

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 125

А. Г. ПОНОМАРЕНКО

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ  
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ-  
АРХОСТЕМАТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1969

Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. А. Г. Пономаренко. Труды Палеонтологического института, том 125, 1969 г.

Работа является первой сводкой по вымершим и современным жесткокрылым-архостематам. Рассматриваются особенности захоронения ископаемых остатков жесткокрылых и искажения их во время fossilization. Описывается геологическое и географическое распространение архостемат, главным образом пермских и раннемезозойских, делается попытка реконструкции их образа жизни. Приводятся 14 семейств и 83 рода жесткокрылых-архостемат, даются определительные ключи. Рассматриваются происхождение архостемат и жесткокрылых вообще, филогенез отдельных семейств и взаимоотношения архостемат с другими подотрядами жесткокрылых.

Работа представляет интерес для энтомологов — специалистов по жесткокрылым и геологов — специалистов по стратиграфии пермских и мезозойских континентальных отложений, а также для биологов, изучающих общие закономерности эволюции животного мира.

Фототабл. 14, илл. 122, библ. 4 стр.

Ответственный редактор

Б. Б. РОДЕНДОРФ

Настоящая работа посвящена историческому развитию наиболее древнего и примитивного подотряда жесткокрылых. В ней делается попытка осветить ход филогенеза этой группы с раннепермского времени доныне.

Изучение системы и филогенеза жуков, этого самого большого отряда животных (современных жуков описано уже около 400 000 видов), встречает серьезные трудности ввиду почти полного отсутствия достоверных описаний вымерших форм. Поэтому существующие классификационные и филогенетические построения основаны лишь на сравнительно-морфологическом изучении современных жуков. Об этом с сожалением писал Кроусон (Crowson, 1955) в своей монографии, посвященной естественной системе жесткокрылых. В то же время ископаемые остатки жуков, даже очень полно сохранившиеся, не являются редкостью. Так, в коллекциях Палеонтологического института АН СССР имеется около 10 тыс. остатков этих насекомых, многие из которых сохранились очень хорошо. Имеется довольно много, хотя и несовершенных описаний вымерших жуков: только из мезозоя около 300 родов. Авторы плохо знали жуков или в лучшем случае имели представление лишь о европейских жуках, среди которых почти нет представителей древних и примитивных групп. Описания, как правило, неполны, иллюстрированы очень плохими рисунками, и только скомпрометировали палеоколеоптерологию в глазах систематиков. В то же время изучение остатков вымерших жуков специалистами по современным жукам (Crowson, 1962; Abdullah, 1964, 1965) дало гораздо лучшие результаты.

При изучении вымерших жуков естественно было обратиться в первую очередь к представителям подотряда Archostemata, к которому относятся и наиболее примитивные современные и наиболее древние вымершие жуки. В изученных автором коллекциях имеется около 4000 остатков жесткокрылых из этого подотряда. Из них примерно четверть сохранилась достаточно полно, чтобы быть описанными. Они относятся к 186 видам 74 родов 11 семейств. Кроме материала, имевшегося в нашем распоряжении, ранее было описано около 20 родов вымерших Archostemata, но лишь немногие из них описаны достаточно полно для точного определения их места в системе. Кроме того, некоторое количество архостемат было описано как представители других подотрядов. Таким образом, почти все остатки вымерших Archostemata сосредоточены в изученных нами коллекциях. Это позволило подойти к их изучению с едиными требованиями и составить стандартизованные описания. К сожалению, почти все коллекции собраны на территории ограниченного региона, соответствующего части современной Палеарктики, и, следовательно, представляют вымерших Archostemata далеко не полно.

Несовершенство ранних описаний вымерших жуков и невозможность сравнения их с описанными нами без подробного изучения самих ископа-

емых остатков затрудняют составление полноценного обзора истории изучения вымерших жуков, кроме того лишь немногие из них касаются архостемат. Поэтому автор считает возможным не выделять материалы по истории изучения вымерших архостемат в особую главу.

Описанию филогенеза Archostemata мы считаем целесообразным предпослать рассмотрение особенностей захоронения ископаемых остатков жуков и связанных с этим особенностей методов их изучения. В современной литературе подобного рода материалы отсутствуют. В то же время недостаточное внимание к искажениям остатков в процессе захоронения и после него значительно обесценивает описания вымерших жуков. Этим вопросам посвящена первая глава монографии.

Во второй главе описывается геологическое и географическое распространение вымерших жесткокрылых. Так как архостематы играли главную роль среди жуков в перми и раннем мезозое, основное внимание уделено местонахождениям этих возрастов. Здесь же кратко дается палеогеографическая и палеоэкологическая характеристики мест обитания древних жесткокрылых.

Третья глава содержит описания всех таксонов Archostemata, включая роды, а также новые виды. 1 семейство, 31 род и 70 видов описываются как новые. Описанные ранее виды приводятся только в определительных таблицах. Всего описано или упомянуто в таблицах 11 семейств, 83 рода и 201 вид. Кроме того, описано или переописано некоторое число остатков жуков неопределенного систематического положения, представляющих значительный интерес для выяснения филогенеза или распространения архостемат. Определительная таблица многочисленных современных видов рода *Cupes* F., по большей части оставшихся недоступными автору, в монографии не приведена, тем более что она была дана Аткинсом (Atkins, 1963).

В последней, четвертой, главе описывается филогенез архостемат, а также обсуждаются положение подотряда Archostemata в системе жуков и его отношения с другими подотрядами.

Автор приносит глубокую благодарность профессору Борису Борисовичу Родендорфу, под руководством которого была проделана настоящая работа, и профессору Рою Кроусону (R. A. Crowson, University of Glasgow, Great Britain), неоднократно дававшему ценные советы; всем сотрудникам лаборатории палеонтологии членистоногих Палеонтологического института и в первую очередь А. П. Расницыну, принявшим участие в обсуждении этой работы, а также лицам, приславшим сравнительный материал по современным жукам, — Dr. M. D. Atkins, Forest Entomology and Pathology Laboratory, Victoria, Canada; Prof. J. G. Edwards, San Jose State College, U. S. A.; Dr. T. L. Ervin, University of Alberta, Edmonton, Canada; Dr. A. Neboiss, Museum of Victoria, Melbourne, Australia; Prof. R. Paulian, University of Abidjan, Ivory Coast и доктору Ярмиле Кукаловой (Dr. J. Kukulová, Universita Karlova, Praha, CSSR) за предоставление сведений о пермских чекардоколеидах из Чехословакии.

Данная работа проделана в Палеонтологическом институте АН СССР, где хранятся все ее типовые материалы. Фотографии и рисунки выполнены автором, фотографии чекардоколеид из Чехословакии присланы доктором Я. Кукаловой.

## ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ ВЫМЕРШИХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ И НЕКОТОРЫЕ МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Как и большинство остатков насекомых геологического прошлого, ископаемые остатки жуков редко представляют собой полное тело насекомого. Обычно наружный скелет жука оказывается расчлененным на отдельные склериты, чаще всего встречаются отдельные надкрылья, переднеспинки и стерниты брюшка. Строение этих частей тела жука почти не используется в систематике современных жесткокрылых, и по ним невозможно определить, жуку какого подотряда и семейства они принадлежат. Лишь в редких случаях, когда насекомое после смерти почти не подвергалось переносу, сохраняются более полные остатки. Но и в этом случае отпечаток обычно представляет собой слепок верхней стороны тела жука без ног и антенн, что мешает определению его систематического положения. Очень редко встречаются отпечатки, пригодные для всестороннего изучения, на которых видно строение важных в систематическом отношении деталей тела.

Особенно немногочисленны находки хорошо сохранившихся пермских жуков. Из 200 собранных остатков менее десятка представляют собой отпечатки тела жука, но и среди них лишь три сохранились более или менее полно. Поэтому система пермских жуков является в сущности паратаксонимической системой надкрылий. Тем не менее пермские жуки могут быть классифицированы на основании изолированных надкрылий с гораздо большим основанием, чем мезо-кайнозойские. Они немногочисленны и, по-видимому, все или почти все относятся к подотряду Archostemata, поэтому конвергенции в строении надкрылий среди них менее распространены, чем среди очень многочисленных и разнообразных мезо-кайнозойских жесткокрылых. Кроме того, именно выработка типичного для жесткокрылых строения надкрылий является у пермских жуков основным эволюционным процессом. Пермские жуки оказываются весьма сходными по строению тела, но сильно отличаются по строению надкрылий. Это делает классификацию пермских жуков лишь по надкрыльям достаточно обоснованной.

Предлагаемая нами классификация пермских жуков строится почти исключительно на основании сохранившегося у них жилкования надкрылий. Такие признаки, как пропорции и тонкое строение надкрылий, широко использованные Б. Б. Родендорфом (1961) в классификации пермских жесткокрылых Кузнецкого бассейна, должны применяться очень осторожно, так как они сильно зависят от условий fossilization и посмертных изменений насекомого, а также деформации вмещающих пород. При изучении жуков из нижнетриасового местонахождения Джайляучо нами было обнаружено, что такие деформации могут очень сильно искажать форму и размеры ископаемого остатка. На рис. 1, а показан отпечаток жука из Джайляучо, сильно искаженный сдвигом. Надкрылья этого жука имеют совершенно разную форму и размеры и найденные отдельно легко могли бы быть отнесены к различным таксо-

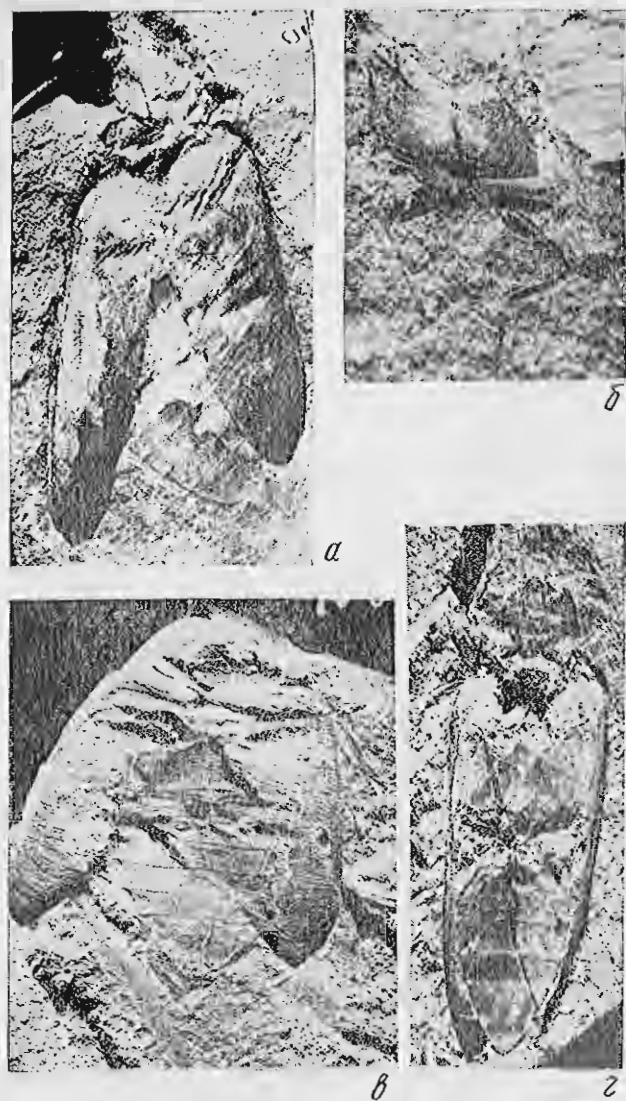


Рис. 1. Остатки жуков из нижнетриасового местонахождения Джайляучо, сильно искаженные растяжением вмещающей породы

*a, в и г* — *Hadeocoleus gigas* sp. nov.: *a* — экз. № 2240/151, *в* — экз. № 2240/202, *г* — экз. № 2240/322; *б* — заднегрудка и задние ноги неопределенного жука, экз. № 2069/1279

нам. Рис. 1, б показывает заднегрудь и задние ноги жука из того же местонахождения. На этом отпечатке одно бедро более чем в полтора раза длиннее другого, в то время как в соответствующих голенях наблюдается обратное соотношение. То, что подобное искажение имело место, легко установить на полных отпечатках жуков в том случае, если направление растяжения не совпадает с осью тела жука. В этом случае отпечаток становится асимметричным и истинная форма жука может быть восстановлена путем координатных преобразований, сходных с методами, которыми работал Томпсон (D'Arsy Thompson, 1942). Если ось искажения совпадает с осью жука или сам остаток несимметричен (надкрылье, крыло), искажение не может быть установлено и тем более не может быть исправлено на отдельном объекте. На рис. 1, в, г показаны отпечатки двух жуков из Джайляучо, сходных по морфологии, но сильно отличающихся по пропорциям. Если бы эти жуки были найдены отдельно, не было бы никакого сомнения в том, что они относятся к разным систематическим группам.

