

А. А. Рихтер

О жилковании надкрылий жуков ¹

(С 17 рис.)

A. A. Richter

On the elytral venation of Coleoptera

(With 17 figs.)

Исследование надкрылий жуков мною было начато, как разработка небольшой подсобной темы при выборе системы, наилучше отвечающей филогении семейства жуков-златок (*Buprestidae*). Так как изучение жилкования одной задней пары крыльев—одного из наиболее существенных филогенетических признаков—недостаточно для суждения о филогении этой группы, даже если рассматривать его в связи с другими признаками, что ясно из работы Good'a, специально этому посвященной, естественно было обратить внимание на строение передней пары крыльев. Однако, решить вопрос о применимости строения надкрылий и жилкования, как основного в их строении признака, к систематике семейства *Buprestidae* оказалось невозможным без рассмотрения этого вопроса относительно отряда жуков (*Coleoptera*) в целом.

Эта работа вызвала живой отклик со стороны энтомологов Зоологического Института Академии Наук СССР, которым я глубоко благодарен за оказанную мне часто очень существенную поддержку. А. П. Семенов-Тянь-Шанский, А. Н. Рейхардт и Д. А. Оглоблин давали мне не раз весьма важные указания по систематике жуков и литературе; А. В. Мартынов, подходивший к вопросу жилкования надкрылий со стороны палеонтологии жуков, взял на себя труд руководить моей работой, за что я ему особенно благодарен.

Так как мною был исследован большею частью сухой коллекционный материал, и только в некоторых случаях надкрылья куколок, то не пришлось касаться сравнительной онтогении жилкования надкрылий большинства групп жуков, а также гистологической структуры надкрылий. Эта сторона дела, совершенно необходимая, потребует дальнейшей длительной разработки, так как зависит от наличия нужных стадий развития часто редких объектов.

Задачи настоящей статьи следующие: 1) краткий обзор исследований, посвященных надкрыльям жуков и существенных для суждения об их жилковании и эволюции, 2) обоснование единой рациональной номенклатуры эле-

¹ Из Зоологического Института Акад. Наук СССР.

ментов строения надкрылий, имеющих отношение к их жилкованию, путем сравнения этого жилкования с жилкованием передних крыльев соседних отрядов насекомых и, наконец, 3) краткий обзор различных направлений изменения надкрылий в различных группах жуков, основанный на громоздкой работе по сравнительному изучению строения надкрылий большинства семейств жуков, сделанной в 1934—1935 годах. Результаты последней работы полностью не могут быть приведены здесь.

I. Краткий исторический очерк исследования надкрылий

Линней дал жукам вместе с некоторыми другими насекомыми название *Coleoptera*, определив их как насекомых с грызущими ротовыми частями и надкрыльями, покрывающими крылья: „*elytra alas tegentia*“. Так как надкрылья у жуков, так же как и у других насекомых, вошедших в *Coleoptera* Линнея (*Dermaptera*, *Blattodea*, *Orthoptera*) отвечают по своему положению, а часто и по строению, передней паре крыльев других насекомых, то сомнения в их гомологии передним крыльям (крыльям среднегрудки) возникали лишь у немногих исследователей и, кажется, только в отношении жуков, при чем доводы, которыми эти сомнения подкреплялись, были совершенно неосновательны, и уже опровергнуты работами, выяснившими строение и развитие надкрылий. Таково, например, утверждение Мепперта (1886) о соответствии надкрылий жуков *tegulae* и *paraptera*, и соответствии передних крыльев насекомых *alulae* надкрылий жуков, бессмысленное с точки зрения онтогении этих органов, как особенно хорошо показал Tower, и со стороны трахеации, выясненной еще до Мепперта. Против гомологизации *alulae* передним крыльям возражал Sharp (1896), нашедший подобные им образования на передних крыльях *Neuroptera*.

Можно считать, что изучение надкрылий жуков начал Deschamps (1845), который, рассматривая их как передние крылья, нашел в них три продольных трахейных ствола с мелкими ответвлениями так же как и Swammerdam (1752), описал их поверхностную структуру и микроскопическое строение, а также экстрагировал из них пигменты подобно тому, как это делал Odier (1821).

Следующая работа о надкрыльях жуков принадлежит Heer'y (1847). Основываясь на строении надкрылий *Buprestidae* и сравнивая их с представителями других семейств (*Elateridae*, *Scarabaeidae*, *Silphidae* и т. д.), он нашел, что нечетные промежутки между точечными бороздками надкрылий, имеющих 10 бороздок, соответствуют 6 основным жилкам задних крыльев жука, жилкование которых, как он говорит, „есть ключ к закону расположения килей, бороздок и точечных рядов на надкрыльях жуков“. Он обозначил эти нечетные промежутки, как „*plagae*“ и присвоил им названия, соответствовавшие принятой тогда терминологии жилкования крыльев по Kirby; обозначения эти приведены ниже в таблице интерпретации жилок надкрылий: Четные промежутки „*areae*“ между точечными бороздками Heer считал гомологичными полям между жилками крыла; соответственно этому, точечные бороздки ограничивали жилки от полей между ними. Этим исследователем, нуждавшимся в сравнительном изучении надкрылий жуков для палеонтологических целей, отмечены также случаи увеличения и уменьшения числа точечных бороздок (*Carabidae*, *Elateridae*).

Выводы Heer'a были подтверждены в 1848 г. Erichson'ом, который установил, что в „plagae“ Heer'a имеются трахеи; это еще больше укрепило гипотезу о соответствии „plagae“ жилкам крыла.

В описательной энтомологии того времени эти работы учтены не были и, касаясь структуры надкрылий, исследователи обычно ограничивались счетом точечных бороздок или соответствующих промежуткам между ними образований без гомологизации их у различных форм. Случаи сложного строения надкрылий именно последним путем были разобраны, например, Kraatz'em (1878), который описывал надкрылья *Carabus* и обозначал первичными, вторичными и третичными элементы структуры их поверхности при последовательном ее усложнении.

Kolbe (1886) высказался в пользу гомологии промежутков между точечными бороздками надкрылий жилкам крыльев; наиболее полно взгляды его, в основном совпадающие со взглядами Adolph'a, изложены в его „Введении в изучение насекомых“ (1893).

Adolph (1889) опубликовал протокол своего доклада 1884 года, в котором он излагал свои мысли о том, что совокупность килей и промежутков между точечными бороздками надкрылий жуков сводима к жилкованию крыльев других насекомых. Он исходит от представителей сем. *Lycidae* (рис. 1), как форм, наиболее примитивных по строению надкрылий, считая шесть основных продольных жилок их надкрылий гомологичными

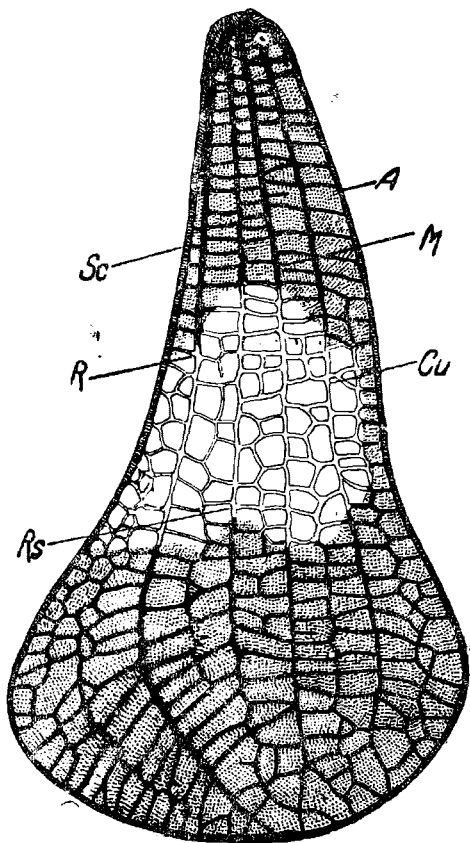


Рис. 1.

нечетным промежуткам, содержащим трахеи. Происхождение точечных бороздок им объясняется расширением жилок промежуточной сети до того, что на месте-ях между жилками остаются только два ряда точковидных углублений. Таким образом, промежуточные между главными (вторичные у Kraatz'a) ребра образованы, по Adolph'y, сетью промежуточных жилок.

Hoffbauer (1892) обратил главное внимание на анатомию и гистологию надкрылий у куколки и неокрашенного imago, и особенно на строение железок, очень разнообразных и многочисленных, как он показал, на надкрыльях жуков. Основную роль в укреплении конструкции надкрылий, по Hoffbauer'y играют хитиновые столбики, развивающиеся под точками

на верхней поверхности надкрылий и соединяющие их верхний и нижний хитиновые покровы.

Verhoeff (1897) различал в надкрылье жука шесть главных трахейных стволов, обозначенных им, начиная с наружного края надкрылья, как показано в таблице интерпретаций. Между трахеями он в обычных простейших случаях различал два ряда столбиков (*Flügeldeckensäulen*); таких рядов и точечных бороздок он насчитывал 10. Этот автор исследовал и нижнюю сторону надкрылий и установил соответствие строения их нижней и верхней стороны. Промежутки между рядами столбиков, не содержащие трахей, он обозначал как межколонковые полосы (*Intercolumnalstreifen*). Verhoeff уже не гомологизировал промежутки между бороздками, содержащие трахеи, жилкам крыла, но дал им особые названия.

Работа Krüger'a (1898) очень важна для понимания жилкования надкрылий тем, что им подробно сопоставлено онтогенетическое развитие надкрылья и заднего крыла жуков, имеющих надкрылья с точечными бороздками (*Tenebrio molitor*, *Liliocercis meridigera*, *Crioceris asparagi*). Первые стадии развития обоих пар крыльев у жуков по Krüger'у идентичны. Различия в их развитии наступает тогда, когда зачатки крыльев у личинки становятся толще надкрылий; в надкрыльях при этом происходит сближение верхней и нижней стенок крылового мешка, задерживающееся несколько в крыльях. В стадии куколки в надкрылье происходит редукция вентрального слоя и разделение срединной пластинки (образовавшейся в предыдущей стадии в обоих парах крыльев и заключающей в себе клетки) на две, верхнюю и нижнюю, чего в крыльях не происходит. Затем резко уменьшается толщина заднего крыла, принимающего с соприкосновением верхнего и нижнего слоев свое окончательное строение. Надкрылья при этом отстают от крыла в постепенном освобождении от клеточных элементов. Полость, образованная разделением срединной пластинки надкрылий, отделяет ее верхний и нижний слой друг от друга и соединяется с полостью тела, образуя дефинитивную полость надкрылий, не гомологичную, по мнению Krüger'a, первичной полости крылового выпячивания. Таким образом, данные Beauregard (1885) о составе надкрылий жука из двух внешних пластинок, из которых верхняя окрашена, и двух внутренних, получили объяснение. Далее, уже у молодого *imago* формирование надкрылий заканчивается развитием столбиков (*Querbrücken*, *Säulen*, *columnellae*), закладывающихся на месте бывших уже ранее складок верхнего слоя и достигающих нижнего, соединяя их вместе. Из этого Krüger делает вывод, что переднее крыло жука не есть первичное крыло, остановленное в развитии затвердением на низшей стадии, но крыло, отличающееся от заднего способом развития, в связи с изменением его функций. Надкрылья жуков, по Krüger'у, жилкования не имеют.

В том же году Comstock и Needham также рассмотрели развитие жилкования надкрылий и крыльев куколок жуков. Исследование куколок *Cerambycidae* и *Coccinellidae* убедило авторов в гомологии надкрылий передним крыльям. Однако, интерпретация трахей в надкрыльях куколок *Cerambycidae* у этих авторов неверна, это позже было исправлено Kühn e.

Tower (1903), исследуя индивидуальное развитие крыльев насекомых, пришел к следующим главнейшим выводам. Крылья насекомых развиваются из дегенерировавших дисков дыхалец соответственных сегментов, как доказал Verson в 1890 г. относительно бабочек, но не из дорзальных продолжений *tergum'a*. Однако, автор отказывается от поддержки теории Müller'a

(1877), принятой Pappe'ом и Gegenbaur'ом о происхождении крыльев из трахейных жабр, основанной как раз на замене крыльями дыхалец средне- и заднегруди. Развитие обеих пар крыльев жуков Tower нашел вполне сравнимым с развитием крыльев других насекомых, однако, обе пары крыльев жуков отличаются чертами глубокой специализации, которая затемняет общую картину их развития и удлинняет или укорачивает отдельные его стадии. Жилкование также, как система органов чувств, скульптура и окраска (работа об окраске надкрылий жуков того же автора 1900 г.) обеих пар крыльев подверглась упрощению, при чем надкрылья развили толстый хитиновый покров сверху и столбики между верхним и нижним хитиновыми слоями. Эмбриональное развитие крыльев происходит сходно у *Heterometabola* и *Holometabola*; путь развития крыльев *Coleoptera* сходен с таковым у *Neuroptera* и никогда не показывает усложнений, встречающихся, например, у высших *Diptera*. Powell (1904) подтвердил правильность основных выводов Tower'a на развитии надкрылий и крыльев жуков короедов.

Якобсон (1905) писал, что „обычное жилкование крыльев насекомых заменено на надкрыльях (жуков) тремя трахейными стволами, расположение которых можно видеть в огромном большинстве случаев только на поперечных разрезах надкрылия. На верхней же поверхности их жилкование заметно только у немногих мягкопокровных жуков, напр., у *Arrhaphipterus*, у прочих жуков здесь можно найти самую разнообразную структуру“.

Handlirsch (1908) дал краткую и яркую характеристику строения надкрылий и крыльев жуков, основанную в значительной степени, повидимому, на работе Comstock и Needham. Он отмечает редукцию всех анальных жилок надкрылий, кроме первой, образующей задний край надкрылья редукцию С и М и отсутствие ветвления всех жилок. Жилкование надкрылий, проявляется по Handlirsch'у у жуков лишь онтогенетически.

Ganglbauer (1909) считал надкрылья, имеющие 10 бороздок, не только нормальными для жуков (как писал Heer), но и примитивно построенными, на том основании, что описанные Handlirsch'ем триасовые жуки имели уже такие надкрылья. Он указал также, что щетинконосные поры надкрылий *Carabidae* не имеют ничего общего с columellae, видимыми сверху надкрылий в виде точек, и рассмотрел подробно вопрос о строении надкрылий *Carabini*, связав элементы их сложной структуры с трахейными стволами, и сравнил их строение со строением надкрылий с 10 бороздками. Ограничение наличия жилкования в надкрыльях произошло, повидимому, из-за того, что Ganglbauer рассматривал только высоко специализованные по строению надкрылий формы.

