с представителями семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae.

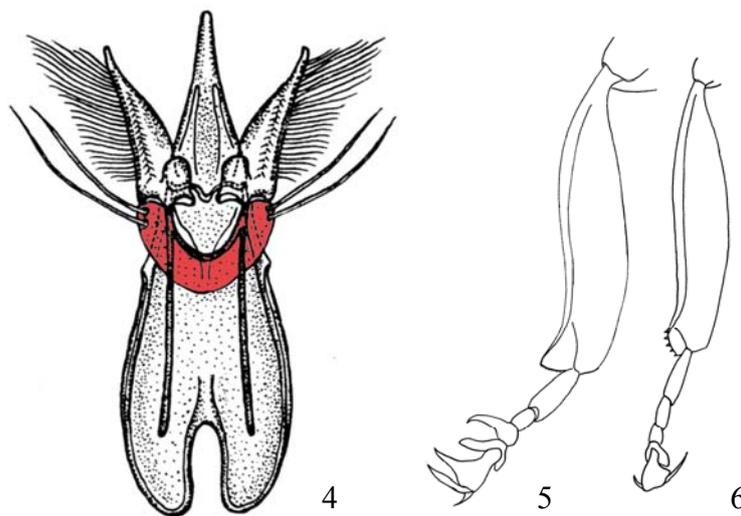
3 МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖУКОВ СЕМЕЙСТВ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE

Глава включает в себя морфологический обзор изученных семейств, разработанный на основе как литературных источников [Мамаев, 1976, 1978; Balfour-Browne, 1961; Becker, 1991; Beetle larvae..., 1999; Beetles of the World ..., 1999; Böving, Craighead, 1931; Burakowski, 1975, 1989, 1991; Caveney, 1986; Crowson, 1938; Fedorenko, 2009; Hlavac, 1972, 1975; Leiler, 1976; Muona, 1993b; Review of..., 2006; Stickney, 1923; Systematics..., 2003; Tanner, 1927; Williams, 1938 и др.], так и оригинальных данных. Морфологические очерки построены по единому стандарту отдельно для каждого из изученных семейств на основании современной мировой фауны и с учетом вымерших представителей. Благодаря исследованию нового рода семейства Brachypsectridae (рисунки 2, 3) значительно уточнен диагноз этого семейства [Ковалев, 2013, 2014a].



Рисунки 2–3 – Brachypsectridae, общий вид самца сверху
2 – Gen. sp.1; 3 – Gen. sp.2.

Благодаря сравнительно-морфологическому анализу установлено, что фаллобаза у представителей семейства Throscidae срастается с базальной частью парамер, а к базальной части парамер подвижно приращены вершинные лопасти парамер, ранее трактуемые как парамеры [Ковалев, 2014г] (рисунок 4). Второй подраздел посвящен морфологии личинок этих семейств.