Подобные искажения, по-видимому, встречаются довольно часто, и способы их исправления применительно к разным группам организмов были рассмотрены многими авторами. Нами были применены графические и фотографические способы, предложенные Сзуем (Sdzuy, 1962), в работе которого даются также краткий обзор других методов и библиография по этому вопросу. Методы, предложенные Сзуем, основаны на использовании двух симметричных объектов, лежащих на одном образце. Такие образцы в коллекциях немногочисленны, но нам удалось применить эти методы, несколько модифицировав их. У многих жуков при фоссилизации отрывалось и захоронялось под углом к остальным частям тела. В этом случае жук представляет собой в сущности два объекта, направление осей которых не совпадает, и к нему можно применить методы, предложенные Сзуем. Кроме того, при деформации многие остатки приобрели складчатость или исчерченность. Изучение образцов с двумя объектами показало, что направление этой исчерченности совпадает с направлением искажения и она может быть использована в качестве основы для определения взаимной ориентации объектов, расположенных на разных образцах. Благодаря этому удалось восстановить и часть одиночных объектов. Рис. 2 показывает часть объектов с рис. 1 после коррекции. Рис. 2, а, б показывают объекты с рис. 1, а, в, сфотографированные под углом в 43°. Рис. 2, в—д изображают объекты с рис. 1, а, в, г, скорректированные графическим способом. Оба способа дают сходные результаты. Фотографический способ,

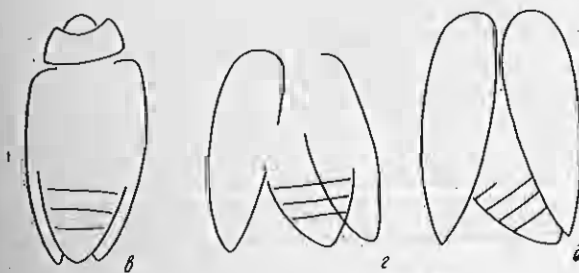
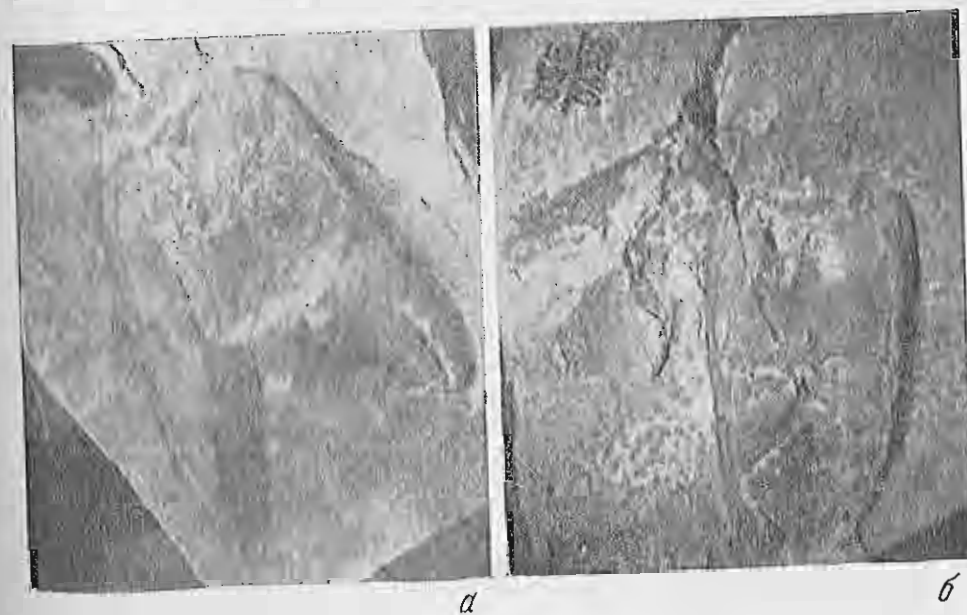


Рис. 2. Изображение жуков с рис. 1, скорректированные фотографическим (а, б) и графическим (в, г, д) путями

*а, д* — экз. № 2240/151, *б, в* — экз. № 2240/322, *г* — экз. № 2240/202

конечно, более желателен, но требует специального оборудования. Подробное описание примененного метода можно найти в указанной выше работе Сзуя. При описании объектов, которые могут быть подобным образом искажены, желательно использовать лишь пропорции отрезков, расположенных по одной прямой, как наименее подверженные искажениям. Предпочтительно также описывать объекты с косым растяжением, где отношение длины к ширине искажено меньше, чем на объектах, направление оси искажения которых совпадает с осью объекта.

Даже при отсутствии искажений, вызванных послефоссилизационными растяжениями и сжатиями, отношение длины и ширины надкрылья не может быть надежным признаком из-за его выпуклости. Одно и то же надкрылье может при фоссилизации уплощаться в разной степени, что и приводит к сильным изменениям пропорций. Поэтому мы считаем, что отличия, принятые Родендорфом (1961a), не являются достоверными.

Еще одним источником ошибок при описании надкрылий и интерпретации их жилкования является подгибание их переднего края. На отпечатке надкрылья часто не видно подогнутого субкостального поля и плечевая часть смята, что приводит к уменьшению числа жилок и кажущемуся слиянию их у основания. Особенно часто субкостальное поле не видно, когда оба надкрылья захораниваются в соединенном состоянии. Многие пермские купоиды обязаны своим систематическим обособлением именно неполной сохранности. На рис. 3 показана схема подгибания передних полей надкрылья при фоссилизации. В случае *a* и *г* строение надкрылья может быть изучено полностью; в случае *б* его субкостальное поле обычно закрыто, но может быть отпрепарировано при мягкой вмещающей породе; в случае *в* субкостальное поле надкрылья не может быть изучено. Естественно, что одно и то же надкрылье в случаях *в* и *г* будет сильно отличаться по пропорциям и жилкованию.

Представление о ветвлении жилок надкрылий кузбасских купоидов (Родендорф, 1961a) основано также на артефактах, возникших при фоссилизации. Кажущееся ветвление жилок у *Kaltanocoleus*, *Archicupes* и других возникло из-за складок и перегибов надкрылий при захоронении. Настоящее ветвление жилок надкрылий купоидов можно наблюдать только у некоторых представителей *Tshekardocoleidae* и *Asiocoleidae*.

Изображения надкрылий даются в настоящей работе в несколько развернутом виде (близком к положению на рисунке 3, *г*). Это облегчает их сравнение и дает возможность показать строение передних полей надкрылья. На изображениях надкрылий в естественно-выпуклом состоянии рассмотреть строение важных в систематическом отношении передних полей надкрылья часто не удастся.

В сечении надкрылье жуков не является простой однослойной пластинкой, а представляет собой сложное, многослойное образование. Подробно его строение будет рассмотрено ниже, здесь же мы остановимся лишь на влиянии строения надкрылья на вид ископаемых остатков.

На рис. 4, *a* схематически приведен разрез через участок надкрылья жука. Стрелками на нем показаны различные уровни раскола камня с ископаемым остатком при его разбивании. Фигуры *б—г* показывают форму получившихся при этом отпечатков. Строение отпечатков одного и того же надкрылья в этих случаях будет совершенно различным, и, если не учитывать этого явления, разные отпечатки одного и того же надкрылья могут быть отнесены к разным таксонам. Это, по-видимому, имело место при описании Дунстаном триасовых жуков из Австралии (Dunstan, 1924). Иногда камень с отпечатком раскалывается сразу на нескольких уровнях, часть отпечатка между разломами выкрашивается, строение прямого и обратного отпечатков одного и того же надкрылья оказывается различным. На рис. 5 изображен такой случай. Здесь пря-



Рис. 3. Схематическое изображение поперечного сечения надкрылья жука из семейства Permocupedidae

*a* — естественное состояние; *б, в, г* — изменения при захоронении

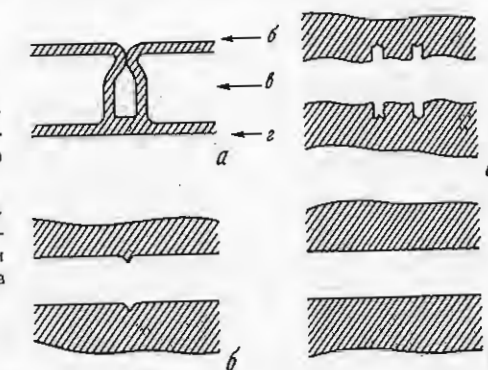
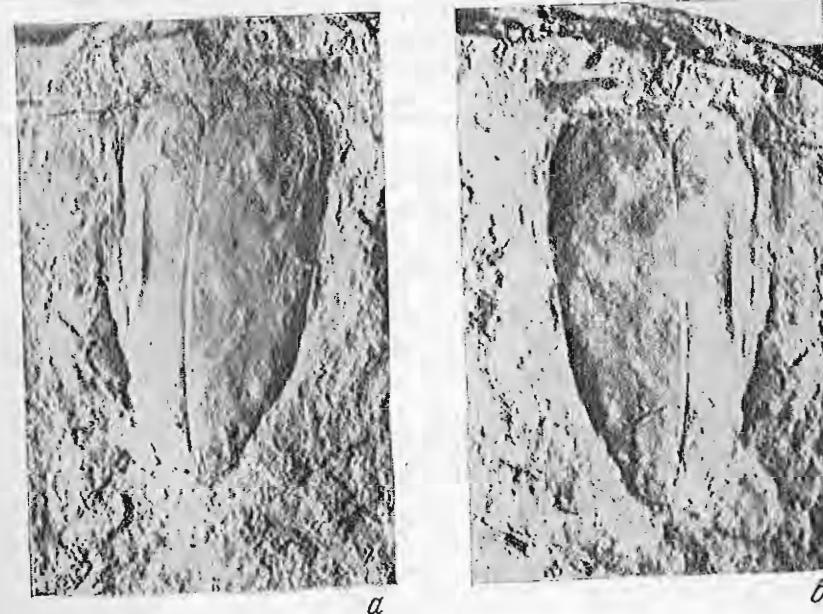


Рис. 4. Изменение внешнего вида ископаемого остатка надкрылья в зависимости от места раскола включающего его образца

*a* — участок двухслойного надкрылья с колумеллой, поперечное сечение, схема *б, в, г* — поперечное сечение ископаемых остатков при уровнях раскола, показанных стрелками на рис. 4, *a*

Рис. 5. Прямой (*a*) и обратный (*б*) отпечатки надкрылий *Hadeocoleodes calus* sp. пов. из нижнеюрских отложений в хребте Кетмень; на прямом отпечатке хорошо видны следы колумелл, полностью отсутствующие на обратном



мой отпечаток имеет строение, как на рисунке 4, а, а обратный, — как на рис. 4, б.

Надкрылья многих пермских и некоторых мезо-кайнозойских жесткокрылых имеют ячеистое строение. Именно такое строение имеют надкрылья наиболее подробно изученных нами купонидов. При разломе камня с отпечатком ячеек часто не освобождаются от породы полностью. Установление истинных отношений затрудняется тем, что из-за малых размеров ячеек надкрылий часто не могут быть очищены при препарировке. Различные варианты внешнего вида отпечатков надкрылий с разной формой ячеек изображены на рис. 6.