Berlese (1909) считал надкрылья жуков передними крыльями, сходными с задними крыльями даже по способу сочленения со среднегрудью. В надкрыльях *Lucanus cervus* L. он изображал сочленовную часть, на которой различал бугорки соответственно различным жилкам. Jeannel впоследствии (1925) справедливо счел это недоказанным.

Shelford (1913) опубликовал заметку о трахеации надкрылий *Cicindelidae*¹. В этой заметке он устанавливает большую изменчивость прохождения трахей в надкрыльях исследованных им видов и сильное ветвление их. Обозначения

¹ Продолженную затем работой о трахеации надкрылий семейства *Cicindelidae*, вышедшей в 1915 году.

трахей, принятые им на основании работы Comstock и Needham, приведены в таблице интерпретаций.

Kühne (1915) подверг результаты работы Comstock и Needham критике, как противоречивые, что видно из их интерпретаций трахей куколок *Cerambycidae* (см. ту же таблицу). Однако, если выводы Kühne относительно трахей заднего крыла хорошо подтверждают правильность обозначений Handlirsch'a, то интерпретация трахей надкрылий не вполне правильна, хотя с отнесением M к задней группе трахей необходимо согласиться. Исследуя трахеацию надкрылий немногих форм из различных групп, Kühne естественно встретился со случаями редукции трахей, возможность которых была отмечена еще Verhoeff'ом, и, так как он этих случаев не учитывал, его интерпретация жилок надкрылий оказалась не везде правильной.

Comstock (1918) в сводке своих прежних работ не согласен с Krüger'ом в том, что надкрылья—не специализированные крылья, а отличные от крыльев образования. Он отмечает недостатки работ Shelford'a и Kühne, заключающиеся в том, что эти авторы не проследили в большинстве случаев базальные соединения трахей.

Работы Kremer'a (1917, 1920) можно оставить за пределами настоящего очерка, так как они содержат исследования природы окраски надкрылий *Coccinellidae*, так же как и работы Schulze (1913, 1915) о *Chrysomelidae*, и работы Teodoro (1920, 1922, 1924) по надкрыльям *Coccinellidae*, имеющие то же направление.

Jeannel (1925) положил в основу исследования надкрылий семейства *Carabidae* иннервацию. У мелких жуков нет полной трахеации надкрылий, но, в связи с присутствием на их надкрыльях чувствительных щетинок, они имеют сильные нервы. Jeannel, таким образом, использовал органы, параллельно трахеям проходящие по синусам крыла. Иннервация надкрылья, как и его трахеация, осуществлена двумя основными группами стволов. Передняя группа содержит эпиплевральный нерв и идущий сзади него нерв, ветвящийся под плечевым углом надвое; задняя группа составлена разветвлением одного ствола на три параллельные ветви. Интерпретация жилкования построена Jeannel'ем по этой иннервации очень оригинально. Едва ли можно доказать правильность основного утверждения автора, что надкрылья суть летательные крылья, модифицированные покровной функцией уже после специализации жилкования, подобной специализации его в заднем крыле; последняя сама возникла, повидимому, уже в связи с наличием надкрылий. Для интерпретации жилок надкрылий (см. таблицу) Jeannel принял схему жилкования заднего крыла d'Orchymont, (1921) неправильную из-за неучета трахеации, как это еще до работы Jeannel'я показал Forbes (1922). Отнесение M у жуков к жилкам, получающим трахеи и нервы от передней группы основано у Jeannel'я на, повидимому, ошибочной схеме Comstock и Needham'a и заставило этого автора сдвинуть всю интерпретацию жилок надкрылья вперед, что и оказалось соответствующим схеме d'Orchymont для заднего крыла, и представлениям о метаморфозе надкрылий из специализированных летательных крыльев. Сравнение жилкования надкрылий жуков с жилкованием передних крыльев *Psocidae* у Jeannel'я обосновано лишь внешним сходством и, повидимому, произвольно. Вторая часть этой работы содержит подробное описание групп чувствительных щетинок (series umbilicatae), расположенных по главным стволам жилок, на надкрыльях различных групп *Carabidae*, и описание формообразования поверх-

ности надкрылий *Carabus* и близких родов, изложенное с оригинальной точки зрения автора, против которой выступил Breuning (1926). Jeannel (1925) коснулся и строения надкрылий жуков водных семейств ряда *Caraboidea*.

Tillyard (1926) высказался о строении надкрылий жуков с одной стороны сходно с Adolph'ом и Kolbe, отмечая положение и роль точечных бороздок как остатков ячеек между жилками, с другой стороны считал настоящее жилкование надкрылий отмершим и утерянным, и замененным продольными ребрами. Существование остатков жилкования надкрылий Tillyard допустил, однако, у *Prionoplus* (*Cerambycidae*) (рис. 15), где их действительно трудно не заметить. Исходным для надкрылий жуков Tillyard считал жилкование надкрылий описанного им сперва как представителя *Homoptera* крыла *Permofulgor* из пермских отложений, сближаемого им с надкрыльями жуков, а именно с *Hydrophilidae* (описанных им из триасовых и пермских отложений) по наличию *alulae*. Близким к исходному жилкованию надкрылий жуков Tillyard признал также жилкование описанного им раньше (1924) надкрылья *Protocoleus* (*Protocoleoptera*) (рис. 2). Это послужило поводом для появления нескольких, касающихся этого нового отряда заметок — Lameere 1926; Forbes, 1928; Peyerimhoff, 1933. Однако, как и признает сам Tillyard, эта форма не может быть признана за одного из предков жуков. То же, повидимому, следует думать и о *Permofulgor*. Следует отметить, что *alulae*, по которым автор сближает эту форму с жуками, далеко не отвечают тому югальному придатку надкрылий, который обычно обозначается этим именем и прекрасно изображен в упомянутой работе Jeannel'я (*squame*; см. также рис. 13). Повидимому, по названию *alula* на рисунке Tillyard'а фигурирует нечто постороннее и принимать в расчет его можно только лишь с большой осторожностью.

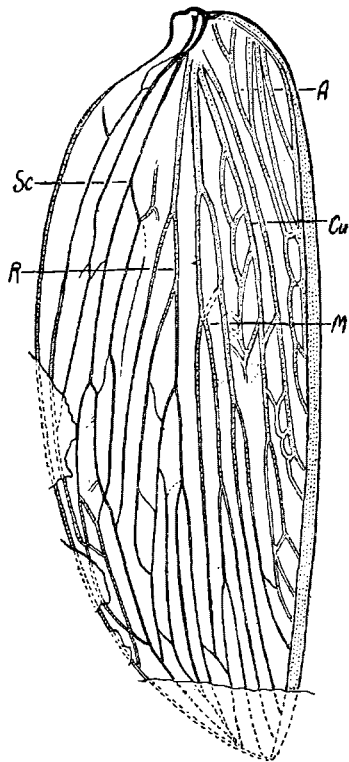


Рис. 2.

В 1930 году со стороны палеонтологии жуков к вопросу о жилковании надкрылий рецентных форм подошел А. В. Мартынов. Описанное им надкрылье *Perrhaphus venosus* из верхне-пермских отложений Татарии представляет гораздо больше интереса, чем описанные Tillyard'ом; в качестве возможного представителя примитивнейших форм жуков, жилкование этого надкрылья разобрано ниже. Автор сравнивает эту пермскую форму с рецентным жуком *Arrhaphipterus shelkovnikovi* Reitt. (*Rhipiceridae*) (рис. 15). Проведенная им при этом интерпретация жилок последнего дана в таблице интерпретаций. Мартынов считал возможным причислить *Perrhaphus* и к *Coleoptera*, и к *Protocoleoptera* Till., понимая это подразделение

„не как отдельный отряд, а как собственно более древнюю фазу эволюции разных групп современных жуков“. В другой статье Мартынов (1930a) отмечает присутствие жилкования на надкрыльях *Dytiscus*, которое особенно хорошо видно на недоокрашенных жуках. В работе 1932 г. тот же автор описал чрезвычайно важную для понимания жилкования надкрылий жуков верхне-пермскую форму *Sojanocoleus reticulatus* Mart. Жилкование этого надкрылья также разобрано в дальнейшем. Кроме того, в этой работе описаны надкрылья двух или одного вида насекомых, близких, повидимому, к *Protocoleoptera* Till. с плохо сохранившимся, однако, жилкованием, и надкрылья пермских жуков, два вида из которых отнесены автором к надсемейству *Cupedoidea*; интерпретация их жилкования также приведена в таблице. Находка надкрылья *Sojanocoleus* не была оценена ни Мартыновым, ни последующими авторами по достоинству, но с точки зрения, проведенной в настоящей работе, оно может служить той палеонтологической основой для интерпретации жилкования надкрылий рецентных жуков, на отсутствие которой жаловался Jeannel (1925), и за неимением которой Tillyard признал близким к жукам весьма сомнительное надкрылье *Permofulgor* и сравнительно далекое по жилкованию переднее крыло *Protocoleus*.

Работы Мартынова и отчасти Tillyard'a внесли существенно новое в изучение надкрылий жуков, именно, использование их жилкования для филогенетических целей в масштабах отряда и его взаимоотношений с другими отрядами насекомых, чем было показано крупное значение изучения жилкования надкрылий. Однако необходимость учета жилкования надкрылий жуков не понята, повидимому, и до сих пор. Sprung (1932) изучая строение надкрылий *Carabidae*, совершенно игнорировал жилкование и обращал внимание исключительно на микроскопическую структуру их хитиновых покровов.

Zeuner (1933), описав из нижне-пермских отложений под названием *Blattocoleus* остатки, напоминающие надкрылья тараканов в такой же мере как и *Protocoleus* Till., решил немедленно привести в ясность трудный вопрос о происхождении жуков. Его статья с громким названием „Stammesgeschichte der Käfer“ содержит поверхностное и несистематическое исследование надкрылий некоторых рецентных форм и необоснованные, часто весьма спорные теоретические утверждения. Так, из того, что задний край надкрылья *Blattocoleus* на две трети своей длины прямой и что надкрылья его, повидимому, сходились друг с другом, по Zeuner'у следует, что по крайней мере часть современных жуков происходит от подобных *Blattocoleus*'у предшественников (стр. 290). Как обращался этот автор с жилкованием, видно, например, на его рисунке надкрылья *Permocupes* Mart., имеющего жилкование аналогичное рецентным и поэтому трудности интерпретации не представляющего. Это надкрылье перевернуто, так что шовный край оказался передним (см. таблицу интерпретаций). Таблицу, озаглавленную „Stammbaum der Käfer und verwandten Ordnungen“ (стр. 302) можно оценить разве как может быть не лишенное юмора, но едва ли уместное издевательство над систематикой, к которому вполне применимы слова Peyerimhoff'a (1934): „il n'y a ici ni certitude, ni même probabilité, et l'on est en plein rêve“.

Легкомысленное отношение Zeuner'a к мало, очевидно, знакомому ему материалу (не будучи специалистом по жукам, он на основании почти не исследованного признака их — строения надкрылий — на нескольких

ТАБЛИЦА I.

Сравнительная таблица интерпретаций жилкования надкрылий жуков

	Heer	(plagae)	margi- nalis	media- stina	scapu- laris	externo- media	interno- media	sutu- ralis	<i>But. restidae</i> etc.
1847	Kolbe	(Rippen, Adern)		R	M	Cu	Cu	A ₁	A ₂
1897	Verhoeff	(Tracheen)	M	rginal-	Mittel-	Innen-	Zwischen-	Naht-	<i>Cassida</i> etc.
1898	Comstock & Needham	(tracheae)	C	Sc		R	M	Cu	A
"	"		C	Sc		M	Cu	A	<i>Cerambycid</i> <i>pupa</i> (p. 308) <i>Cerambycid</i> <i>pupa</i> (p. 309)
1913	Shelford	(tracheae)		C	Sc	R	M	Cu	A
1915	Kühne	(tracheae)	C	Sc	R	M	Cu	A	<i>Cicindela</i>
1925	Jeannel	(nerves)	R	M	M	Cu ₁	Cu ₂	A	<i>Platynus</i>
1930	Маргенов	(жалки)	C	Sc	R	M	Cu	A	<i>Trechinae</i>
1932	"		Sc	R	R	M	Cu	A	<i>Arrhaphipterus</i>
"	"		C	Sc	R	M	Cu	A	<i>S. janocoleus</i>
1933	Zeuner	(Adern)	C	Sc	R	M	Cu	A	<i>Perm. cupes</i> , <i>permocypoides</i>
"	"		C	Sc	R	M	Cu	A	<i>Cupes</i> , <i>Omma</i>
"	"		A	Cu	M	Rs	R (?)	Sc	<i>Arrhaphipterus</i>
1935	Рихтер	(жилки)	C	Sc	scr	R	ir	Rs	<i>Permocupes</i>
						gm	M	mcu	Cu
								cuu	A ₁
									A ₂ , J

страницах попытаться сделать филогенетические построения) привело его к более чем странным выводам о происхождении *Adephaga* от *Blattocoleus*, а *Polyphaga* от *Protocoleus* и т. д. Однако, там, где дело касается не предположений, а фактических исследований, например, надкрылий *Cupedidae*, результаты работ Zeuner'a необходимо учитывать.

Находки Tillyard'a и Мартынова подробно и критически рассмотрены Peyerimhoff'ом (1934). Он приходит к выводу, что *Protocoleus mitshelli* Till., как и *Arctocoleus ivensis* Mart. к жукам прямого отношения не имеют, и подчеркивает различие между настоящими жуками и такими формами, как *Permarrhaphus* Mart. и *Sojanocoleus* Mart.

Таким образом, наряду с чрезвычайно важными для уяснения филогении жуков открытиями (*Sojanocoleus*, *Permarrhaphus* и др.) развитие палеоэнтомологии поставило в последние годы снова вопрос о строении надкрылий жуков, — вопрос, который был поднят в самом начале изучения ископаемых насекомых Heer'ом. Однако, если исследование развития надкрылий и микроскопического строения их покровов за это время далеко подвинулось вперед, то сравнительное изучение надкрылий за период от 1847 г. (Heer) до настоящего времени (Tillyard, Мартынов и Zeuner) подвинулось настолько мало, что за него снова взялись не специалисты колеоптерологи, из чего с неизбежностью последовал не всегда удачный подбор объектов для исследования и его несистематичность. Наличие жилкования в надкрыльях жуков в том или ином виде признано, повидимому, большинством авторов, при чем одни нашли прямо жилки на надкрыльях, другие обозначили трахеи или нервы названиями, общепринятыми для жилок, подразумевая, очевидно, прямую связь расположения этих органов в надкрыльях с жилкованием. Из сравнительной таблицы интерпретаций жилкования надкрылий у разных авторов, составленной путем сличения сделанных ими рисунков и описаний и перенесения на эти рисунки обозначений, принятых в настоящей работе, повидимому, достаточно ясно, что до сих пор отсутствует согласованность в обозначении одних и тех же элементов строения надкрылий разными авторами, согласованность между интерпретацией одних и тех же частей надкрылья по различным элементам их строения и согласованность между интерпретацией у одного и того же автора одних и тех же элементов строения надкрылий различных жуков, что особенно хорошо видно на примерах Comstock'a и Zeuner'a. Весьма странные филогенетические выводы последнего автора обязаны своим происхождением хотя бы отчасти отсутствию систематической сравнительной разработки морфологии надкрылий современных жуков, которая должна была бы во всяком случае предшествовать каким бы то ни было филогенетическим выводам на основании строения надкрылий. Филогенетические построения Zeuner'a могут быть объяснены также неучетом систематического положения отряда жуков в классе насекомых. Сомнения в наличии жилкования в надкрыльях жуков возникали часто у авторов (Krüger, Verhoeff, Ganglbauer и др.), имевших дело со сравнительно ограниченным материалом из групп жуков, обладающих высоко специализованными надкрыльями, где не всегда удается с первого взгляда увидеть и проследить жилкование. Как только исследователи касались надкрылий таких групп, как *Lycidae* (Adolph, Kolbe), *Cerambycidae* (Comstock & Needham, Tillyard), *Rhipiceridae* или *Cupedidae* (Мартынов, Zeuner), они необходимо должны были допустить наличие жилкования, так как здесь оно часто совершенно очевидно.