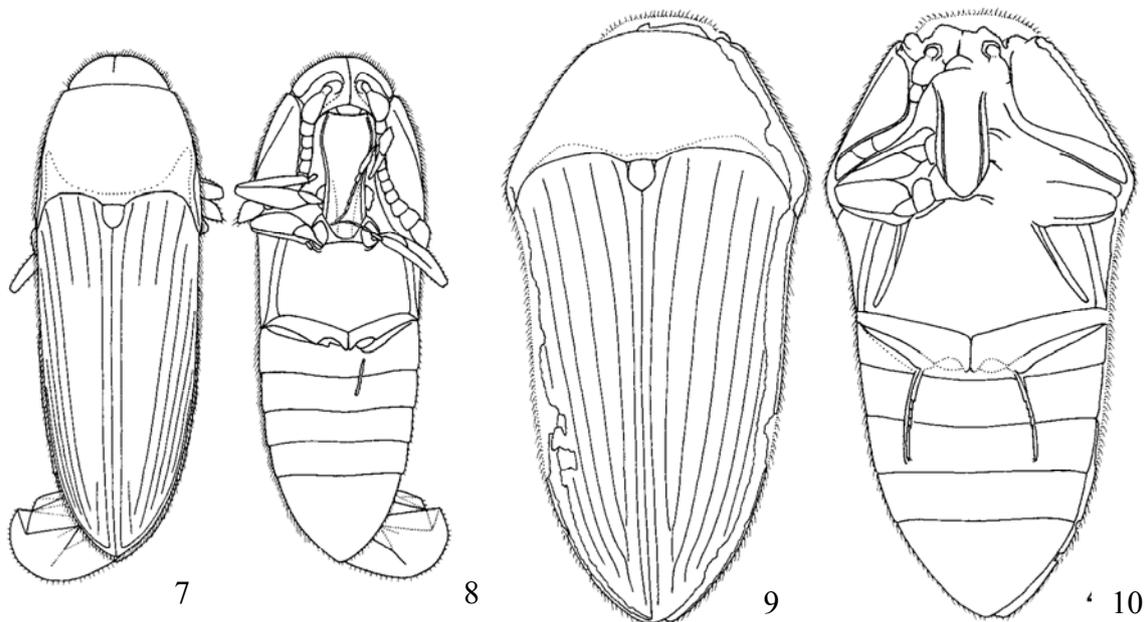


Рисунки 4–6 – Throscidae, эдегус (4), средняя голень и лапка самца (5, 6)
4 – *Trixagus dermestoides* (Linnaeus) (по Burakowski, 1975 с изменениями, затемнены сросшиеся с фаллобазой основания парамер); 5 – *Aulonothroscus laticollis* (Rybiński);
6 – *A. dilatatus* (Reitter).

4 КЛАССИФИКАЦИЯ СЕМЕЙСТВ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE, СВЕДЕНИЯ ОБ ИХ ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ

В первом подразделе главы проанализирована степень варибельности морфологических структур внутри каждого из изученных четырех семейств с целью определения их пригодности для диагностики. Для каждого семейства отдельно рассмотрены признаки головы с ротовыми органами, груди, надкрылий, ног, брюшка и гениталий с прегенитальными брюшными сегментами. Для родов семейства Brachypsectridae предложены новые признаки, пригодные для диагностики, такие как строение лба и антеннальных ямок, число антенномеров и их форма, форма мандибул, характер опушения брюшных вентритов, а также скульптура переднеспинки и надкрылий. Вместе с тем, строение прококс, форма прококсальных впадин, а также свободные брюшные вентриты характерны для всех представителей этого семейства. Показано, что вторичнополовые признаки строения средних лапок у самцов рода *Aulonothroscus* могут быть использованы для диагностики как видов, так и, по-видимому, для выделения внутривидовых групп в этом роде (рисунки 5, 6).

Второй подраздел посвящен обсуждению интерпретаций положения изученных семейств в системе и их филогенетических связей в отряде жесткокрылых. Приведен обзор современных представлений о составе исследуемых групп и взаимоотношениях между ними, кратко разобраны и филогенетические построения, затрагивающие указанные семейства, результаты которых, в целом, достаточно противоречивы. Третий подраздел главы обобщает современные представления о таксономической структуре каждого из изученных четырех семейств в объеме современной мировой фауны.



Рисунки 7–10 – представители семейства Throscidae из ливанского нижнемелового янтаря, общий вид.

7, 8 – *Potergosoma gratiosa* A. Kovalev et Kirejtshuk; 9, 10 – *Rhomboaspis laticollis* A. Kovalev et Kirejtshuk.

Последний подраздел главы посвящен анализу палеонтологических сведений по изученным группам, обсуждается положение ряда вымерших таксонов в системе. В рамках работы над диссертацией из ливанского нижнемелового янтаря были изучены и описаны древнейшие представители семейства Throscidae (*Potergosoma gratiosa* A. Kovalev et Kirejtshuk и *Rhomboaspis laticollis* A. Kovalev et Kirejtshuk) (рисунки 7–10) и обнаружено ещё несколько видов, оставшихся пока неописанными. Нахождение в ливанском нижнемеловом янтаре значительного числа видов тросцид указывает на ещё более раннее возникновение этой группы, чем считалось ранее, а также на разнообразие этой группы в нижнем мелу. Обобщенные сведения о находках ископаемых жесткокрылых надсемейства Elateroidea в доплейстоценовых захоронениях представлены в виде таблицы (Таблица 1).