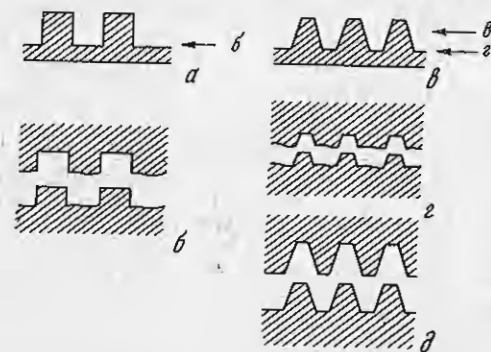


Рис. 6. Схематическое изображение поперечного сечения надкрылий с цилиндрическими (а) и коническими (б) ячейками; размер ячеек на ископаемых остатках первого не зависит (а), а у второго сильно зависит (б, в, г) от места раскола образца с остатком (указано стрелкой)

Мезозойские жуки, как правило, могут быть классифицированы только по очень полным остаткам. Их надкрылья уже не отличаются от надкрылий современных жуков, причем, начиная с юры, жуки все время очень многочисленны и разнообразны, и таксономическая ценность признаков их надкрылий не может быть выше, чем у современных. У современных жуков надкрылья представителей многих семейств могут быть совершенно одинаковыми, в то время как в одном семействе или даже роде могут быть различия, далеко выходящие за рамки семейственных различий у пермских форм. Таким образом, изолированные надкрылья мезозойских жуков обычно не могут служить ни целям систематики и филогении, ни целям стратиграфии.

Наиболее ценным для филогении признаком имаго являются, по-видимому, крылья. К сожалению, строение крыльев почти никогда не удается рассмотреть у ископаемых остатков жесткокрылых. Другие же важные для филогении признаки строения имаго (строение пищеварительного тракта, яичников и эндоскелета) вообще не могут быть изучены у вымерших жуков. Строение гениталий у вымерших жуков может быть изучено еще реже, чем строение крыльев и, кроме того, дает менее надежные результаты из-за того, что почти невозможно установить взаимное расположение сохранившихся склеротизованных частей.

Более или менее полно строение заднего крыла можно изучить лишь у одного отпечатка из нескольких сотен. Наиболее полно оно может быть изучено у изолированных крыльев, так как в остальных случаях часть крыла налегает на склериты тела и жилкование этих частей рассмотреть не удастся. Жилкование задних крыльев, лежащих в нормально сложенном положении на брюшке, изучить не удастся, хотя бы надкрылье и было оторвано при захоронении. В коллекциях Палеонтологического института примерно на 10 000 остатков жуков имеется лишь 4 отпечатка изолированных крыльев. Но даже и в этом случае жилкование крыльев не может быть изучено полностью. Крылья жуков в покое сложены несколькими складками; если перед смертью жук летел и его крылья были полностью расправлены, то после смерти они автоматиче-

ски складываются по этим складкам. Среди всех известных нам ископаемых остатков жесткокрылых не нашлось ни одного, у которого крылья были бы расправлены полностью. Из-за этого разные поля крыла накладываются одно на другое, жилки перекрещиваются, расстояние между ними изменяется, жилки, нормально расположенные сзади  $CuA$ , оказываются впереди нее. Кроме того, по изолированному крылу нельзя сказать, жуку какого рода, а тем более вида, оно принадлежит. Здесь наблюдается положение, обратное тому, которое имеет место с надкрыльями, где можно часто охарактеризовать род и вид, но нельзя определить семейство, а тем более подотряд. По строению крыльев, за исключением немногих мелких форм с сильно редуцированным жилкованием, можно точно определить подотряд, надсемейство, а более мелкие таксоны обычно неопределимы.

В то же время изучение строения задних крыльев необходимо при построении системы и описании филогенеза. Задние крылья являются чисто имагинальным признаком, и на них гораздо более вероятно действие закона Долло. Даже в крыльях куколок присутствуют в основном лишь трахеи и очень слабо представлены жилки, поэтому вероятность обратного восстановления жилки, утраченной в крыле взрослого жука, очень низка. Действительно, в тех случаях, когда крупные жуки происходят от мелких с сильно редуцированным жилкованием, жилкование не восстанавливается вновь, а механические свойства утраченных жилок принимает на себя появляющийся гофр. Этот случай можно наблюдать среди Staphyliniformia, где крылья крупных Silphidae имеют очень бедное жилкование и сильно развитый гофр. Поэтому мнение Кроусона (Crowson, 1962) о неподчинении жилкования задних крыльев закону Долло кажется нам совершенно неверным. Напротив, даже имеющиеся в нашем распоряжении немногочисленные палеонтологические данные показывают, что задние крылья разных групп жуков различаются уже на ранних стадиях филогенеза. Филогенетические построения Форбса (Forbes, 1922, 1926), сделанные почти исключительно на основании строения и характера складывания крыльев современных жуков, хорошо подтвердились изучением вымерших.

Изменения многих других признаков, используемых в систематике, гораздо менее соответствуют закону Долло, так как при утрате этого признака у имаго он обычно сохраняется у личинки и куколки. Так, например, у всех пермских жуков имеется лишь пять видимых стернитов брюшка (третий — восьмой), как и у современных Cupedidae. Это, однако, не мешает нам считать их предками более поздних жуков, у которых видно гораздо большее число сегментов. Личинка и куколка жуков имеют полный сегментарный состав, и сегмент, утраченный у имаго предка, может вновь появиться у имаго потомка. Особенно часто это встречается у фетализованных жуков, когда имаго совершенно неродственных *Micromalthus* (Archostemata), *Thylidryas* (Bostrychoformia, Dermestidae) и *Atactocerus* (Cucujiformia, Lymexylonidae) оказываются очень сходными просто из-за того, что имеют строение, сходное со строением куколки; строение же их крыльев совершенно различно. Такое положение заставляет уделять строению задних крыльев вымерших жуков особое внимание, и желателен изучение каждого, даже неполного остатка заднего крыла.

Очень большое значение для установления филогенеза и системы жесткокрылых имеет изучение их личинок. К сожалению, даже в тех случаях, когда личинки известны, остается почти невозможным связать соответствующих имаго и личинок. Имаго и личинки жуков представляют собой в сущности совершенно разные организмы, резко отличающиеся по экологии и адаптациям, и эволюционируют они в значительной степени независимо. Филогенез жесткокрылых в целом должен быть,

следовательно, синтезом филогенезов и имаго и личинок и не может быть выяснен на основании изучения одной какой-то фазы. Это увеличивает ценность тех немногих личинок, для которых известны ископаемые остатки. Так, например, изучение личинки жука *Coptoclava* Ping из мезозоя Забайкалья показало, что он, несомненно, является представителем особого семейства (Пономаренко, 1961). В то же время изучение взрослого жука, который, по-видимому, соответствует этой личинке, не позволило бы придать ему столь обособленное систематическое положение. Вследствие этого каждый найденный остаток личинки жука должен быть изучен с особым вниманием.

Наилучшим методом изучения ископаемых остатков жуков нам представляется их фотографирование с последующим выделением на матовых отпечатках, намеренно напечатанных вялыми, интересующих нас деталей. Такой опосредованный способ позволяет получить гораздо более высокую точность, чем при рисовании с рисовальным аппаратом, и выделить детали, интересующие нас в данный момент, не теряя в то же время целостности изображения. Часто объект для выделения деталей строения должен быть освещен очень косым светом, из-за чего при отчетливости одних частей отпечатка другие совершенно не видны. Фотографию, на которой равно хорошо были бы видны все детали строения, удается получить очень редко. Серия же фотографий объекта, на каждой из которых хорошо видны лишь его отдельные части, не дает цельного представления. Фотографии сильно страдают при типографском воспроизведении, многие детали строения на них утрачиваются, и работы, иллюстрированные лишь фотографиями (Crowson, 1962; Zeuner, 1961, 1962), оказываются еще более неполными, чем работы, иллюстрированные лишь рисунками. Многие признаки, особенно форма склеритов, очень трудны для словесных описаний, и если их трудно рассмотреть на фотографии, то при отсутствии рисунка они оказываются утраченными для сравнения. Поэтому сопровождение описаний рисунками, хотя бы схематичными, показывающими лишь форму отдельных склеритов, кажется нам обязательным.

Остатки, где хорошо сохранился хитин, лучше изучать и фотографировать под слоем спирта; рельефные же отпечатки, наоборот, должны изучаться и фотографироваться сухими. Это также затрудняет получение одной фотографии, где были бы видны все детали. На фотографии выемки рельефа и темные пятна хитина выглядят очень похоже, что сильно запутывает картину.

Часто при расколе камня объект открывается не полностью. Лишняя вмещающая порода, если она мягкая, может быть удалена препаровальной иглой. Для особенно тонкой работы следует применять энтомологические булавки. При препарировании объекта, заключенного в твердой породе, хорошие результаты могут быть получены лишь с помощью препаровальных приборов, работающих по принципу отбойного молотка. Твердые породы можно сделать более мягкими путем обработки кислотой, но при дальнейшей препаровке часто сильно страдает рельеф.

Иногда объект обугливается и на нем ничего не удается разобрать. Обработав его концентрированной кислотой, можно с помощью выделяющихся пузырьков газа почти полностью удалить обуглившееся органическое вещество. При этом обычно обнажается замаскированный ею рельеф.

Промеры объектов делались по следующей схеме:

длина и ширина склерита (если это не оговорено специально) измерялись в его наиболее длинной и широкой частях;

длина головы измерялась от конца верхней губы до основания головы, но не до вершины переднеспинки, которая часто прикрывает часть головы. На отпечатках задний край головы обычно хорошо виден, даже если он закрыт переднеспинкой;

длина стернитов груди и брюшка измерялась по прямой, параллельной оси тела, причем длина переднегруди бралась без интеркоксального отростка, длина последнего измерялась от переднего конца тазиков; границей средне- и заднегруди, если шов между ними не виден, считается середина средних тазиков;

длина брюшка измерялась от интеркоксального выроста на первом видимом стерните до вершины последнего видимого стернита;

общая длина жука измерялась от вершины верхней губы до конца брюшка; если брюшко частично сдвинуто, то длина уменьшалась соответственно сдвигу, который определялся как расстояние между основанием задних тазиков и передним краем интеркоксального выроста на первом видимом стерните брюшка. Следует учитывать, что первым стернитом брюшка у жуков называется первый видимый, который у *Adephaga* является морфологически вторым, а у остальных жуков (кроме фетализованных, как, например, *Micromalthus*) — третьим. В тех случаях, когда это специально не оговорено, имеются в виду видимые стерниты и первый—пятый стерниты означают у *Archostemata* соответственно третий—седьмой истинные;

Вершиной склерита считается его конец, наиболее удаленный по оси тела от центра жука, за который традиционно принимается точка между передне- и среднегрудью.

Названия паратаксономических объединений жуков даются в кавычках. На всех рисунках одно деление масштабной линейки равно 1 мм.

# ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОСТАТКОВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Возможность определения ископаемого остатка жесткокрылых сильно зависит как от его сохранности, так и от его возраста. Чем древнее найденный ископаемый остаток, тем легче он может быть определен, и даже неполный остаток позволяет высказать обоснованное мнение о его систематической принадлежности и возрасте.

Возраст пермских отложений может быть определен на основании одних лишь найденных надкрылий, особенно если это не единичный экземпляр. В местах же, где хорошо изучена последовательность фаун, например в Кузнецком бассейне, возраст может быть определен даже по одному надкрылью. Изучение пермских архостемат Кузнецкого бассейна показало, что степень совершенства строения надкрылий хорошо совпадает с их временной последовательностью. В этих условиях возраст остатка может быть с весьма высокой вероятностью определен даже по новому виду. В других местах, где распространены смешанные фауны, не образующие прямой генетической последовательности, такое определение возраст было бы гораздо менее обоснованным. Синхронизация таких фаун по немногим экземплярам также может оказаться ошибочной. Так, среди жесткокрылых из местонахождения Караунгур, относящегося к самому концу верхней перми, найдено надкрылье, почти неотличимое от надкрылья жука, обитавшего в Кузнецком бассейне только в самом начале позднепермского или даже в конце раннепермского времени.