Однако, в то время как для задних крыльев жуков интерпретация жилок была разработана Kempers'ом, Handlirsch'ем, d'Orchy mont'ом, Forbes'ом и др., единой интерпретации жилкования надкрылий не было дано. В зависимости от того, от какой группы жуков исходили исследователи, они давали свои названия жилкам надкрылий, если они их признавали за жилки, или давали соответственные названия проходящим в них трахеям или нервам, если они самих жилок в надкрыльях не замечали, хотя и смотрели сквозь жилки на то, что находится внутри них.

II. Происхождение и интерпретация жилкования надкрылий жуков

Для систематического исследования надкрылий жуков и сравнения их с передними крыльями других насекомых необходима единая для всех групп жуков интерпретация жилкования надкрылий, без чего работа была бы ненадежной. В качестве названий для основных жилок (venae) мною приняты, как наиболее подходящие, обозначения Н. Я. Кузнецова (1915): переднекраевая — costalis (C), первый от переднего края главный ствол, содержащий трахею — subcostalis (Sc), затем второй — radialis (R), третий — medialis (M), четвертый — cubitalis (Cu) и пятый — analis (A); для задней ветви R употреблено название радиус-сектор — sector radii (Rs).

Правильная интерпретация жилкования надкрылий жуков должна одновременно с отражением общего, имеющегося в их строении, с жилкованием крыльев насекомых других отрядов, подчеркнуть и отличия их, как глубоко специализированных крыловых органов. При этом наиболее рационально исходить из сравнения надкрылий примитивнейших рецентных и ископаемых форм жуков с передними крыльями насекомых соседних отрядов. Задние крылья жуков при сравнении их с надкрыльями могут дать меньше, так как их глубоко специализированное у рецентных форм жилкование у ископаемых жуков не сохранилось или сохранилось совершенно недостаточно. Необходимо поэтому коснуться некоторых общих вопросов взаимоотношения отряда жуков с другими отрядами насекомых и вопросов происхождения этого отряда.

Складывание крыльев на спине насекомого выработалось у *Neoptera* Mart. таким образом, что передняя пара крыльев в положении покоя сложена над задними крыльями, прикрывая собой последние, а также заднегрудь и брюшко (Martynov, 1925). Это приспособление к складыванию крыльев на спине привело самостоятельно в различных группах *Neoptera* к дифференциации первоначально гомономных крыловых органов на передние покровные (надкрылья) и задние летательные (крылья), так что в каждой из 3 больших групп *Neoptera* имеются отряды с передними крыловыми органами, превращенными в надкрылья, весьма своеобразным путем в каждой группе. Так, в группе хоботных (*Rhynchota*), передними покровными крыльями обладают *Hemiptera-Heteroptera*; дифференцированные таким образом крылья имеют большинство *Blattoidea* и *Orthopteroidea*, среди них особенно *Dermaptera*; из насекомых с полным превращением (*Holometabola*) надкрылья имеют только жуки (*Coleoptera*), если не принимать в расчет отряда *Strepsiptera*, возможно, к ним близкого. С другой стороны, в каждой из групп *Neoptera* имеются отряды, передние крылья которых сохранили первоначальное сходство строения с задними крыльями в той или иной степени. Среди *Rhynchota* таковы часть *Homoptera*, среди *Blattoidea* и *Orthopteroidea* —

Isoptera, среди *Holometabola*—*Neuroptera*, *Megaloptera*, *Mecoptera*, *Lepidoptera*+*Trichoptera*, *Hymenoptera*. Веские доводы о монофилетичности *Holometabola*, вновь повторенные Lameere (1932), на основании хода их индивидуального развития, должны быть приняты в расчет, и подразделения, входящие в эту группу, должны быть признаны имеющими общее происхождение. Таким образом, происхождение жуков должно быть поставлено в связь с происхождением других отрядов *Holometabola*, имеющих не превращенные в надкрылья передние крылья, из которых нисшими и наиболее близкими к жукам по морфологии взрослых и личинок являются *Neuroptera* и особенно *Megaloptera*.

Отход жуков от *Holometabola* с гомономными крыльями произошел, очевидно, в глубокой древности, так как настоящие *Coleoptera* существовали, как показали Мартынов (1930, 1933) и Tillyard (1924), уже в пермском периоде в одно время с примитивными *Holometabola*, например, *Mecoptera*. Способ закладки обеих пар крыльев у личинок жуков, исследованный Tower'ом, также показывает, что в жуках можно видеть одну из наиболее примитивных ветвей *Holometabola*, у которой закладка крыльев происходит по простейшему типу, как и у *Neuroptera*. Можно думать, что время обособления отряда жуков близко ко времени происхождения *Holometabola* вообще, которое относится, повидимому, к карбону. В то время предки *Holometabola* имели, повидимому, гомономные крылья, так как часть их и теперь не утратила гомономии. Следовательно, насекомые с полным превращением едва-ли могли происходить от *Paurometabola* (*Hemimetabola*) с крыльями уже дифференцированными на передние покровные и задние летательные, какими были в каменноугольном периоде *Blattodea*. Скорее можно допустить происхождение *Holometabola* от древних форм *Paurometabola* (*Hemimetabola*) с гомономными крыльями, от которых в качестве весьма измененных потомков, возможно, остались современные термиты (*Isoptera*) (Мартынов, 1935) и, может быть, эмбии (*Embiodea*). Таким образом, *Blattoidea*, если принимать теорию Lameere о монофилетичности *Holometabola*, имеющую основания в морфологии и онтогении представителей этой группы, должны быть признаны ветвью, хотя, возможно, и близкой к основному стволу *Holometabola*, но ко времени происхождения последних обладавшей уже дифференцированными крыльями и поэтому непосредственного отношения к *Coleoptera*, как к части *Holometabola*, не могущей иметь. При интерпретации жилкования крыльев *Holometabola*, в том числе и надкрылий жуков, было бы правильным брать за основу жилкование крыльев по возможности примитивных *Isoptera*, а не искусственные схемы примитивного жилкования, вроде схемы Comstock'а, основанной на онтогенезе крыла высших насекомых и не нашедшей палеонтологического подтверждения (Tillyard, 1924).

Описанное Tillyard'ом (1924) надкрылье *Protocoleus mitshelli* (рис. 2) из верхне-пермских отложений Австралии, относимое этим автором к отряду *Protocoleoptera*, имеет отчасти сходное жилкование с жилкованием переднего крыла примитивнейшего из современных термитов *Mastotermes*, при существенных различиях между ними. Жилки, обозначенные Tillyard'ом как Sc, R, Rs и M, повидимому, соответствуют C—R области переднего крыла *Mastotermes*, расширенной у *Protocoleus*, при чем R ветвится у него также типично вперед, не будучи связан с M (обозначенной у автора как Cu₁) поперечными; Cu имеется в виде двух или трех ветвей; анальная область

ограничена и сокращена, с небогатым жилкованием, что типично и для термитов. Сходство с жуками ограничивается у *Protocoleus*, повидимому, общей формой надкрылий, которые были, вероятно, плоскими и смыкались друг с другом на спине. Насекомое, имевшее такие надкрылья, было крупной величины и существовало наряду с уже имевшимися настоящими жуками, почему, как замечает Tillyard, и не может быть признано предком жуков, а является

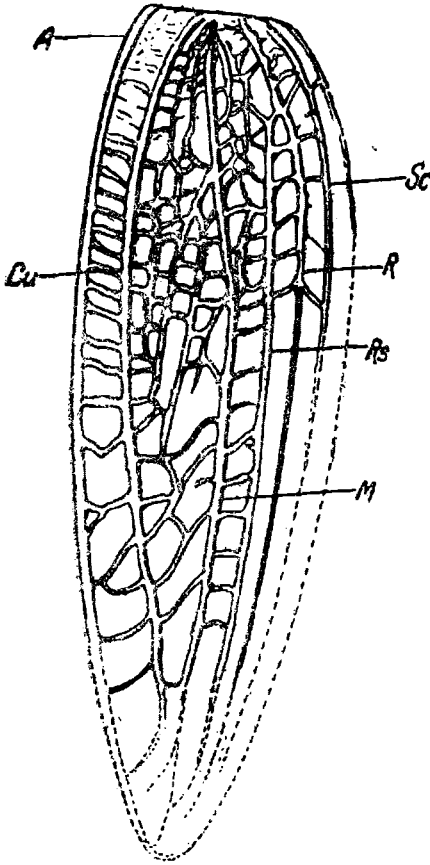


Рис. 3.

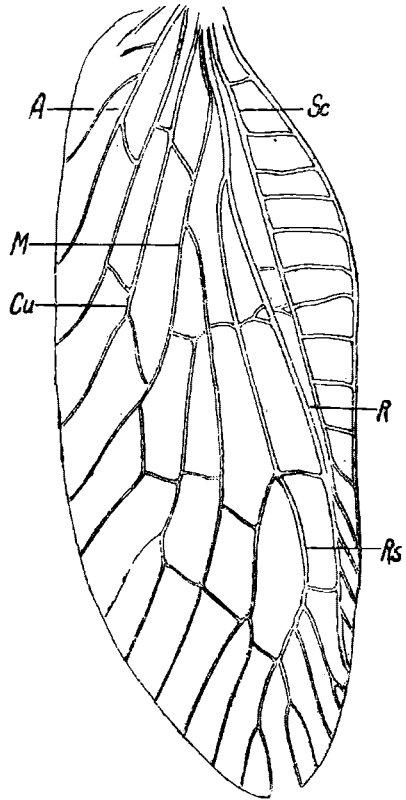


Рис. 4.

представителем боковой линии, возможно к ним близкой. Надкрылье *Permo-fulgor*, описанное тем же автором, показывает значительно упрощенное жилкование едва-ли сходного с *Protocoleus* характера, так что это насекомое едва-ли может быть отнесено в тот же отряд. Изображенная на рисунке Tillyard'a alula как и на других рисунках этого автора, имеет совершенно неестественный стебельчатый вид, что противоречит самому ее характеру, как специализированной югальной дольки надкрылья жуков, широко прикрепленной своим передним краем к заднему (шовному) краю, отогнутой вперед под надкрылье и прикрепленной широко своим задним краем к среднегрудь. Прихо-

дится полностью согласиться с Peyerimhoff'ом, что связь *Permofulgor* с *Hydrophilidae* и вообще настоящими *Coleoptera* весьма сомнительна. Описанные в качестве представителей *Protocoleoptera*, *Arctocoleus ivensis* Mart. и *Blattocoleus tillyardi* Zeupv. имеют форму надкрылий и жилкование, по которым трудно с уверенностью судить о значении этих форм; можно допустить, что они имеют некоторое отношение к *Protocoleoptera* и таракановым.

Отношение этих *Protocoleoptera* к жукам оценено разными авторами различно. Tillyard, Мартынов и особенно Zeupег считали их пред-

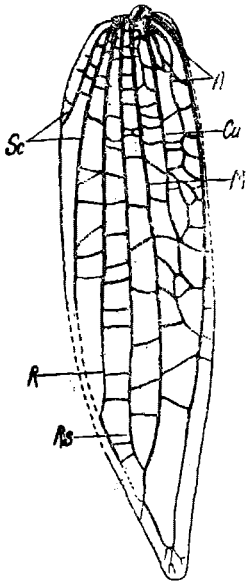


Рис. 5.

шественниками жуков или боковыми ветвями, происходящими от общих с жуками предков; Forbes (1928) сближал и сопоставлял их с *Gryllacridae*, с жилкованием передних крыльев которых у них имеется действительное сходство (например, с *Gryllacrys fuscifrons* Gerst.), имеющих тоже плоские короткие надкрылья. Вполне возможно, что Forbes и присоединившийся к нему в этом Peyerimhoff вполне правы.

Sojanocoleus reticulatus Mart. (*Coleoptera*, *Sojanocoleidae*, рис. 3) из верхне-пермских отложений по Сояне, в Северном крае, имел надкрылья с немногими (шестью) главными стволами продольных жилок, которые обозначены Мартыновым, как Sc, сохранившаяся сравнительно плохо; R, ветвящийся на две параллельно идущие ветви, заднюю из которых можно обозначить как Rs; M, дающую ответвление назад; сильный Cu, идущий параллельно заднему, выпрямленному шовному краю и A, идущая по последнему. При тщательном осмотре типа я мог убедиться, что в основной части между Cu и шовной жилкой, где Мартыновым намечены прерванные поперечные жилки, имеется короткая продольная жилка A₁, что совершенно подобно A₁ у жуков (это, впрочем, можно разобрать и на фотографии, приложенной автором к описанию этого надкрылья). Жилки соединены между собою поперечное-где (основная часть полей RM и MCu) неправильную, в остальных местах более или менее правильную сеть. Отделение *Sojaconoleus* от жуков на основании характера R, ветвившегося у него на два параллельных ствола, и сближение этой формы на основании этого признака с *Protocoleoptera*, а не с *Coleoptera*, основано, повидимому, на недоразумении, так как рецентные жуки имеют именно разделенный на две ветви R надкрылий. С другой стороны так называемые *Protocoleoptera* имели много ветвей Sc и R, чем они и отличаются весьма существенно от *Sojanocoleus* и жуков, и сближаются с *Orthopteroidea* и *Blattodea*.