Таблица 1

Жуки надсемейства Elateroidea, известные в доплейстоценовых захоронениях

Таксоны	Мезозой (MZ)								Кайнозой (KZ)				
	Триас (T)			Юра (J)			Мел (K)		Палеоген (P)			Неоген (N)	
	Нижний триас (T ₁)	Средний триас (T ₂)	Верхний триас (T ₃)	Нижняя юра (J ₁)	Средняя юра (J ₂)	Верхняя юра (J ₃)	Нижний мел (K ₁)	Верхний мел (K ₂)	Палеоцен (P ₁)	Эоцен (P ₂)	Олигоцен (P ₃)	Миоцен (N ₁)	Плиоцен (N ₂)
Artematopodidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	?	?	?
Cerophytidae	-	-	-	+	+	+	+	+	?	?+	?	?	?
Throscidae	-	-	-	-	-	-	+	?+	+	+	+	?	?
Eucnemidae	-	-	-	-	-	-	?+	?+	+	+	+	?	?
Brachypsectridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	?
Praelateriidae	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Elateridae	-	-	?+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	?

5 ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ДЛЯ СЕМЕЙСТВ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Глава включает оригинальные определительные таблицы палеарктических семейств надсемейства Elateroidea, а также значительно обновленные определительные таблицы родов семейства Eucnemidae фауны Палеарктики, а также определительные таблицы родов и видов семейств Cerophytidae, Throscidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных стран. При этом диагностические признаки для многих таксонов существенно ревизованы. Всего в определительные таблицы включены 48 таксонов родовой и подродовой группы и 31 таксон видовой группы.

6 ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Глава посвящена обзору распространения изученных семейств в фауне России и сопредельных стран, каждое из семейств рассмотрено отдельно. Распространение видов рассмотрено на основе схемы биогеографического районирования А.Ф. Емельянова. Ввиду редкости в сборах большинства представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, этот обзор носит лишь предварительный характер. Однако, даже предварительный анализ географического распространения показывает, что виды, развитие которых связано с древесной растительностью, тяготеют, главным образом, к Европейской и Стенопейской неморальным областям, и иногда образуют восточно-западные комплементарные пары или группы схожих видов, которые могли образоваться в результате разрыва единого пояса широколиственных лесов в плиоцене, разделившего неморальные фауны Западной и Восточной Палеарктики. Виды, связанные с открытыми ландшафтами, распространены преимущественно в областях Тетийского подцарства. В связи с этим, семейство Throscidae, где большинство палеарктических представителей связано, по-видимому, с почвой, обнаруживает наибольшее видовое многообразие в пределах Тетийского подцарства, а семейство Eucnemidae, подавляющее большинство представителей которого связано в развитии с древесиной, представлено наибольшим числом видов в Ортрийской и Стенопейской областях Палеарктики.

7 БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕЙСТВ CEROPHYTIDAE, THROSCIDAE, EUCNEMIDAE И BRACHYPSECTRIDAE, ИХ ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В этой главе обобщена информация о преимагинальном развитии, а также поведенческих и экологических особенностей представителей каждого из изученных четырех семейств. Большинство представителей изученных семейств в той или иной мере связано с древесно-кустарниковой растительностью, а их личинки, по-видимому, отличаются высокой требовательностью к определенному типу разложения древесины и, как следствие, к составу грибных сообществ, а также, вероятно, и сообществ микроорганизмов, присущих определенному типу разложения.

Кроме того, обсуждается хозяйственное значение, возможное в результате жизнедеятельности представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, которое, по-видимому, совсем незначительно ввиду редкости большинства представителей указанных четырех семейств. Однако многие представители этих семейств встречаются преимущественно в биоценозах, мало затронутых деятельностью человека, и вследствие этого они могут служить надежными индикаторами состояния этих биоценозов, что может быть использовано при экологическом мониторинге.

Список видов, установленных в современной фауне России и сопредельных территорий (из Приложения А)

Жирным шрифтом выделены виды, отмеченные на территории России, звездочкой (*) отмечены виды, впервые приведенные для российской фауны.