В мезозое стратиграфическое значение имеют лишь полные остатки жесткокрылых. Изолированные надкрылья, особенно если из местонахождения сделаны немногочисленные сборы, как правило, не могут иметь стратиграфического значения. В то же время стратиграфическая ценность даже полных остатков снижается низким уровнем знания мезозойских жесткокрылых. Описанные виды не составляют и тысячной части мезозойских видов, но и они описаны в подавляющем большинстве настолько плохо, что их нельзя сопоставить с вновь найденными. Исключения составляют только жуки семейства Cupedidae, которые могут быть довольно легко отличимы от представителей других семейств и среди которых описанные виды составляют уже заметную часть всех существовавших. Другие же мезозойские жуки не могут приобрести существенного стратиграфического значения без затраты большого объема труда многих исследователей.

Третичные и четвертичные жуки, как уже указывалось, очень близки к современным и мало изменились за третичное время, поэтому даже будучи изученными, они, по-видимому, не приобретут серьезного стратиграфического значения. В то же время из-за их близости к современным легко представить себе их экологию, что может иметь большое значение для палеобиоценологии, палеогеографии и исторической зоогеографии, остающихся до настоящего времени в значительной степени

спекулятивными. В свою очередь изменение географического распространения жесткокрылых во времени может использоваться в стратиграфических целях. Особое значение в этом отношении имеет фауна балтийского янтара, где при большой численности находок и их очень хорошей сохранности, дающей полную возможность их сравнения с современными насекомыми, есть реальная возможность воссоздания биоценоза, отделенного от нашего времени 30 млн. лет. Поэтому вполне понятен интерес к изучению насекомых янтара среди энтомологов многих стран мира.

## ПЕРМСКИЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

Самые древние остатки вымерших жесткокрылых найдены в отложениях раннепермского возраста. В более древних отложениях остатки жесткокрылых не найдены даже там, где в нижнепермских отложениях их собрано довольно много. В то же время древнейшие найденные жесткокрылые по строению тела уже настоящие жесткокрылые со всеми их основными признаками. Поэтому вполне возможны находки жуков более древнего, карбонового возраста.

Характер географического распространения пермских жесткокрылых оказывается очень интересным. В то время как в мезозойских местонахождениях остатки жуков встречаются повсюду, в перми они распространены очень неравномерно:

|                  | Местонахождение | Количество родов |
|------------------|-----------------|------------------|
| Европа           | +               | 18               |
| Северная Азия    | +               | 20               |
| Южная Азия       | —               | —                |
| Австралия        | +               | 2                |
| Африка           | +               | —                |
| Северная Америка | +               | —                |
| Южная Америка    | —               | —                |

Остатки пермских насекомых найдены на всех континентах, кроме Южной Америки. Весьма вероятно, что Южная Америка и Южная Азия входили в это время в состав единого континента — Гондваны — вместе с Австралией и Африкой, где пермские насекомые найдены. Поэтому можно считать, что пермские насекомые найдены на всех континентах. В то же время многочисленные и разнообразные остатки жесткокрылых найдены только на территории Европы и Северной Азии. Число находок остатков жуков в мезозойских местонахождениях обычно пропорционально общему числу находок, а в перми такой зависимости не наблюдается и число жуков сильно зависит от географического положения местонахождения. Представляется, что эта закономерность не случайна и наиболее вероятное ее объяснение заключается в том, что Европа и Северная Азия были местом возникновения этого отряда насекомых или, во всяком случае, местом их первичного расселения.

Наиболее древние представители жесткокрылых найдены в Чехословакии, местонахождении Обора (Obora) в Босковицком грабене в Моравии. Возраст этого местонахождения определяется как низы верхнего отена (Kukalová, 1965), что, по устному сообщению Кукаловой, соответствует низам сакмарского или верхам ассельского яруса. Жуки, найденные здесь, образуют довольно значительный комплекс, состоящий по крайней мере из восьми родов, относящихся к семейству Tshekardocoleidae. Здесь найдено около 1000 насекомых, из них 16 — жуки. Такая частота представляется для начала перми очень высокой. Возможно,



жуками с Урала и отенскими жуками из Чехословакии, хотя между последними пролегает гораздо больший интервал времени. Это, по-видимому, связано с развитием на территории Ангарида умеренного климата, приведшего к резкой перестройке биоценозов на границе карбона и перми или в раннепермское время. Во вновь возникающих биоценозах ангарской глоссоптерисовой флоры жукам (новой, недавно возникшей группе) было легче найти свободные экологические ниши, найти возможность для быстрых эволюционных изменений.

На территории Западной Европы и Северной Америки, где сохранение влажного и теплого климата способствовало сохранению позднекарбоновых биоценозов, таких возможностей не было. Поэтому здесь жуки не получают такого массового развития, как на Ангарида. Следует отметить, что в Северной Америке, несмотря на большое число собранных остатков раннепермских насекомых, не было найдено ни одного жука. В то же время здесь мы видим наибольшее число карбоновых реликтов. Таким образом, обилие жуков в пермское время обнаруживает положительную корреляцию с умеренным климатом и антикоррелирует с сохранением карбоновых реликтов.

В более молодых по сравнению с кузнецкой свитой отложениях жуки собраны на территории европейской части СССР на Урале и в Архангельской области (Сояна), в Сибири — в отложениях ильинской и ерунаковской свит в Кузнецком бассейне; бугариктинской свиты на Тунгуске, акколканской и майчатской свит в Кендерлыкской мульде в хребте Саур. Немногочисленные находки изолированных надкрылий сделаны на севере Якутии и в Красноярском крае. К концу пермского времени относится первая находка немногих остатков жуков в Австралии. Здесь мы встречаемся с жуками, относящимися к наиболее прогрессивным пермским ветвям, паратаксономическим «семействам» *Permosynidae* и *Schizocoleidae*. Среди членов этих «семейств» могут быть наряду с *Archostemata* и представители высших подотрядов — *Polyphaga* и *Adephaga*. Это наводит на мысль, что мы имеем здесь дело с ограниченной миграцией с Ангарида в Гондвану лишь самых прогрессивных представителей пермских ангарских жуков. Следует при этом учитывать, что более поздние австралийские фауны жуков, например позднетриасовая фауна Денмарк-Хилл, кажутся весьма архаичными по сравнению с одно-возрастными евро-азиатскими. К сожалению, неизвестны остатки позднепермских жесткокрылых с территории Западной Европы и Северной Америки, мало известно и жесткокрылых с севера и востока Ангарида, так что получить полную картину развития жесткокрылых в позднепермское время пока не представляется возможным.

В то же время не приходится сомневаться, что наиболее быстрое развитие пермских жесткокрылых происходило на территории Ангарида и что одним из таких мест была Кузнецкая котловина. Здесь шло интенсивное прогрессивное развитие жуков, их фауна претерпевала быстрые и непрерывные изменения, так что наблюдается ясная преемственность между кузнецким, ильинским и ерунаковским фаунистическими комплексами. Вероятно, здесь мы имеем дело с развитием местной фауны, а пришельцы если и имеют значение, то оно невелико.

Уже к ильинокому времени в Кузнецкой котловине значительно сокращается число *Permosynidae*, к ним относятся здесь уже менее  $\frac{1}{3}$  фауны. Из этого семейства лишь два рода доживают до конца перми и не появляется ни одного нового. Зато найдено довольно большое число *Rhombocoleidae* и *Taldycupedidae*, представителей паратаксономических «семейств» *Schizocoleidae* и *Permosynidae*, включающих формы, переходные от архостемат к высшим подотрядам. Семейство *Rhombocoleidae* представлено двумя родами, теми же, что и в следующее, ерунаковское время; семейство *Taldycupedidae* представлено одним эндемичным родом.

*Rhombocoleidae* и *Taldycupedidae* достигают расцвета в Кузнецкой котловине в ерунаковское время, *Permosynidae* составляют менее  $\frac{1}{6}$  фауны. Многочисленные паратаксономические «семейства» *Schizocoleidae* и *Permosynidae*. Возможно, что лишь семейство *Taldycupedidae* сохранило полностью наземный образ жизни, остальные в значительной степени оказались связанными с водой. К сожалению, находки остатков тел пермских жуков в Кузнецком бассейне очень редки, и об эволюции приходится судить в основном по изменениям строения надкрылий.

Немногочисленные остатки жуков, собранных в других местонахождениях Ангарида (к северу от Кузнецкого бассейна), относятся к весьма прогрессивному «семейству» *Schizocoleidae*.

Характер эволюции жуков на западных окраинах Ангарида (Приуралье) был совсем иным. Здешние фаунистические комплексы не кажутся постепенно развивающимися на месте как целое, а представляют собой смесь ранних мигрантов, переживших время своего существования в Кузнецкой котловине и дававших иногда всплески видообразования, и более поздних мигрантов, существовавших синхронно с кузнецкими. Жуки продолжают оставаться редкими насекомыми: один жук приходится на 250 собранных насекомых, в то время как в Кузбассе — на 15.

Среди жуков из казанских местонахождений европейской части СССР (Сояна, Тихие Горы, Каргала) главную роль играют *Permosynidae*, которые составляют более  $\frac{2}{3}$ . Они представлены одним родом, общим с кузнецкой фауной, и одним эндемичным родом с четырьмя видами. Этот род наиболее близок по строению антенн и надкрылий к мезозойским *Cupedidae*. Весьма продвинутые семейства *Taldycupedidae* и *Rhombocoleidae* имеют по одному роду.

Жуки татарского века представлены только сборами из единственного местонахождения Кытак в Северном Предуралье. Здесь найдены жуки из семейства *Permosynidae*. Из двух родов один — монотипический эндемичный, второй, найденный в числе двух видов, известен также из казанских отложений Южного Предуралья и из кузнецкой свиты. Отложения, в которых найдены эти остатки, прежде относили к белебеевской свите казанского яруса. В настоящее время их считают нижнетатарскими.

Смешанный характер носит и фауна географически более близкого к Кузнецкому бассейну местонахождения Караунгур в хребте Саур. По фауне конхострак оно синхронизуется с верхами татарского яруса европейской части СССР и слоями Белмонт Австралии (устное сообщение Н. И. Новожилова). Здесь жуки встречаются гораздо чаще, чем в Европе и Австралии, но не менее половины из них составляют *Permosynidae*. Среди последних один относится к виду, известному из ерунаковской свиты Кузнецкого бассейна, а второй неотличим от кузнецкого. В то же время общий облик фауны не позволяет сомневаться в том, что мы имеем здесь дело с отложениями конца перми.

Резюмируя, можно еще раз подчеркнуть, что в пермское время свое наибольшее развитие жуки получили на территории Ангарида, откуда шло активное расселение на запад к Европе и на юг в Гондвану.

Пермские жуки почти все, а возможно, и все относятся к *Archostemata*, число их таксонов невелико, по-видимому, было не более 10 семейств и лишь несколько тысяч видов. Представители остальных подотрядов жуков, если они уже возникли к поздней перми, не играли заметной роли.