С другой стороны, сравнение этой формы с передними крыльями морфологически ближайших к жукам отрядов, например, *Megaloptera*, показывает некоторое сходство, отрицать которое, пожалуй, можно только имея предвзятое мнение о происхождении жуков, основанное на догадках Tillyard'a о связи жуков с таракановыми. Переднее крыло *Sialis* (рис. 4), одного из представителей *Megaloptera*, имеет также, как это отмечено для *Sojanocoleus*, Sc, проходящую параллельно R, отделяющую вперед поперечные жилки,

одна из которых, повидимому, сохранилась и у *Sojanocoleus*; R также и в том же приблизительно месте делится у *Sialis* на две ветви, идущие параллельно друг другу, M также дает ответвления назад, но Cu значительно короче, и шовной жилки нет, а имеется маленькая анальная область. Различия между этими формами очень велики и состоят в том, что переднее крыло *Sialis* летательное, а у *Sojanocoleus*, повидимому, покровное (надкрылье), имеющее сходящиеся к вершине жилки, при чем вершинная часть соответственно сужена, а Cu и A удлинены соответственно образованию шва. Разветвления M богаче у *Sojanocoleus* в основной части, у *Sialis* в вершинной. Таким образом, характер Sc, R и M до некоторой степени сближает *Sojanocoleus* с *Megaloptera*, характер же Cu и A резко его отделяет, что может быть объяснено сменой функции и образованием шва надкрылий.

Переход от примитивного жилкования термитов, например, *Mastotermes* к таким формам, как *Sojanocoleus* и надкрыльям и крыльям современных жуков может быть предположен не только через формы, близкие к *Proto-coleoptera*, но и через близкие к *Megaloptera*, что значительно вероятнее. От рецентных жуков жилкование *Sojanocoleus* отличается ветвлением ствола M, чего жуки вообще говоря, не имеют; в остальном оно близко к жилкованию надкрылий жуков и очень существенно для его понимания.

Надкрылье *Permarrhaphus venosus* Mart. (*Permarrhaphidae*, рис. 5) сравнительно очень трудно интерпретировать. Сравнение его с надкрыльем *Arrhaphipterus shelkovnikovi* Reitt.,

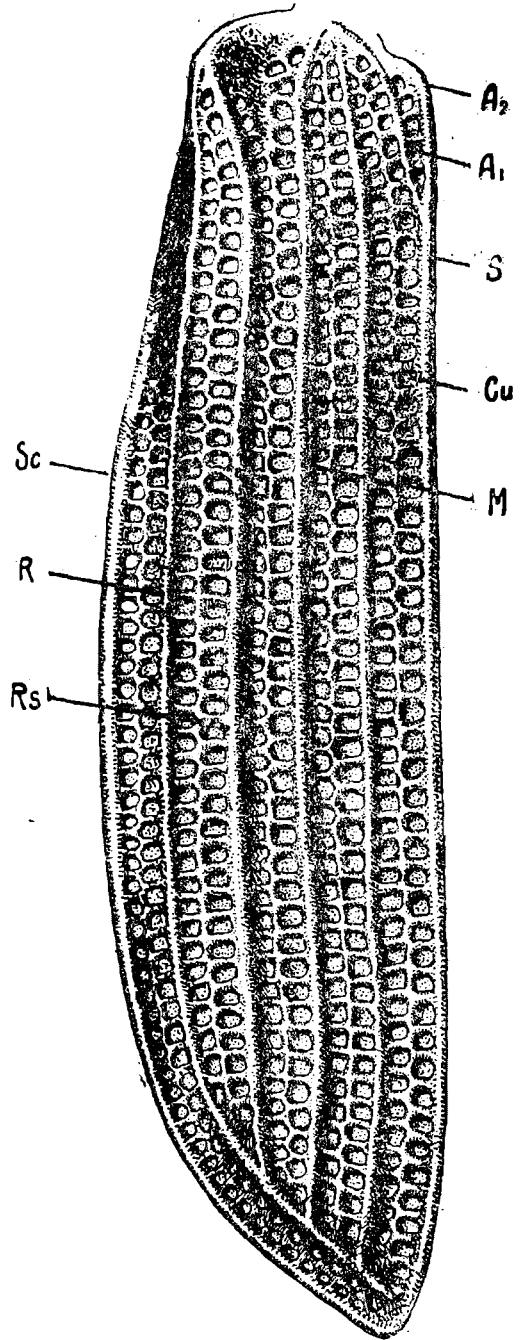


Рис. 6.

проведенное его автором, полезно не столь для установления сходства между этими формами, сколько для выявления различий, кроющихся за некоторым поверхностным сходством. Мартынов принимает существование у *Permarrhaphus* особой жилки praecosta, однако эту жилку можно считать за ветвь Sc, и таким образом свести жилкование *Permarrhaphus* к жилкованию надкрылий жуков. Обе эти формы были уже современниками настоящих жуков, найденных с ними в одних слоях, и так как последние с современными жуками существенных различий в строении надкрылий, повидимому, не представляют, то вполне возможно перейти к рассмотрению рецентных форм, выбрав наиболее примитивные из них, относящиеся к тем семействам, которые включают формы, найденные уже в верхне-пермских отложениях (*Cupedidae*).

В качестве примера примитивнейшего представителя жуков естественно выбрать *Omma stanley* Newm. (*Cupedidae*, Австралия) с наиболее примитивным жилкованием заднего крыла (рис. 6). Надкрылья этого жука полупрозрачны в промежутках между жилками, покрыты густой выпуклой сверху сеткой темных жилок, среди которых легко выделить главные продольные стволы с трахеями. Что на надкрыльях *Omma* так же, как у других *Cupedidae*, а также у многих *Lycidae* (*Calopteron*, *Dictyoptera*, *Lycus*) проходят действительно жилки, не трудно убедиться, так как ничем иным не может быть названа, кроме как сетью жилок, сеть продольных и поперечных содержащих трахеи трубчатых хитиновых утолщений, проходящих по сравнительно очень тонкой, полупрозрачной пластинке крыла, при чем эта сеть в основном соответствует обычной схеме жилкования передних крыльев насекомых. Во всяком случае, ни Adolph, ни Kolbe не сомневались в том, что надкрылья *Lycidae* имеют настоящие жилки, а жилки надкрылий *Cupedidae* в этом отношении вполне сходны с ними. Главные их стволы проходят параллельно друг другу, становясь непараллельными лишь в основной и вершинной части надкрылий; они несколько более толсты и выпуклы, соединены между собой многими поперечными жилками, расположенными густо и довольно правильно в областях надкрылий с параллельными главными стволами. Эти поперечные жилки образуют своими пересечениями несколько извилистые, промежуточные в отношении главных, продольные стволы.

Первый от переднего (внешнего) края надкрылья главный ствол, имеющий трахею, проходит по линии перегиба эпиплевры, несколько кзади от истинного переднего края надкрылья, отогнутого в плоскость брюшка и образующего эпиплевру. Второй и третий стволы имеют общее основание и расходятся от плечевого угла, после чего идут параллельно. Четвертый и пятый отходят в основании надкрылья и соединены апикально, как и предыдущие два; шестой ствол отходит от основания вблизи (сзади) пятого, идет косо назад ко шву и в дальнейшем вдоль шва. Сравнивая эту картину с жилкованием *Sojanocoleus*, можно интерпретировать ее так, как это принято Мартыновым для последнего. Первый ствол тогда, очевидно, будет Sc, второй с третьим R, при чем третий можно обозначить как Rs, затем идет M, здесь не отдающая крупных ветвей назад, как у *Sojanocoleus*, затем Cu, совершенно подобный Cu *Sojanocoleus* (5-й ствол) и шестой A₁, сходный с A₁ *Sojanocoleus*, который недостаточно хорошо сохранился, но все же различим. По базальной части заднего края надкрылья, очевидно так же как у *Sojanocoleus*, проходит жилка A₂. У вершины главные жилки соединены между собой. Изложенная интерпретация жилок *Omma* не нова, так как ее употреблял уже Zenneg, который считал, однако, что ветвящийся R есть отличительный признак над-

крылий *Cupedidae*, что не соответствует действительности. Разветвленность R у других групп жуков не трудно установить на надкрыльях неокрашенных экземпляров или куколок, сохраняя в целости их плечевой угол и прослеживая трахеи R и Rs. Разветвление этих трахей может быть сравнительно легко установлено у жуков, имеющих дефинитивно полупрозрачные надкрылья, например у некоторых *Cebrionidae*, *Cucujidae*, *Dytiscidae*, или на надкрыльях, имеющих трахеи, хорошо видимые снизу, особенно при нанесении на их нижнюю поверхность капли гвоздичного масла (*Carabidae* и многие другие). Рисунок надкрылья *Platynus* у Kühnle показывает это разветвление трахей довольно ясно, при чем R обозначен, как Sc (о базальных соединениях трахей, изображенных у этого автора, см. Comstock, 1918). Найденное Jeannel'ем разветвление второго от переднего края надкрылья нерва у *Carabidae* (рис. 7), названного им M, также подтверждает разветвленность жилки R, по которой, как и по другим жилкам, проходят трахеи и нервы. Однако, довольно часто, как отмечено уже Verhoeff'ом, часть трахей в надкрыльях жуков исчезает; особенно часто это бывает с трахеей Rs, которой нет ни у *Arrhaphipterus*, интерпретация надкрылья которого, приведенная Мартыновым, должна быть изменена, ни у тех куколок *Cerambycidae*, которых исследовали Comstock и Needham, пришедшие поэтому тоже к неправильной интерпретации. Главные трахеи часто дают мелкие ответвления, изменчивые индивидуально, также и от своих базальных частей, чем легко объяснить появление более или менее случайных веточек, принятых этими авторами за редуцированный главный трахейный ствол (R и M). С в надкрыльях жуков так же, как и в крыльях других насекомых, повидимому, своей трахеи не имеет, будучи образована передним краем крыла, в который иногда заходит слабая веточка трахеи Sc; действительно при осмотре трахея, и притом очень сильная, могущая соответствовать только Sc, заметна лишь отступя от переднего края. На надкрыльях *Lycidae* или *Cucujus cinnabarinus* Sc o p. (рис. 8, 9) удобно проследить базальную часть трахеации, так как трахеи здесь представлены полно и их базальные соединения довольно хорошо видны, когда наполнены воздухом, особенно, в просветленном или недоокрашенном надкрылье.

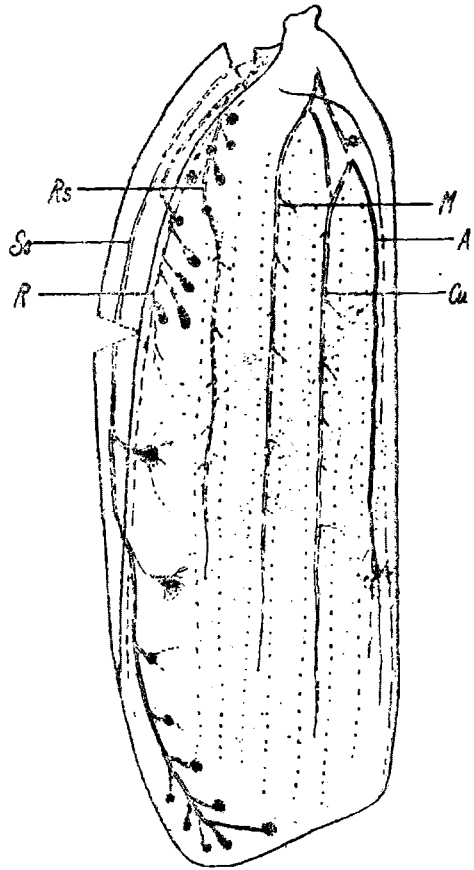


Рис. 7.

Трахеи надкрылий *Cisijus* так же, как и других жуков, разделяются на две группы, переднюю Sc — R и заднюю M — A. Принадлежность трахеи M к задней группе установлена К ü h n e и легко наблюдается в большинстве случаев. Sc идет под эпиплевральным краем надкрылья, вторая трахея спереди — R в плечевом углу сближена с нею, разветвляясь под плечевым углом на R и Rs; трахеи M, Cu, A₁ и A₂ начинаются общим стволом у задней сочленовной поверхности (Sc и R имеют общее начало у передней сочленовной поверхности), общий ствол их разделяется на M, Cu и A₁ + A₂, расходятся затем по жилкам, соответственно жилкованию надкрылья *Omma*, при чем трахеи дают обильные разветвления в стороны. Совершенно подобный ход трахей

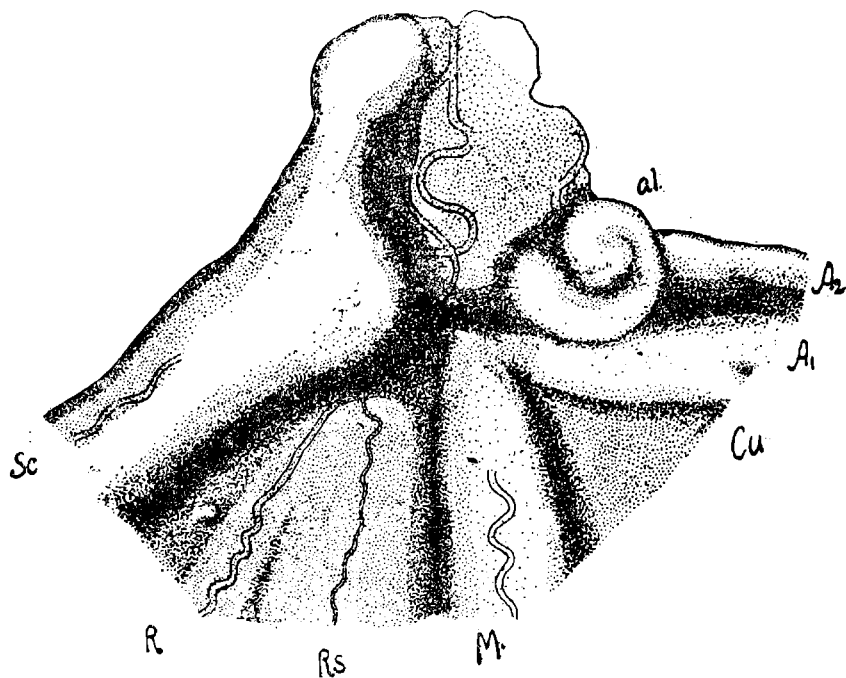


Рис. 8.

можно найти и в надкрыльях у *Dytiscus*, только разветвление R там происходит, как и у *Lycidae* в так называемом основном крае надкрылья, т. е. в базальном участке переднего края до плечевого угла, причем у *Dytiscus* имеется, кроме того, югальная доля надкрылья в виде развитой *alula* (рис. 13). Опорная для *alula* жилка может быть обозначена как югальная, J. Осмотр надкрылий большинства жуков дает подобные же результаты. Таким образом, можно прийти к заключению, что надкрылье жука имеет в типичных случаях следующие основные жилки по порядку спереди: C (передний край), Sc, R, Rs, M, Cu, A₁, A₂ и иногда J. Эта интерпретация основана на интерпретации Мартынова для жилкования надкрылья *Sojanocoleus*, и на ранее предложенных интерпретациях трахеации, иннервации и жилкования, с некоторыми изменениями, понадобившимися в связи с установлением факта ветвления R.