Семейство Cerophytidae Latreille, 1834

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Cerophytum elateroides</i>
Latreille, 1809 | 2. <i>Cerophytum japonicum</i> Sasaji, 1999 |
|---|---|

Семейство Throscidae Laporte de Castelnau, 1840

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Aulonthroscus brevicollis</i>
(Bonvouloir, 1859) | 15. <i>Trixagus elateroides</i> (Heer, 1841) |
| 2. * <i>Aulonthroscus dilatatus</i>
(Reitter, 1901) | 16. <i>Trixagus exul</i> (Bonvouloir, 1859) |
| 3. <i>Aulonthroscus laticollis</i>
(Rybiński, 1897) | 17. <i>Trixagus gracilis</i> Wollaston, 1854 |
| 4. <i>Aulonthroscus longulus</i>
(J. Weise, 1879) | 18. <i>Trixagus leseigneuri</i> Muona, 2002 |
| 5. <i>Aulonthroscus maximus</i> (Pic, 1938) | 19. <i>Trixagus meybohmi</i>
Leseigneur, 2005 |
| 6. * <i>Aulonthroscus</i> sp. 1 | 20. <i>Trixagus micado</i> Reitter, 1921 |
| 7. <i>Aulonthroscus</i> sp. 2 | 21. <i>Trixagus niger</i> (Gebler, 1830) |
| 8. <i>Trixagus asiaticus</i> (Bonvouloir, 1859) | 22. <i>Trixagus obtusus</i> (Curtis, 1827) |
| 9. <i>Trixagus atticus</i> Reitter, 1921 | 23. <i>Trixagus orientalis</i>
(Bonvouloir, 1859) |
| 10. <i>Trixagus bachofeni</i> (Reitter, 1905) | 24. <i>Trixagus ovalis</i> Reitter, 1921 |
| 11. <i>Trixagus baluchicus</i>
A. Kovalev, 2012 | 25. <i>Trixagus perversus</i> (Cobos, 1963) |
| 12. <i>Trixagus carinifrons</i>
(Bonvouloir, 1859) | 26. <i>Trixagus rougeti</i> (Fauvel, 1885) |
| 13. <i>Trixagus dermestoides</i>
(Linnaeus, 1767) | 27. <i>Trixagus schenklingi</i> Reitter, 1921 |
| 14. <i>Trixagus davalii</i> (Bonvouloir, 1859) | 28. <i>Trixagus turgidus</i> (Hisamatsu, 1985) |
| | 29. <i>Trixagus turkestanus</i> Reitter, 1921 |
| | 30. * <i>Trixagus</i> sp. 1 |
| | 31. * <i>Trixagus</i> sp. 2 |
| | 32. <i>Trixagus</i> sp. 3 |

Семейство Eucnemidae Eschscholtz, 1829

- | | |
|--|--|
| 1. <i>Anelastes barbarus</i> P. H. Lucas, 1846 | 3. <i>Phyllocerus elateroides</i>
(Ménétries, 1832) |
| 2. <i>Phyllocerus diversicornis</i> Pic, 1905 | |