Основные местонахождения жесткокрылых пермского возраста

1. Калтан. Палеознтомологические экспедиции ПИН собрали в 1949—1963 гг. 37 отпечатков жесткокрылых в отложениях нижней части кузнецкой свиты (верхняя? пермь) на правом берегу р. Кондомы у дер. Верхний Калтан (Кемеровская обл.). Коллекции ПИН № 504, 600, 679, 746, 966, 1197, 1424 (Родендорф, 1961а).
2. Караунгур. Палеознтомологический отряд ПИН собрал в 1965 г. 6 отпечатков жуков в отложениях майчатской и акколканской свит (верхняя пермь) на р. Караунгур в хребте Саур (Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н). Коллекции ПИН № 2494, 2495.
3. Каргала. 7 отпечатков жесткокрылых собраны в отложениях казанского яруса верхней перми в Кузнецовских отвалах Каргалинских медных рудников (Оренбургская обл.). Коллекции ПИН № 100 и 199 (Мартынов, 1937б; Пономаренко, 1963а).
4. Китяк. Палеознтомологический отряд ПИН собрал в 1957 г. 8 отпечатков жесткокрылых в отложениях татарского яруса верхней перми в отвалах рудника на левом берегу р. Китяк против с. Большой Китяк (Кировская обл., Малмыжский р-н). Коллекция ПИН № 1366 (Пономаренко, 1963а).
5. Крутая Катушка. Ю. М. Залесский нашел отпечаток жука в отложениях кунгурского яруса нижней перми в обнажении Крутая Катушка (Пермская обл.). Коллекция музея им. Павловых № 2724 (Залесский, 1947).
6. Нижняя Бугарикта. В. П. Белозеров собрал в 1960 г. 4 отпечатка жесткокрылых в отложениях бугариктинской свиты (верхняя пермь) на правом берегу р. Нижней Тунгуски близ устья р. Нижней Бугарикты (Красноярский край, Эвенкийский нац. округ). Коллекция ПИН № 2010.
7. Старокузнецк. Палеознтомологическая экспедиция ПИН собрала в 1952 г. 6 отпечатков жуков в отложениях кузнецкой свиты (верхняя? пермь) в обнажении по правому берегу р. Томи (Кемеровская обл.). Коллекция ПИН № 746 (Родендорф, 1961а).
8. Сарбала. Палеознтомологическая экспедиция ПИН нашла в 1950 г. отпечаток жука в отложениях верхней части кузнецкой свиты (верхняя? пермь) в обнажении на правом берегу р. Калтан у с. Сарбала (Кемеровская обл.). Коллекция ПИН № 746 (Родендорф, 1961а).
9. Соколова II. Палеознтомологическая экспедиция ПИН собрала в 1949—1950 гг. 70 отпечатков жесткокрылых в отложениях ерунаковской свиты (верхняя пермь) на левом берегу р. Большой Тыхты против дер. Соколовой (Кемеровская обл., Прокпьевский р-н). Коллекции ПИН № 506, 673 (Родендорф, 1961а).
10. Сояна. Я. Д. Зеккель собрал в 1935 г. 4 отпечатка жуков в отложениях казанского яруса верхней перми в обнажениях по рекам Большой и Малой Летопалям, притокам р. Сояны (Архангельская обл., Мезенский р-н). Коллекция ПИН № 117 (Мартынов, 1933).
11. Сурнеково. Палеознтомологическая экспедиция ПИН собрала в 1951 г. 33 отпечатка жука в отложениях ильинской свиты (верхняя пермь) на левом берегу р. Томи выше устья р. Сурнековой (Кемеровская обл.). Коллекции ПИН № 674, 675, 676, 1254 (Родендорф, 1961а).
12. Тихие Горы А. В. Мартынов нашел в 1928 и 1931 гг. 2 отпечатка жесткокрылых в отложениях казанского яруса верхней перми на правом берегу р. Камы у с. Тихие Горы (Татарская АССР). Коллекция ПИН № 2295 (Мартынов, 1933; Пономаренко, 1963а).
13. Чекарда. Е. В. Пермякова в 1937 г. и Палеознтомологическая экспедиция ПИН в 1959—1961 гг. собрали 7 отпечатков жесткокрылых в отложениях кунгурского яруса нижней перми в обнажении по левому берегу р. Сылвы у дер. Чекарда (Пермская обл., Суксунский р-н). Коллекции ПИН № 168 и 1700 (Родендорф, 1944; Пономаренко, 1963а).

ТРИАСОВЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

Местонахождения ископаемых остатков жуков раннетриасового возраста найдены до настоящего времени лишь на территории Евразии. Из них только в одном местонахождении в Южной Фергане (Джайляучо) собрано большое количество отпечатков. Остальные триасовые местонахождения (в ФРГ, Швейцарии, Швеции, Южной Африке, Кузнецком бассейне СССР) ни по количеству, ни по качеству остатков несопоставимы с Джайляучо. Описанные из них остатки плохой сохранности, отне-

сение их к тем или иным семействам жуков, обычно современным, совершенно не доказано и основано лишь на внешнем сходстве.

Жуки местонахождения Джайляучо носят еще в значительной степени пермский облик. Почти все они относятся к подотряду Archostemata. Крайне немногочисленные, известные отсюда представители других подотрядов могли существовать и раньше, но не были найдены из-за малого числа известных пермских жесткокрылых. По числу собранных остатков жуков одно местонахождение Джайляучо более чем в 15 раз превосходит все пермские, взятые вместе. Возможно, что именно поэтому первые достоверные жуки из вышних подотрядов найдены лишь здесь.

В то же время внутри самого подотряда Archostemata произошли значительные изменения состава, особенно в купедонидном стволе. Здесь полностью отсутствуют такие пермские семейства, как Permocupedidae и Taldycupedidae, и появляется первое семейство, дожившее до нашего времени, — Cupedidae. Достоверные остатки представителей этого семейства не найдены в пермских отложениях, хотя они, по-видимому, уже существовали к концу перми. В Джайляучо это семейство находится в расцвете. Оно уже представлено своими тремя подсемействами и большим числом подчиненных таксонов. В триасе семейство быстро достигло наибольшего развития и в дальнейшей истории уже никогда не было столь многочисленным и разнообразным. Аналогична и история семейства Ademosynidae, тесно связанного с предками подотряда Polyphaga. Наиболее многочисленны в Джайляучо представители схизофороидных архостемат. В этой ветви Archostemata, как кажется, не произошло обновления состава, во всяком случае на уровне семейств; сохранились и некоторые пермские реликты. В общем, местонахождение Джайляучо характеризуется небольшим числом семейств (8—10) с очень многими родами и видами, представленными в коллекциях немногими особями.

Среди жуков из Джайляучо больше половины составляют жуки, связанные с водой. Это представители семейства Schizophoridae, Catiniidae и, возможно, Ademosynidae. Следует отметить, что среди них не найдены формы с адаптированным к плаванию строением ног и груди. Однако и среди современных водных жуков многие не имеют почти никаких или никаких морфологических адаптаций к плаванию — Dryopidae, Helodidae, многие Hydrophilidae. Джайляучские водные жуки, по-видимому, обитали среди водной растительности, подобно современным Dryopidae и Hydrophilidae, или жили у воды, как Amphizoidae.

Среди наземных жуков преобладали, по-видимому, жуки, связанные с древесиной. К таковым из архостемат, несомненно, относились Cupedidae, весьма обильные в Джайляучо. Пищей им служила довольно обильная древесная растительность из хвойных, птеридоспермов, циклофитов и кордаитов, существовавшая в приречных оазисах среди сильно ксероморфной равнины с жарким континентальным климатом и сезонными колебаниями (Сикстель, 1962, 1965).

Местонахождение образовалось, по-видимому, в долине реки; в нем встречаются участки с отдельными изолированными оеклеритами, очень многочисленными и рассортированными по размерам (преимущественно надкрыльями жуков, цикад и тараканов, принесенными издалека), и участки, где захоронены целые, не подвергавшиеся переносу тела насекомых и позвоночных. Собирались для изучения и учитывались почти исключительно остатки хорошей сохранности.

Единственное пока местонахождение остатков жуков среднетриасового возраста — слои Молтено в Южной Африке. Здесь найдены немногие остатки, из которых лишь один представитель его систематическую сохранился достаточно хорошо, чтобы определить его систематическую принадлежность. Помещение двух других остатков в современные семей-

ства, сделанное Цойнером (Zeuner, 1961), кажется совершенно необоснованным.

Наиболее многочисленные и лучше сохранившиеся остатки верхнетриасовых жуков найдены в местонахождении Денмарк-Хилл в Австралии (Dunstan, 1924). К сожалению, полные остатки здесь почти не встречаются, но состав надкрылий ближе к таковому из нижнетриасового местонахождения Джайляучо, чем к надкрыльям близкого по возрасту местонахождению у озера Иссык-Куль. Последнее местонахождение, которому разные авторы приписывают позднеэретский или раннелайасовый возраст, будет рассмотрено нами среди юрских местонахождений, так как собранные здесь жесткокрылые очень мало отличаются от юрских.

Хотя триасовые местонахождения разбросаны по разным континентам, представляется весьма вероятным, что и в триасовое время фауна жуков развивалась на разных континентах неравномерно. Позднепермско-раннетриасовые сухопутные связи Ангарида с Гондваной, обеспечившие миграцию жесткокрылых на южные континенты, довольно быстро прервались, и фауна Гондваны, оказавшаяся изолированной, начала заметно отставать в развитии от фауны Ангарида и Европы. Подобные факты можно наблюдать и в триасовом распространении групп, сходных по истории развития с жуками, например у *Hymenoptera* (Расницын, 1968).

Начало триасового времени характеризовалось крайней географической и резкой аридизацией климата. Значительная часть суши превратилась в пустыню. Вытесняемые пустыней животные собирались в околородных оазисах, где резко усиливалась конкуренция. Изменение пермских биотозов часто приводило к их полному разрушению и сопровождалось массовым вымиранием.

Еще в конце перми среди жуков появляется много водных форм; в триасе их относительное число сильно возрастает. К концу триаса имелось, по-видимому, уже большинство современных семейств водных жуков. Интересно отметить, что на основании сравнительноанатомических исследований Кроусон (Crowson, 1963) пришел к выводу, что многие современные семейства жуков имели водных или полуводных предков. Многие наземные позвоночные триасового времени также перешли к водному или полуводному образу жизни.

Таким образом, появилась новая фауна жуков, достигшая расцвета в конце следующего, юрского периода (см. рис. 5) (Пономаренко, 1968). Триасовый период, вернее его начало, оказался концом господства среди жуков представителей подотряда *Archostemata*; во вновь возникшей фауне господствующее положение переходит к представителям подотрядов *Aderphaga* и *Polyphaga*.

#### Основные местонахождения жесткокрылых триасового возраста

1. Бабий Камень. М. Ф. Нейбург нашла в 1935 г. 3 отпечатка жуков в обнажении на правом берегу р. Томи ниже дер. Георгиевки (Кемеровская обл.). Коллекция ПИН № 1062 (Мартынов, 1936).
2. Джайляучо. Палеозоологическими экспедициями ПИН собраны в 1959—1965 гг. около 3200 отпечатков жесткокрылых в нижнетриасовых отложениях в урочище Джайляучо (Ошская обл., Баткенский р-н). Коллекция ПИН № 1225, 1548, 1725, 2069, 2070, 2240, 2344, 2555 (Пономаренко, 1966б).

#### ЮРСКИЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

Местонахождения остатков вымерших жесткокрылых юрского возраста особенно многочисленны. Они найдены на всех континентах, включая Антарктиду. На территории СССР они найдены не менее чем в

50 точках и число собранных остатков превышает 5 тыс. Много юрских жуков собрано и за рубежом. К сожалению, они остаются почти полностью не изученными, и сопоставление различных фаун почти невозможно.

Раннеюрские жесткокрылые полнее всего собраны на территории Средней Азии и Восточного Казахстана. Местонахождение Иссык-Куль, возможно, имеющее позднеэретский возраст, по фауне жесткокрылых почти неотличимо от лайасовых местонахождений Ферганы, Кетмена и Саура. В этих местонахождениях мы находим фауну влажных теплых гинкгово-саговниковых лесов районов, примыкавших к северному берегу Тетиса. Согласно Синицыну (1962), Тетис был в то время тропическим морем. Жуки, найденные здесь, резко отличаются и от раннетриасовой фауны Джайляучо и от познетриасовой фауны Австралии. Правда, архостематы занимают еще господствующее положение. В разных местонахождениях на их долю приходится от половины до трех четвертей всех находок жуков. Но наряду с ними более обильными становятся жуки подотрядов *Aderphaga* и *Polyphaga*. В местонахождении на берегу оз. Иссык-Куль найдены самые древние представители современного семейства жуков из подотряда *Polyphaga* — это жуки-щелкуны (*Elateridae*). Больше становится и *Aderphaga*, представленных, однако, лишь особыми, вымершими семействами.

Внутри самих *Archostemata* также произошли значительные перестройки. Сократилось относительное число *Ademosynidae* и *Schizophoridae*, внутри *Cupedidae*, встречающихся еще довольно обильно, исчезли *Triadocupedinae*, и подавляющее большинство купедид составляют представители подсемейства *Ommatinae*, в котором два появившихся здесь рода дожили до наших дней.

Раннеюрские местонахождения образуют полосу, вытянутую с юго-запада на северо-восток. Самыми западными являются местонахождения в южной Фергане в окрестностях Шураба и Кызыл-Кии. Здесь были наиболее влажный климат, по-видимому, очень богатая растительность, давшая начало промышленным залежам угля. В местонахождении Кызыл-Кия захоронение происходило в полуболотных условиях, включающая порода переполнялась растительными остатками, жуки почти не подвергались переносу и сохранились полно. В Шурабе захоронялись главным образом изолированные склериты, перенесенные издалека. Мартынов (1937а), впервые описавший насекомых из Шураба и Кызыл-Кии, определил возраст этих местонахождений как раннелайасовый, но в последнее время палеоботаники (Кузичкина, Репман, Сикстель, 1958) считают его средне- или верхнелайасовым.