Области или поля между главными стволами жилок, например, у *Omma stanley* New m., могут быть обозначены соответственно с названиями главных жилок, их ограничивающих. Так, в дальнейшем будут употребляться названия: ScR, inter-R, RM, MCu, CuA — области или поля. Для промежуточных жилок, проходящих в этих областях надкрылий, в том числе и продольных промежуточных жилок, возникновение которых из сети поперечных можно проследить на надкрыльях *Lycidae* (рис. 1), и которые имеются у громадного большинства жуков, в том числе и *Cupedidae* (например *Omma*), удобно употреблять обозначения, соответственно названиям полей, в которых они находятся, т. е. обозначать промежуточную между Sc и R жилку как *vena subcostoradialis*, между R и Rs как *interradialis*, между Rs и M как *radiomedialis*, между M и Cu как *mediocubitalis* и между Cu и A как *cubitoanalis*. Для случаев дальнейшего развития основных и продольных промежуточных жилок, которые будут рассмотрены в следующем

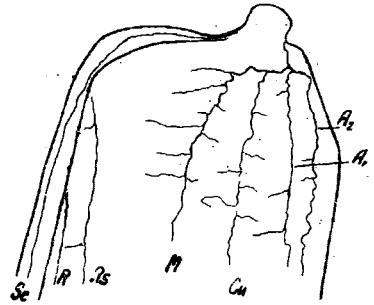


Рис. 9.

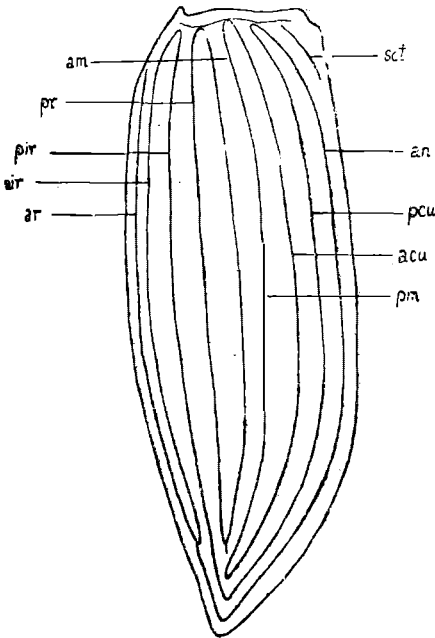


Рис. 10.

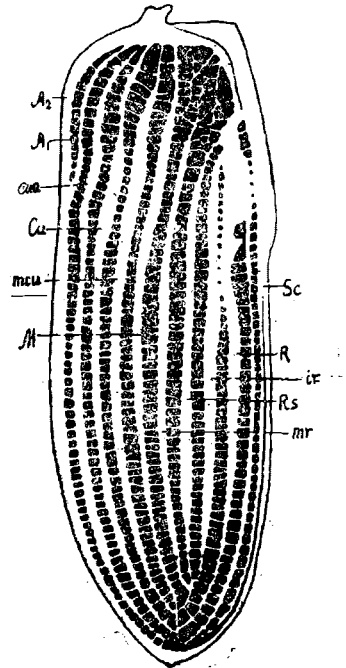


Рис. 11.

разделе, эти обозначения остаются те же. Ячейки между жилками, располагающиеся у *Omma* в два продольных ряда между главными жилками можно обозначать для отличия от жилок, их ограничивающих, как *serie*

cellularum postsubcostalis (psc), anteradialis (ar), anteterradialis (air), posttetradialis (pir), postradialis (pr), antemedialis (am), postmedialis (pm), antecubitalis (ac), postcubitalis (pc), anteanalis (an), interanalis (scutellaris) (sct). Если вместо этих рядов ячеек, остаются точечные бороздки (striae), то эти обозначения, естественно, сохраняются и для них. Например: надкрылье *Helops* (рис. 10) имеет бороздки: ar, air, pir, pr, am, pm, acu, psc, an, sct (9 + sct). При уменьшении числа точечных бороздок, соответственное обозначение выпадает, при увеличении их числа — соответственно увеличивается число обозначений для той области, в которой произошло увеличение числа жилок и разделяющих их рядов ячеек или точечных бороздок, при чем каждая точечная бороздка или ряд ячеек получает свое название. Удобство этой рациональной номенклатуры поверхности надкрылий (предложенная мною в 1935 г. менее удобна) состоит в дифференцированном обозначении отдельных областей надкрылья и может быть оценено скорее всего в случаях более сложного строения надкрылий (*Carabidae*, *Scarabaeidae*). Жилкование надкрылий *Omma*, типичное для отряда *Coleoptera*, может быть рационально изображено следующим образом: C, Sc, scr, R, ir, Rs, rm, M, msc, Cu, cua. A. S. Эта „формула жилкования“ есть перечень жилок надкрылий, начиная от его костального края и кончая шовным. Шовный край обозначен как S (sutura), так как жилка, его составляющая, не является строго говоря, одной анальной жилкой A₃, а составлена по крайней мере из двух анальных A₁ и A₂, и в значительной степени представляет собою новообразование в жилковании передних крыльев, характерное, повидимому, только для надкрылий жуков. Эта „формула“ не обязательно совпадает с перечнем точечных бороздок; например у *Histeridae*, где часть точечных бороздок часто исчезает.

Форма надкрылий жуков описана очень много раз, так как почти каждое описание новых форм этого отряда включает ее характеристику. Обычно употребляются следующие названия частей надкрылий: основание (базальная часть), вершина (апикальная часть), образующая часто, например у *Omma*, вершинный или апикальный угол, передний (внешний), задний (шовный) края. Передний край образует плечевой угол, также хорошо выраженный у *Omma*, отделяющий основную часть переднего края от его дистальной части; основные части переднего и заднего краев надкрылий образуют видимый сверху и иногда окаймленный основной край, встречающийся только у форм, сравнительно далеко ушедших в эволюции надкрылий. Эпиплеврой надкрылья можно назвать его CSc-область, отогнутую под углом к остальной поверхности надкрылий, особенно когда последние, как у *Omma*, охватывают тело с боков; эпиплевы надкрылий, повидимому, гомологичны также часто отогнутой и иногда расширенной CSc-области передних крыльев *Neuroptera* и *Megaloptera*. Ложными эпиплевами называются ScR-ные боковые участки надкрылий, перегнутые на нижнюю сторону тела жуков, имеющих узкие эпиплевы и бескрылых (многие *Tenebrionidae*).

Характерная для жуков форма надкрылий — результат чрезвычайно длительного приспособления передних крыловых органов предков жуков к покровной функции. В этом отношении еще более длительный путь прошли, наряду с жуками, таракановые (*Blattoidea*), которые, как известно, дали конвергентные формы, в некоторых случаях поразительно похожие на жуков по надкрыльям, а также по складыванию крыла, напр. *Diploptera minor* Sauss.; то же представляют и *Dermoptera* и ископаемые *Protelytroptera*.

Однако, в этих случаях жилкование как переднего так и заднего крыла, совершенно отлично от жилкования крыльев и надкрылий жуков. Наличие таких форм должно предостерегать от отнесения к жукам ископаемых надкрылий, не имеющих явственных следов жилкования или структур, свойственных жукам, а тем более имеющих жилкование, не соответствующее жилкованию надкрылий жуков, как напр. *Permofulgor* и *Protocoleus* Till.

Типичные надкрылья жуков обладают очень специальным жилкованием, имеющим следующие главные общие с жилкованием передних крыльев других насекомых черты: одно и то же число главных жилок, снабженных шестью основными трахейными стволами и нервами, входящими в надкрылье и разветвленными в его основании так, что соответственные жилки можно интерпретировать совершенно так же, как это сделано с жилками других *Holometabola*, имеющих не редуцированное жилкование. Кроме того, к чертам сходства, а не отличия, нужно отнести развитие продольных и промежуточных между главными жилок, происходящих из сети поперечных, так как подобные же перестройки сети жилкования можно видеть и на крыльях *Orthoptera*, *Blattodea* и *Neuroptera*. Жилкование надкрылий жуков вместе с тем очень своеобразно. Стволы главных жилок выпрямлены, утеряли имевшееся частично еще у форм, подобных *Scjanocoleus*, ветвление главных стволов (кроме сохранившегося разветвления R); число поперечных жилок, обычно увеличено и они в большинстве случаев расположены более или менее правильно, образуя во всех полях продольные промежуточные жилки. Однако, еще более характерны для *Coleoptera* дальнейшие изменения, которым подверглось строение их надкрылий.

Структура надкрылий у *Cupedidae* и *Lycidae*, хотя и очень удобна для рассмотрения жилкования, так как жилки у большинства представителей этих семейств прекрасно видны сверху и имеют очень близкое к обычному для крыльев насекомых строение, но мало характерна для рецентных форм этого отряда, имеющих в большинстве случаев надкрылья хотя и с таким же в принципе жилкованием, но обычно иного строения, соответствующего характерному для многих форм жуков внешнему виду надкрылий с точечными бороздками или без них. Между обеими этими формами надкрылий имеются постепенные переходы как среди рецентных, так и среди ископаемых форм.

Так, если у *Cupedidae* и *Lycidae* так же, как у *Sojanocoleus* и *Permarrhaphus*, жилки надкрылий не отличаются от жилок крыльев других насекомых, то у таких форм, как *Denticollis* (*Elateridae*) и, повидимому, у ископаемых *Simmondsia cylindrica* Dunst., или *S. subpyriformis* Dunst. из Триаса Австралии (Tillyard & Dunstan 1924), та же структура покрыта гораздо сильнее развитым верхним хитиновым покровом, так что ячейки между жилками надкрылий уменьшены, хотя еще и ясны сверху. Дальнейшее филогенетическое развитие надкрылий приводит, повидимому, к их укреплению путем еще большего утолщения верхнего хитинового слоя, при чем площадь ячеек сверху естественно сокращается до минимума,—до точки расположенной в точечной бороздке, могущей исчезать совершенно. Этот процесс, повидимому, совершился уже у некоторых верхне-пермских жуков, например, у *Permocrossus elongatus* Mart.

Гомология точечных бороздок рядом ячеек между продольными и промежуточными жилками надкрылий у *Lycidae* и *Cupedidae* была выяснена Adolph'ом и Kolbe и принята Tillyard'ом. Остальная поверхность надкрылий кроме точек (точечных бороздок) должна считаться образованной

верхней поверхностью жилок, сильно расширенных в этом случае. Это расширение жилок (как главных, так и продольных промежуточных) и есть, повидимому характерный путь укрепления надкрылий, что несомненно связано, как и чрезвычайно сильное развитие верхнего хитинового покрова, с их покровной функцией. Процесс этот привел к замене первичной крыловой пластинки (из рецентных форм имеющейся только на надкрыльях *Cupedidae* и *Lycidae*) пластинкой утолщенной, кожистой, с расширенными жилками и большей частью со сведением рядов прежних ячеек к точечным бороздкам или анатомически к рядам столбиков (*columellae*).

III. Основные направления эволюции надкрылий у современных жуков

Если филогенетически развитие надкрылий жуков можно представлять себе, как изложено выше, то работы K $\ddot{u}$ ger'a, Tower'a и Sprung'a показали, что во всяком случае онтогенетическое развитие их идет по другому, повидимому, укороченному пути. Действительно, процесс сужения полости крылового мешка, приводящий в крыльях насекомых, в том числе и в задних крыльях жуков, к образованию синусов, затем становящихся жилками, разделенными участками со сближенными верхней и нижней стенками крыла (ячейками между жилками), в надкрыльях жуков, повидимому, останавливается. Вместе с тем начинается обратное расщепление срединной клеточной пластинки надкрылья (*Grundlamelle*) на две (K $\ddot{u}$ ger) и образуется общая полость или система полостей, соединенная с полостью тела и представляющая собой, повидимому, ничто иное как синусы, расширенные еще до окончательного схождения верхней и нижней стенок крылового мешка и соединенные в один общий синус (вторичная полость надкрылий по K $\ddot{u}$ ger'у).

Затем, уже после выхода жука из куколки, при хитинизации надкрылий группы клеток, составляющих складки верхней стенки этой полости (K $\ddot{u}$ ger) или группы клеток, находящиеся между верхней и нижней ее стенками (Tower) и соединяющих собой верхнюю их стенку с нижней (Sprung) выделяют хитиновые продолжения образующегося в это время верхнего мощного хитинового покрова надкрылий, доходящие до нижнего их хитинового покрова и смыкающиеся с последним. Эти хитиновые столбики (*columellae*) образуют сверху надкрылий точки бороздок, соответствующие ячейкам между жилками надкрылий *Cupedidae* и *Lycidae*. Таким образом, расширение жилок происходит в надкрыльях жуков, имеющих точечные бороздки, уже на ранней стадии их развития, повидимому, во время самой закладки синусов, и ячейки между синусами обычного крыла оказываются лишь намеченными группами клеток, соединяющими верхние и нижние стенки клеток общего синуса надкрылий. При хитинизации надкрылий по этим группам клеток происходит соединение верхнего и нижнего покровов, при чем площади их соприкосновения, широкие в обычных крыльях (ячейки), сведены в надкрыльях с точечными бороздками к сравнительно небольшому сечению нижнего основания столбиков.

Процесс хитинизации надкрылий, хотя внешне отличается от процесса хитинизации крыла, происходит, повидимому, сходным путем. В обоих случаях синусы окружаются утолщенным хитиновым покровом, образуя жилки, при чем в надкрыльях утолщается верхний хитиновый покров, образующий верхние стороны жилок и их боковые стороны, в виде опускающихся вниз

столбиков в то время, как нижняя стенка надкрылий (по Krüger'y) и ее хитиновый покров подвергаются сильной редукции, образуя тонкий слой (Dornenschicht Sprung'a). Таким образом, соотношение хитиновых покровов надкрылий становится соответствующим их покровной функции. Действительно, внешняя верхняя сторона надкрылья снабжена сильным хитиновым покровом, в образовании которого принимают участие железы (Hoffbauer) в то время как нижняя, внутренняя сторона их нежна, совершенно так же, как стерниты, неприкрытые ничем снизу и обладающие покровной функцией, имеют сильный хитиновый покров, в противоположность тергитам, такого покрова при наличии надкрылий не имеющим. Все это, конечно, меньше относится к „мягкотелым“ жукам с вторично, повидимому, редуцированным хитиновым покровом (*Cantharididae*, *Lampyridae*, *Meloidae* и т. д.).