4. *Phyllocerus ghilarovi*
Gurjeva et Valiakhmedov, 1980
5. *Phyllocerus longipennis* Ferrari, 1869
6. *Phyllocerus oreadis* Wurst, 1996
7. *Otho nipponicus* Fleutiaux, 1923
8. *Otho sphondyloides* (Germar, 1818)
9. *Balistica elongata* Fleutiaux, 1923
10. *Clypeorhagus clypeatus*
(Hampe, 1850)
11. *Clypeorhagus nigrinus*
(Hisamatsu, 1960)
12. *Clypeorhagus towadensis* (Hisamatsu,
1960)
13. *Farsus ainu* Fleutiaux, 1923
14. *Farsus dubius*
(Piller et Mitterpacher, 1783)
15. *Fryanus japonicus* Hisamatsu, 1957
16. **Microrhagus (Dichodirhagus) sp.*
17. *Microrhagus (Emyirhagus) emyi*
Rouget, 1856
18. *Microrhagus (Emyirhagus)*
mystagogus (Fleutiaux, 1923)
19. *Microrhagus (Emyirhagus)*
nuristanicus A. Kovalev, 2013
20. *Microrhagus (Microrhagus)*
foveolatus (Fleutiaux, 1923)
21. *Microrhagus (Microrhagus) lepidus*
Rosenhauer, 1847
22. *Microrhagus (Microrhagus)*
pectinicornis (Hisamatsu, 1960)
23. *Microrhagus (Microrhagus)*
pygmaeus (Fabricius, 1792)
24. **Microrhagus (Microrhagus)*
ramosus Fleutiaux, 1902
25. *Microrhagus (Microrhagus) sibiricus*
(Iablokoff-Khnzorian, 1975)
26. **Entomophthalmus kirejtshuki*
A. Kovalev, 2013
27. *Entomophthalmus miyatakei*
(Hisamatsu, 1955)
28. *Dirrhagofarsus attenuatus*
(Mäklin, 1845)
29. *Dirrhagofarsus ferrugineus*
(Reitter, 1889)
30. *Dirrhagofarsus lewisi*
(Fleutiaux, 1900)
31. *Dirrhagofarsus modestus*
(Fleutiaux, 1923)
32. *Rhagomicrus marginatus* (Fleutiaux,
1923)
33. *Rhacopus olexai* (Hisamatsu, 1963)
34. *Rhacopus sahlbergi*
(Mannerheim, 1823)
35. *Sarpedon atratus* Fleutiaux, 1923
36. *Hylis cariniceps* (Reitter, 1902)
37. *Hylis foveicollis*
(C. G. Thomson, 1874)
38. *Hylis harmandi* (Fleutiaux, 1923)
39. *Hylis japonicus* (Fleutiaux, 1902)
40. *Hylis matthiesseni* (Reitter, 1906)
41. *Hylis olexai* (Palm, 1955)
42. *Hylis procerulus*
(Mannerheim, 1823)
43. *Hylis yoshidai* (Nakane, 1987)
44. *Hylis* sp.
45. *Epiphanis cornutus*
Eschscholtz, 1829
46. *Hylochaes cruentatus*
(Gyllenhal, 1808)
47. *Hylochaes harmandi*
Fleutiaux, 1900
48. *Isorhipis banghaasi* (Reitter, 1899)
49. *Isorhipis foveata* Hisamatsu, 1955
50. *Isorhipis marmottani*
(Bonvouloir, 1871)
51. *Isorhipis melasoides*
(Laporte de Castelnau, 1835)
52. *Isorhipis minuta*
L. N. Medvedev, 1970
53. *Isorhipis nigriceps*
(Mannerheim, 1823)
54. *Isorhipis potanini* (Semenov, 1891)
55. *Melasis buprestoides*
(Linnaeus, 1761)
56. *Melasis japonica* Hisamatsu, 1963
57. *Melasis sachalinensis*
Suzuki et Lucht, 1983
58. *Bioxylus bidentatus*
(Hisamatsu, 1956)
59. **Bioxylus galloisi* Fleutiaux, 1923
60. *Bioxylus japonensis*
(Fleutiaux, 1900)
61. *Bioxylus natsumiae*
A. Watanabe, 2009
62. *Bioxylus personatus* Mamaev, 1976
63. *Bioxylus pilosellus* Hisamatsu, 1959

64. *Bioxylus shimoyamai*
Hisamatsu, 1959
65. *Bioxylus similis* Hisamatsu, 1985
66. *Proxyllobius galloisi* Fleutiaux, 1923
67. *Proxyllobius helleri* Fleutiaux, 1900
68. *Proxyllobius longicornis*
Hisamatsu, 1958
69. *Xylophilus ainu* (Fleutiaux, 1923)
70. *Xylophilus corticalis* (Paykull, 1800)
71. *Xylophilus leseigneuri* Olexa, 1960
72. *Xylophilus minimus*
(Hisamatsu, 1959)
73. *Xylophilus rufomarginatus*
(Fleutiaux, 1923)
74. *Xylophilus talyschensis* Olexa, 1969
75. *Xylophilus testaceus* (Herbst, 1806)
76. *Xylophilus ussuriensis*
(Mamaev, 1976)
77. *Euryptychus konigi* (Reitter, 1885)
78. *Euryptychus lewisi* Fleutiaux, 1923
79. *Euryptychus vicinus* Fleutiaux, 1923
80. *Dromaeolus barnabita*
(A. Villa et J. B. Villa, 1838)
81. *Dromaeolus brevipes*
Fleutiaux, 1923
82. *Dromaeolus gracilicornis*
Roubal, 1912
83. **Dromaeolus japonensis*
Fleutiaux, 1923
84. *Dromaeolus lewisi* Fleutiaux, 1923
85. *Dromaeolus maronita*
(Bonvouloir, 1871)
86. *Dromaeolus nipponensis*
Fleutiaux, 1923
87. *Dromaeolus rufulus* Fleutiaux, 1923
88. *Asiocnemis morawitzi*
(Semenov, 1891)
89. *Fornax consobrinus*
Hisamatsu, 1963
90. *Fornax hisamatzui*
Mamaev, 1976
91. *Fornax lewisi* Fleutiaux, 1923
92. *Fornax nipponicus* Fleutiaux, 1923
93. *Fornax victor* Fleutiaux, 1923
94. *Heterotaxis nipparensis*
Hisamatsu, 1957
95. *Thambus frivaldszkyi*
Bonvouloir, 1871
96. *Torigaia bicolor*
Hisamatsu et Satô, 1959
97. *Nematodes filum* (Fabricius, 1801)
98. *Dyscharachthis amplicollis*
(Fleutiaux, 1923)
99. *Eucnemis capucina* Ahrens, 1812
100. *Eucnemis zaitzevi* Mamaev, 1976
101. *Poecilochrus japonicus*
Fleutiaux, 1923