Местонахождение на берегу оз. Иссык-Куль выделяется обилием собранных в нем остатков. Однако почти все они лишь изолированные склериты, главным образом надкрылья. На 1300 собранных отпечатков жуков лишь около десяти — более или менее полные. Остатки из этого местонахождения имеют явные следы переноса и отбора на мелкие экземпляры. В среднем жуки из Иссык-Куля в 2—3 раза мельче жуков из Шураба и Кызыл-Кии. Местонахождение расположено в том же поясе, что и предыдущие, но климат здесь был менее влажным (Синицын, 1962). Это привело к гораздо меньшему распространению угленакпления.

Родендорф (1961б, 1964) на основании находок в этом местонахождении крайне архаичных двукрылых определил его возраст как эретский, но палеоботаники (Кузичкина, Репман, Сикстель, 1958) считают его одновозрастным с местонахождениями Шураб и Кызыл-Кия, т. е. верхне-среднелайасовым. Все уже изученные жесткокрылые представлены в этих местонахождениях различными видами, но общий уровень развития кажется у них сходным.

Местонахождения раннеюрских жуков в хребтах Кетмень и Саур занимают промежуточное положение между местонахождениями Средней Азии, расположенными в субтропической зоне, и местонахождениями Сибири, расположенными в области с умеренным климатом. Здесь значительно сокращается относительное число Archostemata, а чаще встречаются представители подотрядов Polyphaga и Adephaga. Остатки жесткокрылых в этих местонахождениях — обычно лишь изолированные надкрылья, и их точное определение возможно очень редко. Возраст этих отложений в хребте Кетмень определялся как лейасовый, а отложениям тологойской свиты в хребте Саур, из которых собраны остатки жесткокрылых, приписывался верхнетриасовый возраст (Воронцов, 1961; Заспецова, Ковальчук, 1961). В то же время в этих местонахождениях встречается один и тот же вид жаброногих ракообразных *Almatium gusevi* (Chernyshev) (Novojilov, 1959). Этот вид встречается и в хребте Кугитанг, в отложениях, возраст которых по переслаиванию их с морскими отложениями, содержащими аммониты, определяется как нижнелейасовый (устное сообщение Новожилова). Поэтому мы считаем все эти местонахождения одновозрастными, лейасовыми. Местонахождения образовались здесь в условиях пресного озера в предгорной заболоченной котловине, покрытой преимущественно зарослями хвощей и птеридосперм, менее распространены хвойные, гинкговые и папоротники.

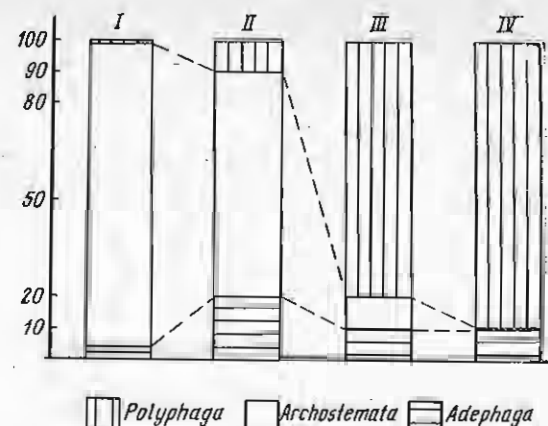
Совершенно иной характер имеет фауна начала юры Западной Европы и Сибири (Усть-Балей, Ия). Эти фауны складывались в условиях влажного умеренного климата в зоне хвойно-гинкговых лесов. Здесь гораздо меньше архостемат, особенно купедид, и больше представителей Aderphaga и Polyphaga: заметную роль начинают играть современные семейства. К сожалению, жесткокрылые из местонахождений Западной Европы описаны очень плохо, и можно лишь сказать, что среди них очень редко встречаются представители Cupedidae (Handlirsch, 1939; Bode, 1953; Crowson, 1962). Среди жесткокрылых, собранных в раннеюрских местонахождениях Сибири, Cupedidae вообще не найдены. Здесь в ранней юре их роль была уже незначительна, в то время как на территории Средней Азии и Южного Казахстана они в это же время еще составляли около половины всех жуков и их относительная численность упала до столь же низких размеров лишь к поздней юре.

Середина юрского периода слабо охарактеризована фауной жесткокрылых, и со следующим значительным комплексом мы встречаемся лишь в верхах доггера — мальме. Это жесткокрылые, собранные в известном местонахождении Каратау. К сожалению, эта богатейшая коллекция почти совершенно не обработана. Она содержит около 3000 остатков жуков, принадлежащих 300—500 видам, из которых описано около 15%. Предварительный обзор этой фауны и описание архостемат из нее были уже даны (Пономаренко, 1968), поэтому ограничимся лишь краткой характеристикой жесткокрылых Каратау. Архостематы составляют здесь лишь около 10% фауны. Три четверти архостемат — представители купедид, связанных с древесной растительностью, остальные — водные или приводные Catiniidae, Schizophoridae и Ademosynidae. Жуки подотряда Aderphaga играли в Каратау примерно ту же роль, что и ныне; составляя около 10% фауны, а подавляющее число представителей относилось к подотряду Polyphaga, причем в основном к ныне живущим семействам.

Местонахождение образовалось на месте окруженного невысокими горами довольно мелкого озера или цепи озер (Геккер, 1948; Панфилов, 1968). Вода озера была богата солями кальция и магния и имела обедненную водную фауну, большинство водных обитателей, по-видимому, приносилось в озеро реками. Горы были покрыты довольно богатой субтропической растительностью, сменявшейся на самих берегах озера изреженной, ксероморфизованной. Возраст местонахождения определялся

Рис. 7. Процентное соотношение жуков трех главных подотрядов в ориктоценозах местонахождений

I — Джайляучо (Средняя Азия, нижний триас); II — Иссык-Куль (Средняя Азия, нижняя юра?); III — Каратау (Южный Казахстан, верхняя юра) и IV — в настоящее время (Пономаренко, 1968)



как позднеюрский (Мартынов, 1926; Геккер, 1948; Яковлев, 1965) или среднеюрский (Родендорф, 1964). Фауна насекомых, собранных в Каратау, весьма специфична, и даже предпринятое в последние годы их комплексное изучение (Панфилов, 1968) не позволило окончательно выяснить возраст этого местонахождения, однако представляется, что он скорее позднеюрский, чем среднеюрский.

Большое число отпечатков жесткокрылых собрано в верхнеюрском местонахождении Золенгофен в Баварии. Эти остатки описаны неполно, доступные нам отпечатки сохранились плохо, поэтому можно лишь сказать, что они, по-видимому, сходны с жесткокрылыми из Каратау.

Таким образом, в юрское время произошла коренная перестройка фауны жесткокрылых. Архостематы, еще занимавшие к началу юры господствующее положение, в конце юры утратили его и составляют лишь менее одной десятой всех жуков. Возникла новая фауна, близкая к современной, представленная в основном жуками подотряда Polyphaga, относящимися, как правило, к современным семействам. Эта фауна была, по-видимому, не менее богатой, чем современная, имеющая до 150 семейств и около полумиллиона видов.

#### Основные местонахождения жесткокрылых юрского возраста

1. Иссык-Куль. Палеозоологическими экспедициями ПИН собрано около 1300 отпечатков жесткокрылых в отложениях верхнего рета или нижнего лейаса на южном берегу оз. Иссык-Куль (Киргизская ССР, Тонский р-н). Коллекции ПИН № 365, 371, 381, 417, 457.
2. Ия. Палеозоологической экспедицией ПИН собран в 1959 г. 21 отпечаток жесткокрылых в отложениях верхнего лейаса или нижнего доггера на левом берегу р. Ия у дер. Владимировки (Иркутская обл., Тулунский р-н). Коллекция ПИН № 1669.
3. Каратау (Михайловка и Галкино). А. В. Мартыновым в 1924—1925 гг. и палеозоологическими экспедициями ПИН в 1962—1965 гг. собрано около 3000 отпечатков жесткокрылых в обнажениях у дер. Михайловки, у дер. Успенское (Галкино) и в урочище Карабастау (Чимкентская обл., Алгабасский р-н). Эти местонахождения, по-видимому, представляют собой разные участки одного озера. Коллекции ПИН № 124, 167, 965, 1789, 2066, 2231, 2239, 2335, 2452, 2465, 2384, 2554 (Мартынов, 1926; Пономаренко, 1964, 1968).
4. Кендерлык. 30 отпечатков жесткокрылых собрано в нижнелейасовых отложениях в бассейне р. Акколки в хребте Саур (Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н). Коллекция ПИН № 1362, 1417, 1418, 2496, 2497.
5. Кетмень. Главным образом палеозоологической экспедицией ПИН в 1957 г. собрано около 200 отпечатков жесткокрылых в нижнелейасовых отложениях в

- логе Кызыл-тау на северном склоне хребта Кетмень около дер. Большой Дехкан (Алма-Атинская обл., Уйгурский р-н). Коллекция ПИН № 1233, 1240, 1361.
6. Кызыл-Кия. И. С. Камышан в 1927 г., М. И. Брик в 1930 г. и Б. Б. Родендорф в 1937 г. собрали 67 отпечатков жесткокрылых в лейасовых отложениях близ г. Кызыл-Кия (Ошская обл.). Коллекция ПИН № 166, 1059, 1060.
7. Усть-Балей. 25 отпечатков жесткокрылых собрано в обнажении на правом берегу р. Ангары ниже дер. Усть-Балей (Иркутская обл.). Возраст отложений — поздний лейас или ранний доггер. Коллекция ПИН № 443, 509, 722, 1082, 1670 (Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889; Пономаренко, 1963б).
8. Шураб. Около 300 отпечатков жесткокрылых собрано в нижнелейасовых отложениях в окрестности г. Шураба (Таджикская обл.). Коллекция ПИН № 53, 169, 459, 1057, 1332, 1526, 1546, 1724, 2032, 2345, 2389.

#### МЕЛОВЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

Местонахождения переходного от юры к мелу возраста в Забайкалье имеют фауну, сходную с позднеюрской. Наибольшее число жесткокрылых собрано в местонахождении Байса. Архостематы играют здесь еще меньшую роль, чем в Каратау, но по своему составу сходны с каратаускими. Они представлены в основном купедами, относящимися к тем же родам, что и каратауские. Эти отложения также являются озерными. Отпечатки здесь хорошей сохранности, очень много встречается полных тел жуков. Разные авторы определяли возраст отложений как раннемеловой (Мартинсон, 1961; Яковлев, 1965) или позднеюрский (Мартынова, 1961; Пономаренко, 1961; Чернова, 1961). В настоящее время представляется наиболее приемлемым мнение Колесникова (1964), относящего байсинскую свиту, в которой собраны эти насекомые, к нижнему мелу. Границу нижнемеловой байсинской с нижнележащей верхнеюрской романовской свитой он проводит по базальным конгломератам.

Немногочисленные собранные верхнемеловые насекомые почти все найдены в отложениях, датируемых низами верхнего мела. Общий облик фауны продолжает оставаться мезозойским, но раннемезозойские реликты встречаются заметно реже, чем в позднеюрских фаунах. В конце верхнего мела вместе с перестройкой всей континентальной фауны и флоры перестраивается и фауна жесткокрылых. Однако эти изменения по сравнению с общими изменениями животного мира были очень незначительны. Перестройка заключалась в основном в изменении соотношения различных групп внутри семейств. Большинство семейств жесткокрылых, возникших в позднем мезозое, сохраняется: незначительное число вымирает, появляется немного новых. Значительные изменения произошли внутри семейств, связанных с растительностью. По-видимому, как раз в это время начинается расцвет гигантских по объему семейств из групп *Phytophaga* и *Rhynchophaga*, связанных с развитием цветковых растений и появлением тропических лесов современного типа. Из архостемат в этих фаунах найдены лишь представители семейства *Cupedidae*, существующего и в настоящее время; однако принадлежат они в основном к мезозойской трибе *Notocupedini*.

