нам любезно предоставили кураторы: Н.Б. Никитский (Зоологический музей МГУ), П.С. Ситников (Тюменский областной краеведческий музей им. И.Я. Словцова), Д. Ковач (D. Kovac, Senckenberg Naturmuseum, Frankfurt am Main), М. Улиг (М. Uhlig, Museum für Naturkunde, Berlin) и М. Бранкуччи (М. Brancucci, Naturhistorisches Museum Basel).

Список литературы

Андреева Т.Р., Петров П.Н. Водные жесткокрылые подотряда Adephaga (Coleoptera) Южного Ямала и Полярного Урала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 9-20.

Зайцев Ф.А. Плавунцовые и вертячки // Фауна СССР: Насекомые жесткокрылые. Т. 4. М.-Л. , 1953. 377 с.

Eriksson U. The invertebrate fauna of the Kilpisjärvi area, Finnish Lapland. 10. Dytiscidae // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1972. Vol. 80. P. 121-160.

Jackson D.J. The influence of flight capacity on the distribution of aquatic Coleoptera in Fife and Kinross-shire // Entomologist's Gazette. 1973. Vol. 24. P. 247-293.

Nilsson A.N. The Agabus lineatus group (Coleoptera, Dytiscidae, Agabinae) // Special Bulletin of the Japanese Society of Coleopterology, Tokyo. 2003. Vol. 6. P. 91-102.

Nilsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae // Fauna entomologica scandinavica. V. 32. Leiden; New York; Köln: E. J. Brill, 1995. 192 pp.

[Petrov P.N.] Flying *Dytiscus lapponicus* // Latissimus. № 20. P. 29. [Erroneously attributed to P. Buczyńsky, correction: Latissimus. 2005. No 21 (2006). P. 46.]

Roughley R.E. A systematic revision of species of Dytiscus Linnaeus (Coleoptera, Dytiscidae). Part 1. Classification based on adult stage // Queaestiones Entomologicae. 1990. Vol. 26. P. 383-557.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA)

PALEONTOLOGICAL DATA ON THE EVOLUTION OF WATER BEETLES (COLEOPTERA)

 $A.\Gamma.$ Пономаренко 1, A.A. Прокин 2

A.G. Ponomarenko¹, A.A. Prokin²

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН ул. Профсоюзная, д. 123, Москва, 117997, Россия

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

e-mail: aponom@paleo.ru, prokina@mail.ru

¹Borissiak Palaeontological Institute. Russian Academy of Sciences ul. Profsoyuznaya 123, Moscow, 117997, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences Borok, Nekouzsky District, Yaroslavl Oblast, 152742, Russia **Резюме.** В статье приведен обзор палеонтологических данных об эволюции водных жесткокрылых. 38 семейств жесткокрылых можно отнести к водным, из них пять являются вымершими, еще четыре вымерших семейства могли иметь водных личинок, восемь семейств не известны в ископаемом состоянии. Для рецентных семейств водных жуков указаны наиболее древние находки ископаемых представителей. Приведен обзор геологического распространения вымерших семейств и сведения об образе жизни их представителей и эволюции.

Abstract. Paleontological data on the evolution of aquatic beetles are reviewed. A total 38 families of beetles can be considered aquatic; five of them are extinct; four other extinct families could have had aquatic larvae; eight families are not known from fossils. The earliest records of fossil representatives of recent families of water beetles are given. The geological distribution of extinct families is reviewed, and data on the modes of life of their representatives and on their evolution are provided.

Жесткокрылые (Coleoptera) — наиболее разнообразный отряд животных на планете, около 400000 видов описано на сегодняшний день, с учетом неописанных таксонов реальный объем их разнообразия оценивается в 1000000 видов. Жуки также и один из наиболее разнообразных отрядов в континентальных водоемах. Около 12600 видов мировой фауны (3% общего числа видов жуков) связаны с водной средой обитания, а с учетом неописанных, их число оценивается в 18000 (Jäch, Balke, 2008). Принимая оценку общего числа пресноводных животных в 125530 видов (Balian et al., 2008), доля водных жуков с учетом неописанных видов должна составлять более 14%.

Происхождение жесткокрылых связано с полуводной средой обитания – сильно разложенной грибами древесиной, скорее всего, очень влажной (Пономаренко, 1991). Важную роль в освоении водной среды сыграла покровнокрылость жуков, позволившая создать над брюшными дыхальцами субэлитральную полость, сохраняющую запас атмосферного воздуха для дыхания, а также обеспечивающую газообмен с окружающей водой.

Жесткокрылые в ходе эволюции отряда не менее 10 (Crowson, 1981) или даже 20 раз (Jäch, Balke, 2008) независимо осваивали водную среду обитания. Водные жуки являются сборной экологической группой, в которую входят представители всех подотрядов Coleoptera, характеризующиеся комплексами различных адаптаций к водной среде. Среди Мухорhaga по-видимому отсутствуют по-настоящему наземные представители, водными являются 8 из 11 семейств Adephaga и около 20 из 150 семейств Polyphaga.

Водные жесткокрылые в широком смысле представлены несколькими экологическими группами, для выделения которых учитывают: 1) время, проводимое в контакте с водой; 2) степень погружения; 3) степень зависимости от воды; 4) мотивацию контакта с водой (поиск пищи, убежища и др.) (Jäch, 1998; Jäch, Balke, 2008).

На основании этих критериев выделяются следующие группы: настоящие водные жуки, амфибиотические (настоящие амфибионты и фитофильные), полуводные (комменсалы водных млекопитающих и прибрежные), факультативно-водные жуки (Jäch, 1998; Jäch, Balke, 2008; Прокин, 2008). В данной публикации мы не рассматривали группу факультативно-водных жуков в связи с недостатком информации об образе жизни ископаемых таксонов, и по той же причине включали всех связанных с водой Hydrophiloidea, Dryopidae, Elmidae и Hydraenidae в группу настоящих водных жуков, а всех Donaciinae и Curculionoidea в группу фитофильных.

Исходя из такого подхода к пониманию объема рассматриваемой группы, 38 семейств жесткокрылых можно отнести к водным, из них 5 являются вымершими (†). Кроме того, для семейств †Elodophthalmidae Kirejtshuk et Azar, 2008, †Mesocinetidae Kirejtshuk et