Семейство Brachypsectridae Horn, 1881

1. *Brachypsectra kadleci* Hájek, 2010
2. Gen. sp. 1
3. Gen. sp. 2

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведено специальное исследование семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных стран, рассматриваемых в составе надсемейства Elateroidea, в результате которого на исследуемой территории было обнаружено два вида церофитид одного рода, 32 вида тросцид двух родов, 101 вид эукнемид из 32 родов и три вида брахипсектрид двух родов. В их числе четыре вида семейства Eucnemidae и пять видов семейства Throscidae, а также один род семейства Brachypsectridae с двумя видами оказались новыми для науки [Ковалев, 2012б, 2013; Kovalev, 2013]. Фауна России включает два вида семейства Cerophytidae, 22 вида семейства Throscidae и 58 видов семейства Eucnemidae. Для видов изученных семейств подготовлен аннотированный список,

который включает в себя данные по распространению и биологии, а также таксономические замечания.

Обнаружение второго рода семейства Brachypsectridae с двумя видами и исследование особенностей строения его видов позволило предложить новый диагноз этого семейства. На основании изучения типовых экземпляров и первоописаний, установлено, что одно родовое, одно подродовое и 11 видовых названий, предложенных для представителей палеарктической фауны, являются синонимичными. Для пяти видов уточнено положение в системе и для них предложена новая родовая принадлежность, для двух видов обозначены лектотипы. Также в ходе работы была устранена омонимия и предложены новые названия для двух родов семейства Eucnemidae неотропической фауны [Otto, Kovalev, 2013]. Разработаны определительные таблицы для таксонов родовой группы указанных четырех семейств современной фауны Палеарктики, включающие 48 родов и подродов, а также определительные таблицы для 31 вида семейств Cerophytidae, Throscidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных территорий.

В рамках подготовки настоящей работы изучены ископаемые представители сем. Throscidae, среди которых описаны два новых монотипичных рода из ливанского мелового янтаря (*Potergosoma gratiosa* и *Rhomboaspis laticollis*) и выявлены по меньшей мере еще три неописанных рода, что свидетельствует о значительном разнообразии этого семейства в позднемезозойских фаунах [Kovalev et al., 2013]. Описан также один вид рода *Trixagus* (*T. majusculus*) из французского нижнеэоценового янтаря Уаз [Kovalev et al., 2012]. Составлен каталог всех ископаемых представителей семейств Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae и Brachypsectridae, известных к настоящему моменту.

Проведено морфологическое сравнение, на основе которого осуществлен анализ структурных особенностей имаго и сформулированы диагностические признаки изученных таксонов, в том числе найдены новые признаки, пригодные для диагностики некоторых родов и видов [Ковалев, 2014а, б, в, г]. Предложена новая гомологизация структур эдеагуса Throscidae, согласно которой предполагается, что фаллобаза у представителей этого семейства срастается с базальной частью парамер, а к базальной части парамер подвижно причленены вершинные лопасти парамер, ранее трактуемые как парамеры [Ковалев, 2014г].

Впервые обобщены и в значительной мере дополнены данные о распространении изученных семейств на территории России и сопредельных стран. Представители семейства Throscidae на этой территории наиболее разнообразны в пределах Тетийского подцарства, а центр многообразия семейства Eucnemidae находится в Стенопейской и Ортрийской областях.

ВЫВОДЫ

1. В фауне России и сопредельных стран выявлено 2 вида семейства Cerophytidae, 32 вида семейства Throscidae, 101 вид семейства Eucnemidae и 3 вида Brachypsectridae, из которых четыре вида семейства Eucnemidae, пять видов семейства Throscidae, а также один род семейства Brachypsectridae с двумя видами оказались новыми для науки.