#### Основные местонахождения жесткокрылых мелового возраста

1. Аркагала. В. А. Самылина в 1959 г. собрала 7 отпечатков жесткокрылых в верхнемеловых отложениях (сеноман — турон) на р. Аркагале (Магаданская обл., Сусуманский р-н). Коллекция ПИН № 1061, 1832.
2. Байса. Главным образом палеонтологическими экспедициями ПИН собрано в 1959 и 1961 гг. 529 отпечатков жесткокрылых в обнажении на левом берегу р. Витим ниже устья р. Байсы (Бурятская АССР, Еравнинский р-н). Возраст — верхняя юра или нижний мел. Коллекция ПИН № 292, 1008, 1668, 1989 (Пономаренко, 1961, 1966а).

3. Кызыл-Джар. С. К. Самсонов в 1963 г. и Палеонтологическая экспедиция ПИН в 1963 г. собрали более 200 отпечатков жесткокрылых в верхнемеловых отложениях (сеноман — турон) на северо-восточных отрогах хребта Каратау (Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н). Коллекция ПИН № 2284, 2383.

#### ТРЕТИЧНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

Из третичных отложений собрано огромное количество остатков жесткокрылых, но они почти совершенно не изучены. Третичные жуки очень близки к современным. До сих пор среди них не описано ни одного представителя бесспорно нового семейства. Многие жесткокрылые, даже палеогеновые, относятся к ныне живущим родам.

В третичных фаунах несомненные представители подотряда *Archostemata* найдены только в олигоцене Англии и балтийском янтаре, также имеющем олигоценный возраст. Все это представители семейства *Cupedidae*. Интересно отметить, что среди многочисленных третичных насекомых, собранных в Америке, не найдено ни одного представителя этого семейства, хотя из семи современных родов шесть живут в Америке. Представитель рода *Cupes* F. из балтийского янтара занимает промежуточное положение между видами с востока Северной Америки и из Юго-Восточной Азии, причем заметно ближе к первым. В олигоцене Англии найден жук из рода, ныне живущего только в Южной Америке.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## ПОДОТРЯД ARCHOSTEMATATA KOLBE, 1908

*Archostemata*: Kolbe, 1908, стр. 246; Forbes, 1926, стр. 62; 113; Böving, Craighead, 1930—1931, стр. 9; Crowson, 1955, стр. 4.

Название *Archostemata* было впервые предложено Кольбе (Kolbe, 1908) для группы, состоящей из одного семейства Cupedidae, которое он относил к подотряду Polyphaga. Это название (от греческих *archos* — древний и *stema* — ветвь) оказалось очень удачным, так как наиболее древние вымершие жуки, как и наиболее примитивные современные, оказались относящимися именно к этой группе. Ранг подотряда был придан группе в работе Форбса (Forbes, 1926) о складывании задних крыльев жуков. Им же в данный подотряд было отнесено семейство *Micromalthidae*. Выделение этого подотряда было поддержано Бёвингом и Крейгхедом (Böving, Craighead, 1930—1931) на основании изучения личинок жуков. Купедида и микромальтида сильно отличаются по строению имаго; основанием для их объединения был сходный тип складывания задних крыльев, вершина которого завертывается у них спирально, и сходное строение личинки. Не следует, однако, переоценивать значение как сильного различия имаго, так и большого сходства личинок ныне живущих архостемат. Глубокое несходство в строении имаго Cupedidae и *Micromalthidae* объясняется главным образом тем, что взрослый *Micromalthus* очень сильно фетализован и многие особенности его строения — просто сохранившиеся признаки куколки. Эта фетализация связана с появлением в жизненном цикле *Micromalthus* неотенически размножающейся личинки и следующей за ней расселительной личинки. Сходство же в строении личинок в значительной степени возникло на основе их параллельного приспособления к питанию древесиной. Благодаря этому взрослые жуки этих семейств кажутся менее родственными, а личинки — более родственными, чем в действительности. Придавая значение лишь сходству личинок, Бёвинг и Крейгхед (Böving, Craighead, 1930—1931), а за ними Кроусон (Crowson, 1955) поместили эти семейства в одно надсемейство, но они игнорировали различия между этими семействами по жилкованию и характеру складывания крыльев, т. е. по строению органа, в эволюции которого строго соблюдается закон Долло и строение которого, следовательно, особенно важно для систематики. Изучение многочисленных вымерших *Archostemata* показало стойкость этих различий и принадлежность купедид и микромальтид к давно разошедшимся стволам подотряда.

## МОРФОЛОГИЯ АРХОСТЕМАТ

**Имаго.** Жуки мелкие или средней величины, редко крупные; обычно уплощенные, реже вальковатые. Голова (рис. 8) короткая или может вытягиваться в недлинную головотрубку, обычно частично втянута под

Рис. 8. Голова и переднеспинка  
а — *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko, б — *Triadocupes ferghanensis* Ponomarenko, в — *Schizophorus crassus* Ponomarenko, г — *Priacma serrata* Leconte, д — *Cupes lobiceps* Westwood, е — *Tetraphalerus bruchi* Heller, з, ж — по Barber, Ellis, 1920; и — по Monros, Monros, 1952

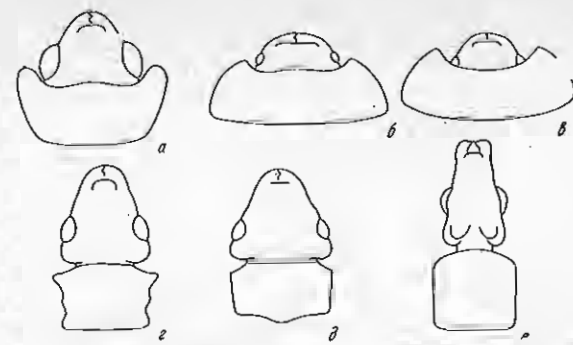


Рис. 9. Голова онизу

а — «*Rhombocolestes*» *adumbratus* sp. nov., б — *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko, в — *Cupes clathratus* Solsky, г — *Omma stanleyi* Newman, д — *Prolixocupes latreillei* Solier. Сокращения здесь, и далее см. в тексте.

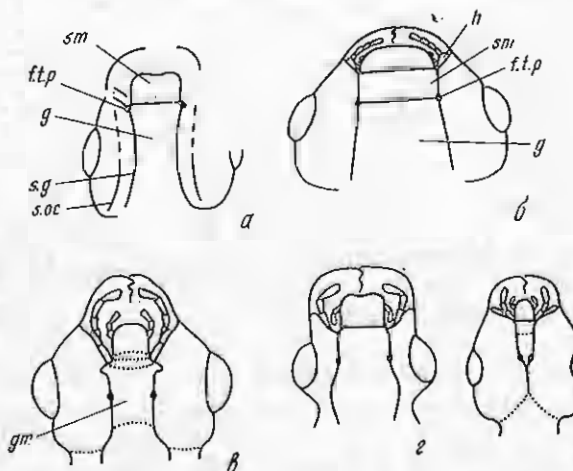


Рис. 10. Антенны

а — *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko, б — *Tetraphalerus bruchi* Heller, в — *Triadocupes ferghanensis* Ponomarenko, г — *Micromalthus debilis* Leconte, д — *Prolixocupes latreillei* Solier (б, д — по Monros, Monros, 1952, г — по Paterson, 1938)

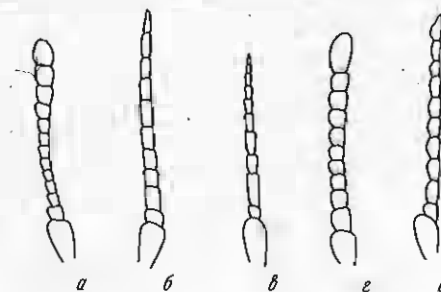
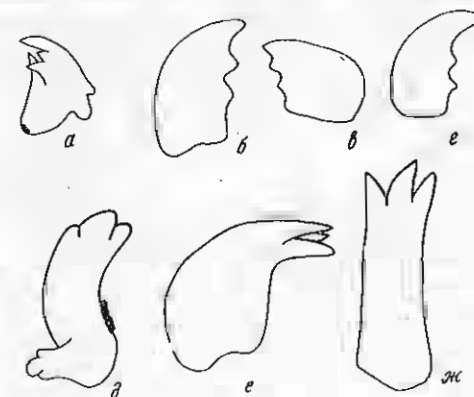


Рис. 11. Мандибулы

а — *Micromalthus debilis* Leconte, б — *Priacma serrata* Leconte, в — *Cupes clathratus* Solsky, г — *Procupes mandibularis* Ponomarenko, д — *Tetraphalerus bruchi* Heller, е, ж — *Omma stanleyi*: е — вид сверху, ж — вид спереди (а — по Paterson, 1938, д — по Monros, Monros, 1952)



переднеспинку. Теменные глазки отсутствуют. Глаза боковые или частично сдвинуты на спинную сторону головы. Поверхность головы часто в буграх, килях и бороздах, которые вместе с мелкими бугорками, покрывающими всего жука, маскируют головные швы. Обычно видны лишь клипеогенальные швы на верхней стороне и гулярные швы на нижней. Довольно часто бывает видна V-образная личочная линия на дорсальной поверхности головы, называемая обычно «эпикраниальным швом». У пермского «*Rhombocoleites*» *adumbratus* sp. nov. (Rhombocoleidae) на верхней части головы хорошо заметен затылочный шов, он менее заметен между щеками и постгенами.

Для жуков характерна первично прогнатная голова. Вследствие прогнатизма первично задняя стенка головы стала нижней и ротовые органы оказались сдвинуты далеко вперед от затылочного отверстия. Для повышения прочности головной капсулы образовавшееся пространство различным образом склеротизируется (рис. 9). Занимающий это пространство склерит называется гуламентом (*gulaementum*, *gm*), а ограничивающие его с боков швы — гулярными (*suturæ gulares*, *s. g.*). Обычно этот склерит разделен поперечным швом на два — передний, представляющий собой базальный отдел нижней губы — субментум (*submentum*, *sm*), и задний, называемый гулярной пластинкой (*gula*, *g*). Разделяющий эти склериты шов часто исчезает, и тогда граница между ними определяется положением задних тенториальных ямок (*fossæ tentoriales posteriores*, *f. t. p.*), поскольку в тех случаях, когда шов существует, он проходит через задние тенториальные ямки.

У «*Rhombocoleites*» *adumbratus*, однако, задние тенториальные ямки приближены к основанию челюстей и низ головной капсулы замыкается лишь гулярной пластинкой (рис. 9, *a*). У этого же жука хорошо заметен затылочный шов (*sutura occipitalis*, *s. oc*). Здесь гомология вентральных склеритов головы относительно легка. Нижняя губа у этого жука полностью свободна, субментум не входит в состав головной капсулы, гипостомы (*hypostomae*, *h*) сохранились полностью, гулярные швы являются здесь постокципитальными. Трудность для гомологизации представляет лишь сама гулярная пластинка. Неясно, является ли она сросшимися без шва постокципитатами или в ее состав вошел и независимо возникший в шейной мембране самостоятельный склерит — собственно гулярная пластинка, как установлено Дю-Портом (Du Porte, 1962) для некоторых уховерток и веснянок. Дю-Порт считает, что независимый склерит входит в состав гулярной пластинки у всех насекомых. Нам это представляется недоказанным. Насекомые, у которых этот независимый оклерит найден, не являются прямыми предками насекомых с полным превращением, развитой гулярной пластинкой; общие предки всех Oligoneoptera, по-видимому, не имели ее, так как у перепончатокрылых головная капсула замыкается иным способом, без образования гулярной пластинки. Поэтому представление, что образование гулярной пластинки всегда шло с включением в нее независимого склерита, кажется нам недостаточно обоснованным. У жуков, во всяком случае, неизвестно ни одного достоверного факта существования независимого гулярного склерита, и гулярная пластинка у них скорее образована только одними слившимися постокципитатами, тем более что некоторые жуки имеют на середине ее продольный шов.