В развитии надкрылий жуков можно видеть, один из примеров того взаимодействия филогенетического и онтогенетического развития органа, которое названо А. Н. Северцевым (1921) филэмбриогенезом. Отклонения онтогенетического развития надкрылий от развития обычного крыла насекомого едва ли могут быть ценогенетическими (приспособительными у личинки), так как крылья жуков, как и всех других *Holometabola*, развиваются под покровами тела. Несомненно, отклонения в онтогенезе надкрылий связаны с филогенией этого органа, в свою очередь, может быть, частично обусловленной уже их аномальным онтогенезом.

Так или иначе, жилкование надкрылий жуков, основанное так же как и жилкование всякого другого крыла на разделении первоначального синуса крылового мешка, при хитинизации надкрылий принимает свой окончательный вид, при чем своеобразно характерному процессу утолщения верхнего хитинового покрова и редукции нижнего, полости жилок располагаются большей частью поверхностно с нижней стороны надкрылья, где они легко заметны через прозрачный и тонкий покров, как в тех случаях, когда на верхней стороне надкрылья имеются остатки ячеек (columellae) или точечные бороздки, так и в тех, когда верхняя сторона вполне сглажена.

Полости жилок надкрылий в дефинитивном состоянии часто бывают светло окрашенными, что дает характерный вид надкрыльям жука снизу. Полное совпадение такого рисунка нижней стороны с наблюдаемым у *Cupedidae* и *Lycidae* жилкованием и соответствие его точечным бороздкам, видимым сверху, также как и прохождение трахей в областях соответственно главным жилкам определенно доказывают принадлежность этих структур к жилкованию. Таким образом, жилкование надкрылий жуков может быть в очень многих случаях хорошо прослежено снизу (например у *Lacon*, *Hylobius*, *Dermestes* (рис. 10), *Broscus*, *Psiloptera*, *Helops* и ряда других). Нанесение слоя гвоздичного масла на нижнюю сторону часто очень помогает выяснению этих структур.

Обычное у жуков жилкование, описанное выше на примере *Omma*, соответствующее девяти-десяти точечным бороздкам сверху (тип simplex Je a n e l) может быть названо вторичным по присутствию в нем вторичных продольных промежуточных жилок, происшедших из сети поперечных (первичной сети), в противоположность первичному жилкованию надкрылий (*Sojanocoleus*, *Perrarrhaphus*, может быть также некоторые *Lycidae*: *Calopteron*, *Lycus*), таких вторичных жилок не имеющему. Структуру надкрылий, имеющих вторичное жилкование, можно назвать примитивной, неукрепленной у *Cupedidae* и некоторых *Lycidae*, напр. *Dictyopectera*, или-же укрепленной, что для жуков более харак-

терно. Это укрепление структуры надкрылий описано выше. Вторичное жилкование надкрылий, имеющих такую структуру, с указывающими на него точечными бороздками сверху или, если их нет, то с различной сетью жилок снизу, имеется у представителей большинства исследованных семейств, а именно *Rhyssodidae*, *Carabidae*, *Gyrinidae*, *Hydrophilidae*, *Histeridae*, *Trogidae*, *Lucanidae*, *Scarabaeidae*, *Passalidae*, *Silphidae* (s. lato), *Scaphidiidae*, *Cebrionidae*, *Phylloceridae*, *Elatерidae*, *Throscidae*, *Melasidae*, *Buprestidae*, *Lyctidae*, *Anobiidae*, *Heteroceridae*, *Dryopidae*, *Byrrhidae*, *Ostomatidae*, *Dermestidae*, *Cucujidae*, *Colydiidae*, *Erotylidae*, *Cryptophagidae*, *Phalacridae*, *Lathridiidae*, *Melandryidae*, *Mordellidae*, *Rhipiphoridae*, *Pythidae*, *Nilionidae*, *Alleculidae*, *Tenebrionidae*, *Chrysomelidae*, *Bruchidae*, *Brenthidae*, *Curculionidae*, *Ipidae*. Крайний предел утолщения и расширения жилок надкрылий виден, например, у *Histeridae*, отличающихся особой твердостью. Вообще, жуки с очень твердыми надкрыльями, как многие *Curculionidae*, многие *Buprestidae*, *Tenebrionidae*, имеют вместе с тем надкрылья вторичного строения с утолщенными жилками, а иногда и с усложненным жилкованием. Вторичное жилкование констатировано в основе строения надкрылий представителей всех крупных систематических подразделений отряда, что было отмечено относительно надкрылий с 10 или 9 точечными бороздками Неег'ом, Kolbe, Ganglbauer'ом и подтверждает монофилетичность отряда жуков.

Эволюция многих отдельных групп жуков, относящихся к разнообразным систематическим подразделениям, приводит затем или к изменению этого основного и общего для отряда строения надкрылий в сторону его дальнейшего усложнения, связанного, повидимому с укреплением надкрылий, или к его упрощению, что можно поставить в связь с облегчением надкрылий у хорошо летающих форм.

Усложнение строения надкрылий можно видеть в отмеченном еще Неег'ом увеличении числа точечных бороздок, что зависит от увеличения числа продольных промежуточных жилок. Что в этих случаях происходит закладка большего числа синусов между синусами главных жилок или, что все равно, большего числа перегородок между ними, доказывает развитие надкрылий *Dytiscus* (*Dytiscidae*), имеющего уже в куколочном состоянии, соответственно с жилкованием взрослого надкрылья, подразделенные синусы (рис. 12, 13). Такое усложненное жилкование имеется у различных групп жуков, именно у *Carabini*, *Omophrorini* и *Lorocerini* из *Carabidae*, *Gyrinus*, *Orectochilus* из *Gyrinidae*, *Blaptini* из *Tenebrionidae*, *Hybosorini* и *Geotrypini* из *Scarabaeidae*. Кроме того из семейств, имеющих измененное жилкование надкрылий, усложненное жилкование имеет *Dytiscus*.

Из таблицы II видно, что этот процесс идет по принципу добавления ко вторичному жилкованию промежуточных жилок в таком числе, которое заставляет предположить, что новые жилки появляются между вторичными и основными (тип *duplex* Jeannel'я). Эти новые промежуточные жилки можно назвать третичными. В семействах *Carabidae* и *Dytiscidae* происходит, кроме того, в некоторых случаях добавление до пяти — семи промежуточных жилок в одном поле между главными стволами (тип *quadruplex* Jeannel'я), что может быть скорее всего объяснено закладкой здесь промежуточных жилок четвертого порядка (четвертичных) между всеми предыдущими промежуточными вместе взятыми, и главными, а также иногда и между соседними промежуточными вторичными и третичными жилками. Иногда

происходит выпадение отдельных промежуточных жилок и число их между соседними главными стволами таким образом становится четным. Это выпадение особенно легко проследить на видах *Geotrypes* (*Scarabaeidae*); им, повидимому, могут быть объяснены такие формы надкрылий, как у *Lorocega* и *Omophron*. Следующая характерная черта процесса усложнения, это его разнообразие у разных групп жуков, почему и важна рациональная номенклатура точечных бороздок по жилкам. *Calosoma sycos-*

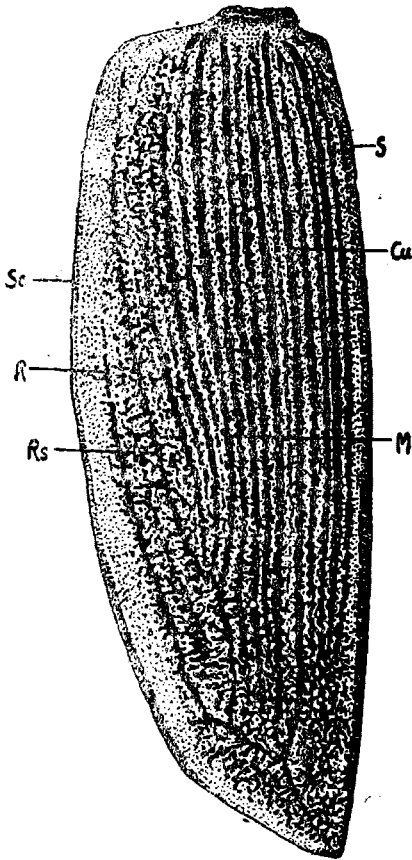


Рис. 12.

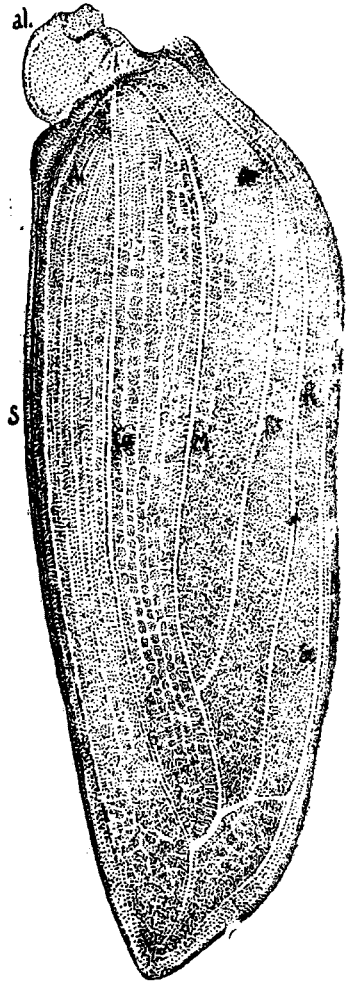


Рис. 13.

phanta L. и *Geotrypes stercorarius* L. имеют равное число (16) точечных бороздок, при совершенно различном строении их отдельных полей. Усложнение сравнительно редко (*Bolboceras*, *Blaps*) идет одинаково во всех полях надкрылья, во всех других случаях каждое поле имеет свой путь усложнения, повидимому в соответствии с тем, сильно расширено оно у данных форм или нет, что особенно хорошо видно на *Dytiscini*, *Gyrinidae* и *Hydroborini*.

ТАБЛИЦА II

Таблица усложнений жилкования надкрылий жуков

Carabidae															Число точечных бороздок			
<i>Nebria livida</i> L.	(C)	Sc	+	R	ir	Rs		rm		M		mcu		Cu	cua	A	S	9
<i>Calosoma sycophanta</i> L.	(C)	Sc	+	R	ir ir ir	Rs		rm rm rm		M		mcu	mcu	Cu	cua cua	A	S	16
<i>Scaphinotus velutinus</i> Mén.	(C)	Sc	+	R	ir ir ir ir	Rs	rm	rm rm rm	rm	M	mcu	mcu mcu mcu mcu	Cu	cua cua cua cua	A	S	26	
<i>Calosoma levi</i> Scud.	(C)	Sc	+	R	7 ir	Rs		7 rm		M		7mcu		Cu	6 cua	A	S	32
<i>Loricera pilicornis</i> F.	(C)	Sc	+	R	ir ir	Rs		rm rm		M		mcu mcu		Cu	cua cua	A	S	13
<i>Omophron limbatum</i> F.	(C)	Sc	+	R	ir ir ir	Rs		rm rm		M		mcu mcu		Cu	cua cua cua	A	S	15
Gyrinidae																		
<i>Gyrinus natator</i> L.	(C)	Sc		R	ir	Rs		rm		M		mcu		Cu	cua cua cua	A	S	10
Dytiscidae																		
<i>Dytiscus lapponicus</i> Gyll. ♂	(C)	Sc		R	ir	Rs	rm	rm rm rm	rm	M	mcu	mcu mcu mcu	mcu	Cu	cua cua cua cua	A	S	—
" " " ♀	(C)	Sc		R	ir	Rs	(rm + rm)	(rm + rm)	(rm + rm)	M	(mcu + mcu)	(mcu + mcu)	(mcu + Cu)	(cua + cua)	(cua + cua)	A	S	—
Scarabaeidae																		
<i>Codocera ferruginea</i> Eschsch.	(C)	Sc	scr	R	ir	Rs		rm		M		mcu		Cu	cua	A + S		10
<i>Hybosorus illigeri</i> Reiche	(C)	Sc	scr	R	ir ir ir	Rs		rm rm rm		M		mcu mcu mcu		Cu	cua cua cua	A + S		18
<i>Bolboceras radoshkovskii</i> Sols.	(C)	Sc	scr scr scr	R	ir ir ir	Rs		rm rm rm		M		mcu mcu mcu		Cu	cua cua cua	A + S		20
<i>Odontaeus armiger</i> Scop.	(C)	Sc	scr	R	ir ir	Rs		rm rm		M		mcu mcu		Cu	cua cua	A + S		14
Tenebrionidae																		
<i>Baps lethifera</i> Marsh.	(C)	Sc	scr scr scr	R	ir ir ir	Rs		rm rm		M		mcu mcu mcu		Cu	cua cua cua	A	S	—

Это своеобразное усложнение надкрылий путем появления промежуточных жилок между главными, возможно, аналогично развитию первичной сетки жилок во вторично расширенных полях надкрылий *Lycus*. Оно приводит к тому, что сетка всякий раз имеет прежнюю или еще большую густоту, несмотря на увеличение расстояния между соседними главными жилками, иногда в 3 или 4 раза. В случае добавочных промежуточных жилок также происходит сужение промежутков между точечными бороздками (жилок) до ширины, соответствующей ширине их на нерасширенных участках надкрылий. Эта аналогия тем более близка, что промежуточные жилки в конце концов происходят путем изменения закладки синусов, из которых произошла первичная сеть. Увеличение числа точечных бороздок может быть объяснено и тем, что элементом, укрепляющим надкрылья, являются именно столбики, входящие в состав точечных бороздок; поэтому увеличение их числа в расширенных надкрыльях может способствовать укреплению их конструкции. Следует отметить, что наибольшей сложности скульптура верхней стороны надкрылий достигает именно на основе усложненного жилкования (*Carabus*).

Наряду со сравнительно немногочисленными случаями усложнения, среди рецентных жуков имеется много форм с надкрыльями, претерпевшими упрощение, которое можно обозначить в общем как облегчение. Это очень часто встречается у хорошо летающих и подвижных форм, например *Melolonthinae* (большинство), *Cerambycidae*, *Cicindelinae*, частью *Buprestidae*, особенно же у форм с тонким сравнительно хитиновым покровом, напр. у *Lampyridae*, *Cantharidae*, *Meloidae*, *Oedemeridae*. В этих случаях облегчение строения надкрылий связано, повидимому, с облегчением всего хитинового панциря жука. В других случаях упрощение связано с общей редукцией надкрылья (например, *Staphylinidae* и близкие к ним формы). Облегченное строение надкрылий, без различного вторичного жилкования сверху (точечные бороздки) и снизу, (причем надкрылья бывают часто с киями на главных стволах жилок сверху или „неправильно точечные“), имеется из исследованных групп у семейств: *Carabidae*, *Paussidae*, *Haliplidae*, *Hygrobiidae*, *Dytiscidae*, *Gyrinidae*, *Lucanidae*, *Scarabaeidae*, *Pselaphidae*, *Silphidae*, *Staphylinidae*, *Lampyridae*, *Cantharidae*, *Buprestidae*, *Rhipiceridae*, *Lymexylonidae*, *Dascillidae*, *Helodidae*, *Melyridae*, *Nitidulidae*, *Endomychidae*, *Coccinellidae*, *Anthicidae*, *Meloidae*, *Oedemeridae*, *Pyrochroidae*, *Lagriidae*, *Cerambycidae*.