2. На основе анализа строения особенностей имаго получены новые морфологические данные по семействам Throscidae и Brachypsectridae, а также по

трибе Xylobiini (Eucnemidae), предложены новые диагностические признаки для родов и видов семейства Brachypsectridae, а также для видов рода *Aulonothroscus*.

3. В результате исследования видов нового рода предложен расширенный диагноз семейства Brachypsectridae.

4. Составлены определительные таблицы для 48 родов и подродов всех изученных семейств, а также определительные таблицы для 31 вида семейств Cerophytidae, Throscidae и Brachypsectridae фауны России и сопредельных территорий.

5. Семейство Throscidae установлено в нижнемеловых захоронениях, где оно представлено формами, обнаруживающими признаки обеих рецентных триб этого семейства. Это позволяет предположить более раннее возникновение этой группы, чем считалось ранее.

6. Анализ распространения изученных групп обнаруживает западно- и восточнопалеарктические центры многообразия семейств Eucnemidae и Throscidae. Семейство Throscidae наиболее богато представлено в пределах Тетийского подцарства, а Eucnemidae – в Ортрийской и Стенопейской областях.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации из перечня рецензируемых научных изданий, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертации

Ковалев, А.В. Новый вид рода *Trixagus* Kugelann, 1794 (Coleoptera, Throscidae) из Ирана / А.В. Ковалев // Энтомологическое обозрение. – 2012а. – Т. 91, вып. 1. – С. 95–98.

Kovalev, A.V. New species of the genus *Trixagus* Kugelann, 1794 (Coleoptera: Throscidae) from the Lowermost Eocene amber of Oise (France) / A.V. Kovalev, A.G. Kirejtshuk, A. Nel // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2012. – Vol. 316, no. 1. – P. 83–88.

Kovalev, A.V. Two new species of the tribe Dirhagini (Coleoptera: Eucnemidae) from Palaearctic region / A.V. Kovalev // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2013. – Vol. 317, no. 3. – P. 268–274.

Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах научных конференций

Ковалев, А.В. Особенности распространения жуков семейства Throscidae (Coleoptera) фауны России и сопредельных территорий / А.В. Ковалев // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 27 авг. – 1 сент. 2012 г.). – СПб: Русское энтомологическое общество, 2012б. – С. 190.

Ковалев, А.В. Новые материалы к познанию семейства Brachypsectridae (Coleoptera) / А.В. Ковалев // Отчетная научная сессия ФГБУН ЗИН РАН по итогам работ 2012 г.: тезисы докладов (9–11 апр. 2013 г.). – СПб: Зоологический институт РАН, 2013. – С. 18–19.

Kovalev, A.V. The oldest representatives of the family Throscidae (Coleoptera: Elateriformia) from the Lower Cretaceous Lebanese amber / A.V. Kovalev, A.G. Kirejtshuk, D. Azar // Cretaceous Research. – 2013. – Vol. 44. – P. 157–165.

Otto, R.L. New group names for two genera within Eucnemidae (Coleoptera) / R.L. Otto, A.V. Kovalev // The Coleopterists bulletin. – 2013 – Vol. 67, no. 4. P. 600–601.

Электронные публикации

Ковалев, А.В. Брахипсектриды (Brachypsectridae) / А.В. Ковалев // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи [Электронный ресурс]; разработка и поддержка Зоологического института РАН. – СПб, 2014а. – URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/incobp.htm> (11.02.2014)

Ковалев, А.В. Древоеды (Eucnemidae) / А.В. Ковалев // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи [Электронный ресурс]; разработка и поддержка Зоологического института РАН. – СПб, 2014б. – URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/incoeu.htm> (11.02.2014)

Ковалев, А.В. Лжещелкуны (Throscidae) 2014в / А.В. Ковалев // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи [Электронный ресурс]; разработка и поддержка Зоологического института РАН. – СПб, 2014в. – URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/incoth.htm> (11.02.2014)

Ковалев, А.В. Церофитиды (Cerophytidae) / А.В. Ковалев // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи [Электронный ресурс]; разработка и поддержка Зоологического института РАН. – СПб, 2014г. – URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/incocr.htm> (11.02.2014)