Вопрос об основном жилковании надкрылий, на базе которого возникли все эти чрезвычайно разнообразные изменения строения их, должен быть решен, повидимому следующим образом. Среди форм с облегченными надкрыльями, многие принадлежат к самым различным систематическим делениям, например, семействам, включающим вместе с ними также формы с вторичным жилкованием надкрылий (например, *Cicindelinae* из *Carabidae*, *Dineutes* из *Gyrinidae*, *Chrysobothrini* и другие из *Buprestidae* и т. д.). На том основании, что структуры измененных надкрылий этих форм сильно разнятся между собою, в то время как вторичное жилкование прочих форм тех же семейств однообразно, приходится заключить, что формы с измененными надкрыльями являются разнообразными производными форм, имевших общее всем этим группам вторичное жилкование. Но так как строение надкрылий таких мелких групп, входящих в семейства, имеющие кроме того, представителей с вторичным жилкованием, существенно не отличается от строения надкрылий более изолированных групп жуков, все представители которых имеют в настоящее время

измененное (облегченное) строение надкрылий (например, *Lymexylonidae*, *Cleridae*, *Coccinellidae*), то жилкование надкрылий этих последних групп может быть также признано основанным на вторичном жилковании. Таким образом, вторичное жилкование можно считать основой по крайней мере большинства дальнейших изменений структуры надкрылий в сторону ее облегчения.

Изменения, ведущие к облегчению надкрылий, основаны частью на дальнейших своеобразных путях развития жилкования, а также часто на его редукции. В виду их крайнего разнообразия ограничусь некоторыми примерами, иллюстрирующими главные типы таких изменений. При объяснении их происхождения важно иметь в виду не только дефинитивное строение надкрылья с вторичным жилкованием и утолщенным верхним хитиновым покровом, основное для этих изменений, но и онтогенез такого надкрылья, главные моменты которого приведены выше,—так как многие изменения по видимому легче могут быть объяснены именно изменениями онтогенетического развития надкрылья.

При изменениях вторичного жилкования, которые можно связывать с облегчением надкрылий, чаще всего происходит замена вторичных жилок мелкой или крупной, более или менее равномерной сетью жилок. Точечных бороздок на верхней стороне надкрылий тогда не оказывается, а снизу (например у *Chrysobothrini* (рис. 14), *Cicindelini*, или в проходящем свете (например у *Hugrobia*) видна сеть жилок между более толстыми главными стволами, заключающими трахеи. При этом часто (но не всегда) наблюдается развитие килей на главных стволах жилок сверху надкрылий, как у многих *Chrysobothrini*, у *Caledonica* (*Cicindelini*), и во многих других случаях. Дальнейшее развитие в этом направлении можно видеть, например у многих *Anthaxia* (*Buprestidae*), *Cicindela*, *Peltodytes* (*Haliplidae*), *Dineutes* (*Gyrinidae*) и т. д. Вслед за потерей вторичного жилкования здесь происходит и постепенная замена основных стволов сплошной однообразной сетью жилок, с округлыми ячейками, при чем трахеи идут по этой неправильной сети, с чем связана чрезвычайная изменчивость их располо-

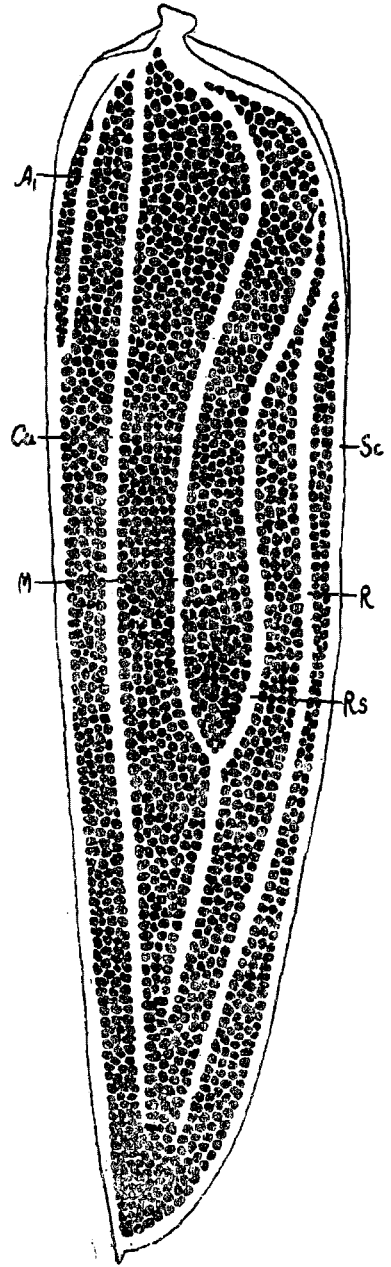


Рис. 14.

ной однообразной сетью жилок, с округлыми ячейками, при чем трахеи идут по этой неправильной сети, с чем связана чрезвычайная изменчивость их располо-

жения, наблюдавшаяся Shelford'ом у *Cicindela*. Этой стадии развития жилкования соответствует верхняя поверхность надкрылий без точечных бороздок, часто покрытая скульптурой, не зависящей от жилкования. Изменение жилкования по этому пути приводит, таким образом, к однообразной сети, даже без основных стволов, и может считаться процессом упрощения жилкования, его нивелировки.

Несколько по иному идет изменение жилкования и строения надкрылий у таких форм как *Melolonthini*: здесь также сохраняются основные стволы жилок, иногда с развивающимися на них киями (*Melolontha*), но явственно видимой снизу сети жилок между стволами не образуется, так как она, повидимому, объединяется редукцией ячеек (столбиков). Дальнейший шаг на этом пути можно видеть, например, у *Polyphylla*, имеющего надкрылья со свободным прохождением трахей внутри, без главных жилок и без килей на верхней поверхности. Эта потеря стволов жилок связана, повидимому, с образованием воздушных полостей в надкрыльях, хорошо видимых в проходящем свете. В хорошо изученных надкрыльях *Coccinellidae* (Кремер, Теодоро) трахеи также свободно проходят внутри общей полости жилок с неправильно расположенными столбиками, служащими распорками между ее верхней и нижней стенками. Хитиновые покровы надкрылий в этом случае тонки и прозрачны, цвет надкрылий зависит от тканей внутри них. Прозрачность надкрылий и объединенность всего жилкования позволили Nicolet (1847) наблюдать круговой ток крови в надкрыльях *Coccinellidae*. Сходное строение надкрылий имеют *Cleridae* (*Trichodes*). Строение надкрылий у *Coccinellidae* и *Cleridae*, повидимому, является пределом изменения жилкования в этом направлении. Вся их поверхность занята слившимися по всем направлениям между собой жилками, среди которых невозможно, конечно, отличить ни основных, ни поперечных, ни продольных промежуточных, так как трахеи проходят свободно, и ход их индивидуально чрезвычайно изменчив. В сущности такое состояние жилкования может быть признано и пределом его развития, и вместе с тем, его уничтожением вследствие превращения всего крылового органа в дефинитивном состоянии в объединенный синус. Возможности такого развития заложены в самом онтогенезе надкрылий. Таким образом можно сказать, что пределом развития жилкования является его полное объединение или, иными словами, упрощение его до состояния совершенно отличного, конечно, от примитивного. Аналогичное строение надкрылий имеют повидимому, *Dermoptera*, хотя в основе строения их надкрылий лежит иное жилкование: трахеи проходят свободно, но образований вроде столбиков там, повидимому, нет.

Отличный от предыдущих случай развития жилкования представляют *Cerambycidae* и *Rhipiceridae*. Обычно надкрылья здесь имеют более или менее явственные основные стволы жилок, снабженных трахеями (Rs большей частью без трахей), и лишены точечных бороздок (вторичного жилкования) так же как и густой равномерной сетки ячеек снизу, характерной для типа облегченных надкрылий с киями на верхней стороне жилок. С другой стороны некоторые представители этих семейств — многие *Prionini*: *Acidoderus*, *Prionoplus* (рис. 15), *Aegosoma* и *Rhipiceridae*: *Arrhaphipterus* (рис. 16) имеют явственное, но, повидимому обедненное жилкование, пропускающее сквозь толстую непрозрачную пластинку надкрылий, совершенно отличную от пластинки надкрылий *Cupedidae*. Разветвления неправильных поперечных жилок постепенно сходят на нет, переходя в морщинки верхней поверхности

надкрылий. Происхождение такого жилкования может быть объяснено, видимо, особым направлением онтогенеза надкрылий. Так, надкрылья куколки *Parandra caspica* Мёп. (рис. 17), одного из самых примитивных, пови-

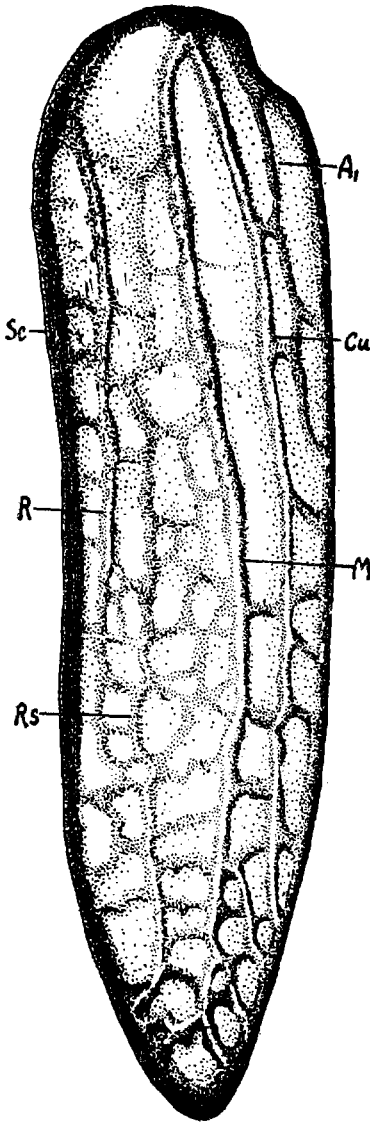


Рис. 15.

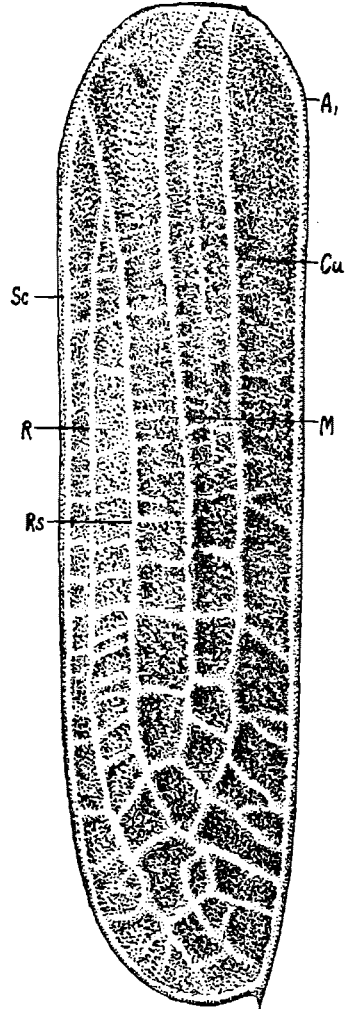


Рис. 16.

димому, рецентных дровосеков, показывают наличие сильных основных жилок с трахеями и густой равномерной сети поперечных между ними, сходной с сетью, наблюдаемой в дефинитивных надкрыльях *Chrysobothrini* снизу (рис. 14), поэтому жилкование такого типа должно быть признано скорее

всего производным от вторичного. При дальнейшей хитинизации надкрылья вся эта сеть жилок у *Parandra* начисто сравнивается: взрослый жук имеет гладкие кожистые надкрылья, на которых никакого жилкования найти нельзя. Повидимому у *Prionini* в случаях наличия видимого сверху жилкования, у куколок соответственных форм также закладывается густая сеть жилок, затем сравнивающаяся с остальной поверхностью надкрылья, но только частично, так что сильные главные стволы и их разветвления остаются заметными на дефинитивных надкрыльях (*Prionoplus* рис. 15, *Acidoderes* и другие).

Надкрылья с таким измененным жилкованием также иногда укреплены, но уже путем утолщения только главных стволов, например, у *Dorcadion*; этот случай можно назвать вторичным укреплением надкрылий.

Большой интерес представляют изменения жилкования надкрылий в тех случаях, когда они снабжены структурами, иногда приспособительного характера, как, например, „тачка“ некоторых *Ipidae* и *Bostrychidae*, или когда на боках надкрылий появляются новообразования, иногда снабженные своим жилкованием, продолжающие их поверхность далеко за пределы тела жука, например у *Mormolyce* (*Carabidae*), *Cossyphus* (*Tenebrionidae*), *Cassida* (*Chrysomelidae*). Жилкование этого листовидного продолжения, которое можно обозначить, как гипоплевра (hypopleura) у *Mormolyce* снабжено ответвлениями трахеи Sc и все образование может считаться очень сильно развитым килем на Sc. У *Oides* (*Chrysomelidae*) такие гипоплекры образованы уже не на Sc, а на R. Гипоплекры следует отличать от ложных эпиплевр (стр. 44).

Менее интересны в смысле жилкования случаи редукции надкрылий, очень нередкие у жуков. Редукция эта идет различными путями, при чем с нею обычно не связаны изменения в жилковании. Можно выделить два основных пути редукции надкрылий у жуков: во-первых, сужение надкрылий, большею частью за счет шовной области (например у многих *Oedemeridae*, у некоторых *Cerambycidae*, у *Mordellidae*) и во-вторых, укорочение надкрылий за

счет их апикальной части (особенно у *Staphylinidae*, части *Silphidae*, *Scarabaeidae* и многих других). Бывают случаи комбинации первого пути редукции со вторым (например у *Necydalis* и *Molorchus* из *Cerambycidae*, *Rhipiphoridae*) и вторичного, повидимому, удлинения надкрылий после их укорочения (*Silphini*). В обоих случаях редукция надкрылий может происходить как при вторичном их жилковании, так и при том или ином жилковании, производном от него. При вторичном жилковании, например у *Mordellidae*, укорочены соответственно редуцированной шовной области жилки Cu, cu_a, A, при чем шов вновь сомкнут. То же происходит и при редукции надкрылий, имеющих измененное (упрощенное) жилкование,

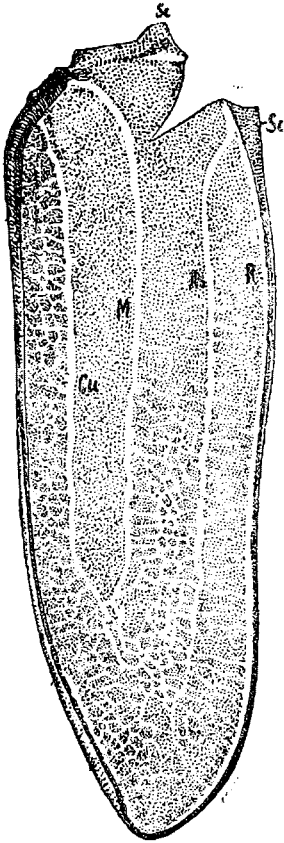


Рис. 17.

например, у *Oedemera*. Укорочение надкрылий ведет часто, особенно, если оно сильно выражено, к редукции всего жилкования, как у *Staphylinidae*; в последнем случае редукция надкрылий, повидимому, сильно отзывается и на строении задних крыльев.

Однако, вопрос о соотношениях развития надкрылий и жилкования задних крыльев совсем не разработан.

Изучение строения надкрылий жуков в сущности только начато; жилкование, как основа строения крыловых органов насекомых, естественно, должно явиться основанием и для познания строения надкрылий жуков также, как оно явилось основой плодотворного изучения задних крыльев; это есть основная мысль настоящего, по необходимости очень краткого очерка,

ОБЪЯСНЕНИЕ РИСУНКОВ

Рис. 1. Правое надкрылье *Calopteron episcopalis* (Lycidae) снизу. Обозначения см. стр. 35.—Рис. 2. Надкрылье *Protocoleus mitshellii* Till. (по Tillyard'у с изменениями в обозначениях). — Рис. 3. Надкрылье *Sojanocoleus reticulatus* Mart. (по Мартынову с изменениями). — Рис. 4. Переднее крыло *Stalis* (Megaloptera). Обозначения по Handlirsch'у. — Рис. 5. Надкрылье *Permarrhaphus venosus* Mart. (по Мартынову с изменениями в обозначениях).—Рис. 6. Левое надкрылье *Omma stanleyi* Newm. (Cupedidae) сверху.—Рис. 7. Иннервация левого надкрылья *Trachynillus varendorffi* (Carabidae) (по Жаппе'ю с изменениями в обозначениях).—Рис. 8. Трахеация базальной части надкрылья *Macrolycus flabellatus* Motsch. Lycidae). Видно разветвление трахей R.—Рис. 9. Трахеация базальной части надкрылья *Cucujus cinnabarinus* Scop. (Cucujidae). Видно разветвление трахей M, Cu и A.—Рис. 10. Расположение точечных бороздок на левом надкрылье *Helops coeruleus* L. (Tenebrionidae). Схема.—Рис. 11. Жилкование левого надкрылья *Dermestes lardarius* (Dermestidae) снизу.—Рис. 12. Левое надкрылье недоокрашенного ♂ *Dytiscus lapponicus* Gyll. (Dytiscidae) сверху.—Рис. 13. Левое надкрылье куколки *Dytiscus lapponicus* Gyll. (Dytiscidae) снизу.—Рис. 14. Левое надкрылье *Belionotus sumptuosa* Cast. (Buprestidae) снизу. Схема.—Рис. 15. Левое надкрылье *Arrhaphipterus schelkownikovi* Reitt. (Rhyparidae) сверху.—Рис. 16. Левое надкрылье *Prionoplus reticularis* White (Cerambycidae) сверху.—Рис. 17. Левое надкрылье куколки *Parandra easpica* Mén. (Cerambycidae) снизу; плечевой угол разрезан.

SUMMARY

The specialization of the fore wings or elytra of *Coleoptera* is explicable by their adaptation to the function of covering. This function had modified all the structure of the fore wings of beetles into wing cases and the ontogenetic development of these organs in the typical case—furrowed elytra—do not correspond with their probable phylogeny (Krüger, Tower). Phenomena, taking place in the individual development of elytra are similar to that designated by A. N. Severtzov as phylembryogenesis. The adaptation had not only modified the construction of the mature wing, but its ontogenetic development also, and furthermore the abnormal ontogenetic process had probably conditioned the origin of the most specialized type of elytra.

The elytra of beetles are accordingly of very peculiar venation, recognized in some cases by Adolph, Kolbe, Tillyard, Martynov. The furrows on the elytra are regarded here as corresponding to the ranges of cells among the veins of the most primitive types of elytra, as it was admitted by Adolph and Kolbe. This may be confirmed by the examination of the lower side and tracheation of such elytra.

The principal characters of the typical elytral venation of *Coleoptera* may be divided into two groups: 1) the outlines existing in the fore wings of other insects also, and 2) characters special for the elytra of *Coleoptera* only.

In the first group may be included: 1) the presence of the six principal longitudinal veins with tracheal trunks (Erichson, Comstock & Needham, Kühne) and nerves (Jeannel); these veins are interpreted according to their basal connections

as the Subcostal (Sc), Radial (R), Radius-sector (Rs), Medial (M), Cubital (Cu) and Anal (A) veins; the interpretations of elytral venation by Comstock and other authors differ greatly and none of them can be admitted as quite correct, being based upon the study of more or less occasionally chosen species of *Coleoptera*; 2) the occurrence of the cross and secondary longitudinal veins in the typical elytra, formed, as in *Orthoptera*, *Blattodea*, *Neuroptera* by the intersections of crossveins.

The following characters may be included in the second group: 1) the secondary longitudinal veins persist in all the intervals between the principal veins, and are very similar in many cases to them but have no tracheal trunks, according to their position the nomenclature of these secondary veins may be as follows: subcostoradial (scr), interraddial (ir), radiomedial (rm), medio-cubital (mcu) and cubito-anal (cua); the structure of elytra, having these veins, may be called secondary.

2) All the longitudinal veins of elytra are straightened, their apical ends being commonly united, without branching, which is common with the wings of other insects and with the hind wings of *Coleoptera*. The radial vein (R) only diverges basally in the elytra of modern beetles, the upper permian *Sofanocolus reticulatus* Mart. had, however, the medial vein divided also into branches and had no secondary longitudinal veins, so that the structure of its elytron may be recognized as primary. *Permurrhaphus venosus* Mart. (upper Permian) and some *Lycidae* (recent) have the primary structure without branching of the medial vein, but the primitivity of the latter cases is doubtful.

3) The construction of the typical elytra is very much strengthened, the upper covering layer of chitin is thickened, the longitudinal veins are enlarged and occupy practically nearly all the upper surface of elytra, the cells between them are reduced to the ranges of points or columellae in the longitudinal furrows in the case of the furrowed elytra of secondary structure. The *Cupedidae* (for instance *Omma stanleyi* Newm.) show the most primitive type of elytral construction among the recent forms. Their elytra have the semitransparent wing plate in cells between non enlarged veins. Similar structures occur in some cases in *Lycidae*. The longitudinal ranges of these cells of *Cupedidae* or ranges of points (furrows) on the elytra of other *Coleoptera* may be designated as series cellularum or striae: 1) postsubcostal (psc), 2) anteradial (ar), 3) anteinteradial (air), 4) postinteradial (pir), 5) postradial (pr), 6) antemedial (am), 7) postmedial (pm), 8) antecubital (acu), 9) postcubital (pcu), 10) anteanal (an), 11) interanal or scutellar (set); this is the rational nomenclature of the common pointstriae or furrows of beetles elytra having secondary structure. Such elytral structure is the most common in *Coleoptera* and was observed among the representatives of following families: *Rhysodidae*, *Carabidae*, *Halipidae*, *Hydrophilidae*, *Histeridae*, *Lucanidae*, *Trogidae*, *Scarabaeidae*, *Passalidae*, *Silphidae* (s. lato), *Scaphidiidae*, *Cebrionidae*, *Phylloceridae*, *Elatridae*, *Throscidae*, *Meloidae*, *Buprestidae*, *Lyctidae*, *Anobiidae*, *Heteroceridae*, *Oryopidae*, *Byrrhidae*, *Ostomidae*, *Dermestidae*, *Cucujidae*, *Colydiidae*, *Erotylidae*, *Cryptophagidae*, *Phalacridae*, *Lathridiidae*, *Melandryidae*, *Mordellidae*, *Rhipiphoridae*, *Pythidae*, *Nilionidae*, *Alleculidae*, *Tenebrionidae*, *Chrysomelidae*, *Bruchidae*, *Brenthidae*, *Curculionidae*, *Ipidae*.

The further evolution of elytra lead either to the still more strengthened constructions, sometimes allied with the complication of venation, or to the lightened or reduced elytra with more or less simplified structure.

The venation of elytra like that of *Carabini*, *Dytiscus* may be considered as complicated since between the principal veins there are many (3—7) longitudinal ones; these veins may be already seen in the pupal stage of such forms. Complicated venation of elytra occurs among the different groups of *Coleoptera* such as *Carabini*, *Omophronini*, *Loricera* (*Carabidae*), *Dytiscus* (*Dytiscidae*), *Gyrinus* (*Gyrinidae*), *Geotrypini*, *Lehrini*, *Hybosorini* (*Scarabaeidae*), *Blaptini* (*Tenebrionidae*). The complications of venation on the different intervals of elytra are disproportionate in some cases, in other—similar. If there are 3 interraddial veins in one interval, the middle being often the thickest may be regarded as secondary, and the laterals as tertiary veins, appearing in the intervals between the principal and secondary trunks. In the case of 5 veins between the neighbouring principal trunks, there are 2 quaternary veins, placed probably between the principal and tertiary. If the number of interstitial veins is 7, four quaternary veins are placed between all the veins of such interval. This nomenclature of veins coincides completely with the old common one of the elements of the superficial sculpture of elytra such as „primary“, „secondary“, „tertiary“ keels, costae etc. admitted by Kraatz and other authors, these specialized structures of elytral upper surface being based on the complications of elytral venation, described above. In some cases it may be observed that the secondary veins gradually fall out of the complicated venation (the species of

Geatrypes). This process accounts for the presence of 2, or 4 interstitial veins in an interval, between the principal trunks. More often the beetles have lightened constructions of elytra specially the well flying or soft bodied forms. Such structures of elytra were observed among the following families: *Carabidae*, *Pussidae*, *Haliplidae*, *Hygrobiidae*, *Dytiscidae*, *Gyrinidae*, *Lucanidae*, *Scarabaeidae*, *Pselaphidae*, *Silphidae*, *Staphylinidae*, *Lampyridae*, *Cantharidae*, *Buprestidae*, *Rhipiceridae*, *Lymexylonidae*, *Dascillidae*, *Helodidae*, *Melyridae*, *Nitidulidae*, *Endomychidae*, *Coccinellidae*, *Anthicidae*, *Meloidae*, *Oederidae*, *Pyrochroidae*, *Lagriidae*, *Cerambycidae*.

The process of elytral structures goes on differently in various, often systematically non allied groups, other representatives of which having often the typical secondary venation of elytra; this process consists in the substitution of the secondary venation by that, either with an equal net of veins between the principal trunks (in the last stages of this process the principal veins disappear and the principal tracheal trunks pass through the small veins of net), or with more or less united venae, frequently without the principal vein trunks with development of general cavities in the elytra or thinning of their upper chitin layer and reducing of the columellae. In the elytra strongly modified in the last way (for instance *Coccinellidae*) all the venation appears to be completely united and the principal tracheae pass freely in the general cavity of such elytron, the upper chitin layer of the elytra is supported by columellae, scattered irregularly. This is apparently the limit of the development of wing-venation of insects and simultaneously its most simplified form, as the venation occupies all the surface of the wing and is so completely united that no veins may be seen in it.

A particular way of lightening of elytra may be observed in such groups as *Cerambycidae*, *Rhipiceridae*. Here the venation of elytra is sometimes very evident, with well developed principal trunks and few irregular cross veins, visible through the more or less thickened upper covering of chitin. The origin of this type of venation may be explained perhaps by the special ontogenetic development.

As means of lightening the elytra we may regard also the cases of their reduction, often combined with modifications, described above as lightening; this process of reducing shortens all the veins or part of them, more frequently the cubito-anal, if the reduction occur in the sutural part of elytra. The reduction of elytra highly modifies the folding and venation of the hind wings. Sometimes on the contrary there are formations on the elytra, spreading their upper surface far over the limits of the body. In the case of *Mormolyce* (*Carabidae*) these formations have their own venation with tracheae, arising from the subcostal vein and appear to be a very strongly developed keel on this vein, the venation of elytra remain, however, secondary. For such formations, sometimes arising also on the Radius, the name *hypopleurae* may be offered.

ЛИТЕРАТУРА

1. Adolph, G. 1889. Ueber die Aderung der Käferflügel. Zool. Anz., 12. 1889.—
2. Berlese. 1909. Gli insetti, p. 242.—3. Breuning, St. 1926. Einige Worte zu Prof. Jeannel's Theorie über die Adephagenskulptur. Ent. Mitt. 15, p. 230—245.—4. Comstock, J. H. 1918. The Wings of Insects. Ithaca, p. 297—300.—5. Comstock, J. H. & Needham. 1898. The Wings of Insects. Amer. Naturalist.—6. Deschamps, B. 1845. Recherches microscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères. Ann. Soc. Nat., sér. 3, III, p. 254—363.—7. Erichson, W. F. 1848. Bericht über d. wiss. Leistungen im Geb. d. Entom. während d. Jahres 1847. Berlin, p. 39—46.—8. Forbes, W. T. M. 1922. The Wing-Venation of the Coleoptera. Ann. Ent. Soc. Amer., 15, p. 328—343.—
9. Idem 1928. The Protocoleoptera. Psyche, 35, p. 32—35.—10. Ganglbauer, L. 1909. Ueber die Beziehungen der Skulptur zum Tracheenverlauf in den Elytren der Coleopteren. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 59, p. 17—26.—11. Good, H. G. 1925. Wing Venation of the Buprestidae. Ann. Entom. Soc. Amer. 18, p. 251—276.—12. Handlirsch, A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig. S. 31—33.—13. Heer, C. Die Insektenfauna der Tertiärgebiete von Oeningen v. Radoboj in Croatia, I. Käfer. Leipzig. S. 76—95.—14. Hoffbauer, C. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Zeitschr. wissensch. Zool., 54.—15. Jacobson, G. Якобсон, Г. Г. 1905. Жуки России и Западной Европы, введение стр. 14.—16. Jeannel, R. 1925. Morphologie de l'élytre des Coléoptères Adephages. Arch. Zool. Exper. et génér. 64, p. 1—84.—17. Kato, M. 1923. Taiw. Hakub. J. B. (1923) No. 69. 174—177. „On the Elytra of Coleoptera“. Referat in Japanese Journ. of Zoology, 1, 1922—1928 p. (104).—