У остальных известных архостемат, как современных, так и вымерших, задние тенториальные ямки сдвинуты назад и субментум включен в состав низа головной капсулы. В этом случае наряду с трудностью в гомологизации гулярной пластинки появляется и трудность в гомологизации передней части гулярных швов перед задними тенториальными ямками. Неясно, являются ли эти швы гипостомальными или швами между гипостомами и субментумом. В первом случае гипостомы разде-

лились на две части, передняя из которых, расположенная над основаниями максилл, сохранила самостоятельное существование, а задняя слилась с субментумом без шва, образуя переднюю половину гуламентума. Во втором — задняя часть гипостом полностью исчезла, а субментум сросся непосредственно с постгенами, которые здесь не отделены швом от щек. Нам кажется более соответствующим истине первое предположение.

Гулярная пластинка у архостемат обычно широкая, гулярные швы явственные и расставленные, но у некоторых жуков из семейства Cupedidae гулярные швы сливаются на большом протяжении и от гулярной пластинки остается лишь маленький треугольный оклерит.

Антенны (рис. 10) 11—13-члениковые, утолщающиеся к вершине, нитевидные, щетинковидные, четковидные или слабо пильчатые. У более древних представителей они довольно короткие, но могут сильно удлиниться, почти достигая длины тела у некоторых Cupedidae.

Ротовые органы, естественно, подробно могут быть изучены лишь у ныне живущих архостемат. У вымерших жуков удается рассмотреть только мандибулы и иногда вершинные части щупиков. Мандибула (рис. 11) на режущем крае с четырьмя (*Micromalthus*, рис. 11, *a*) или тремя зубцами. У некоторых Cupedidae вершины мандибул вывернуты (рис. 11, *б, в, г*), так что все зубцы оказываются в вертикальной плоскости. Такое строение мандибул облегчает жуку прокладывание хода из куколочной колыбельки. У некоторых из этих жуков наблюдается удлинение предглазничной части головы, сильное развитие висков, а следовательно, и мандибулярных мышц (*Tetraphalerus*, Cupedidae). Остальные жуки имеют нормальные мандибулы с довольно короткими зубцами на режущем крае. Молярная часть мандибул обычно выражена слабо, лишь у *Micromalthus* она хорошо развита. У родов *Procupes* (Cupedidae) и *Catabricus* (Schizophoridae) мандибулы имеют длинные, оттянутые зубцы и похожи на мандибулы хищных жуков (рис. 11, *в*).

Строение максилл (рис. 12, *a—г*) известно только для Cupedidae. Cardio (*c*) короткий, расширенный сверху; stipes расчленен на basistipes (*bas*), palpifer (*pf*) и mediostipes (*ms*). Galea (*gal*) небольшая, перепончатая или отсутствует, lacinia (*l*) более широкая, скребкообразная, снабжена по краю волосками. Максиллярный щупик (*palpus maxillaris*, *p. m.*) четырехчлениковый, его последний членик расширен, иногда топовидный.

Нижняя губа (рис. 12, *в—з*) расчленена на ментум (*mentum*, *m*) и субментум (*submentum*, *sm*), у Cupedidae ментум не расчленен, лигула (*ligula*, *lg*) перепончатая или отсутствует, у *Cupes* она расчленена на glossae (*gl*) и paraglossae (*pgl*). Нижнегубной щупик (*palpus labialis*, *p. l.*) трехчлениковый, его последний членик расширен.

По строению стерноплевральной области всех трех грудных сегментов архостематы отличаются от остальных жуков. Особняком среди них стоит род *Micromalthus*, который из-за его фетализации вообще не имеет типичного для взрослых жуков строения груди.

Переднегрудь (см. рис. 8) у архостемат обычно поперечная, лишь у немногих специализированных форм ее длина превышает ширину. Передний край переднеспинки часто прикрывает заднюю часть головы, иногда до середины глаз. Бока переднегруды уплощены в параноталии, передние углы которых оттянуты вперед (см. рис. 8, *a—в*). У высших форм параноталии сильно сокращаются в размере или исчезают полностью (см. рис. 8, *е*). У многих Cupedidae параноталии почти не выражены, а их передние углы сдвинуты назад по отношению к переднему краю, так что передними углами переднегруды кажутся передние углы ее диска, а передние углы параноталий становятся выступом на ее боковом краю (см. рис. 8, *г, д*). У немногих форм этот выступ раздваивается.

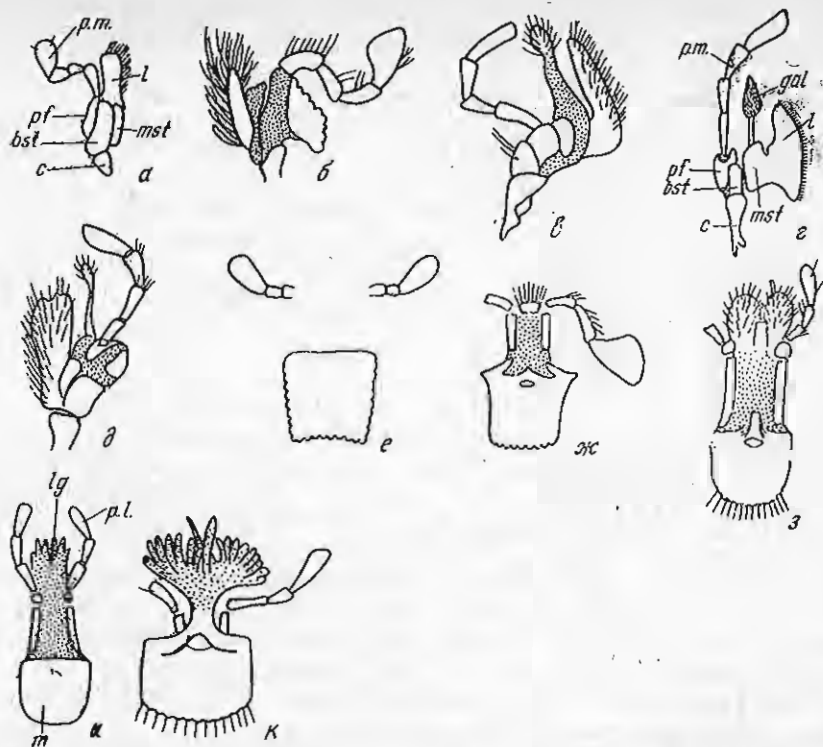


Рис. 12. Максилла (а—д) и нижняя губа (е—к)

а, е — *Tetraphalerus bruchi* Heller (Monros, Monros, 1952), б, ж — *Omma stanleyi* Newman, в, з — *Priacma serrata* Leconte, г, и — *Prolixocupes latreilli* Solier (Williams, 1938), д, к — *Cupes clathratus*, Solsky

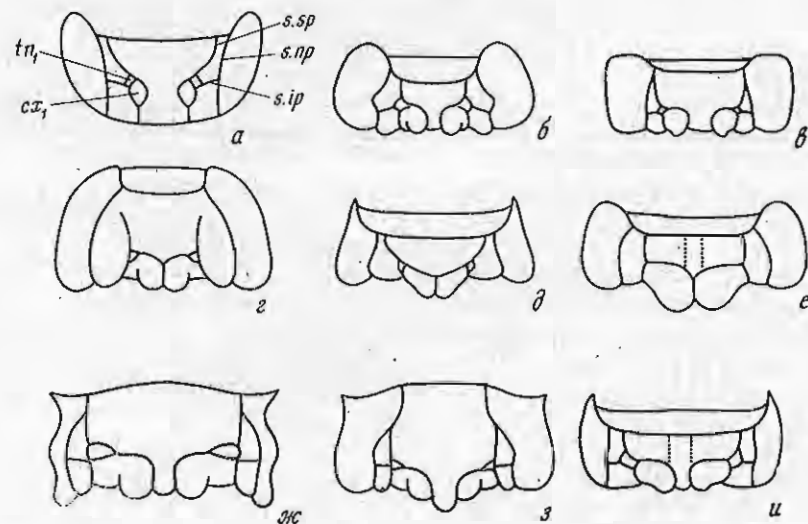


Рис. 13. Переднегрудь снизу

а — *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko, б — *Triadocupes ferghanensis* Ponomarenko, в — *Cupesla monicornia* Ponomarenko, г — *Omma stanleyi* Newman, д — *Avocatulus elongatus* sp. nov., е — *Calinius pella* Ponomarenko, ж — *Priacma serrata* Leconte, з — *Cupes clathratus* Solsky, и — *Praesagus capitatus* sp. nov.

Плевральные швы переднегруды — нотоплевральный (*sutura notopleuralis*, s. *np*), стерноплевральный (*sutura sternopleuralis*, s. *sp*) и интерплевральный (*sutura interpleuralis*, s. *ip*) — у архостемат почти всегда хорошо выражены (рис. 13), лишь у *Omma* (Cupedidae) передняя часть стерноплеврального шва замаскирована бугорками покровов. У наиболее примитивных жуков плевральные швы расставлены на всем протяжении и свободно выходят на передний край переднегруды, у более специализированных форм они сливаются в своей передней части, иногда, как у рода *Cupes*, это слияние происходит близ середины переднегруды и тогда проплевра сильно сокращена. Древнейшие пермские архостематы из семейств *Tshekardocoleidae*, *Perrnocupedidae* и *Rhombocoleidae* имели строение переднегруды, близкое к строению генерализованного сегмента груди насекомых. У *Sylvacoleus* (*Tshekardocoleidae*) передние тазики были широко расставлены и расположены примерно на середине длины груди. У двух других семейств они сдвигаются назад и приближаются к заднему краю переднегруды. У представителей подсемейства *Triadocupedinae* семейства Cupedidae передние тазики (сохае I, *cx<sub>1</sub>*) расположены на заднем краю переднегруды, но еще широко расставлены. У остальных купедид, схизофорид и катинид передние тазики сближены полностью или частично. В последнем случае переднегрудь между ними образует направленный назад интеркоксальный отросток, который уже ширины таза и входит в выемку на переднем крае среднегруды. Передние тазики обычно небольшие, шаровидные или слегка поперечные, в последнем случае их медиальные части явственно приподняты над латеральными. У некоторых схизофорид и катинид тазики сильно увеличиваются и становятся торчащими. Отросток переднегруды, расположенный первично между тазиками, может отгибаться при основании наружу, и тогда он прикрывает тесно сходящиеся тазики. Приближение тазиков к средней линии тела обеспечивает механически более выгодное расположение конечностей. Передний трохантин (*trochantin I*, *tn<sub>1</sub>*) имеется, по-видимому, всегда, но на остатках вымерших жуков его рассмотреть часто не удается.

Для среднегруды архостемат характерно наличие постэпистернов и трохантинов (рис. 14). Естественно, что у вымерших форм эти детали строения могут быть рассмотрены только на отпечатках хорошей сохранности. Длина средне- и заднегруды мало отличается у древних, пермских форм, у более поздних среднегрудь гораздо короче заднегруды, иногда она очень сильно сокращена, лентовидная. Средний склерит среднегруды, называемый среднегрудкой и считающийся обычно стернитом второго грудного сегмента, разделен продольным и поперечным швами, хорошо видными у многих вымерших архостемат и у некоторых современных, например у *Omma*. В этом случае строение среднегрудного и заднегрудного сегментов оказывается очень похожим и, соглашаясь с мнением Ферриса (Ferris, 1940), следует считать, что в среднегруды архостемат, как и в их заднегруды, стернит оказался полностью втянут внутрь при образовании фурки, а середина брюшной стороны этих сегментов занята склеритами, имеющими плевральное происхождение [латеростернит по Веберу (Weber, 1933)].

Разделенные поперечным швом части латеростернита можно называть преэпистерном (*praepisternum*, *prest*) и постэпистерном (*postepisternum*, *pest*), сохранив название эпистерн (*episternum*, *est*) за склеритом, расположенным латеральнее от преэпистерна. Преэпистерны составляют большую часть среднегрудки. Постэпистерны всегда меньше их, они довольно велики у представителей схизофороидного ствола архостемат — *Rhombocoleidae*, *Schizophoridae* — и сильно сокращены у купедид. У *Omma* они имеют вид узких поперечновытянутых склеритов, похожих на постэпистерны заднегруды. У *Cupes* постэпистерны среднегруды (*pest<sub>2</sub>*)

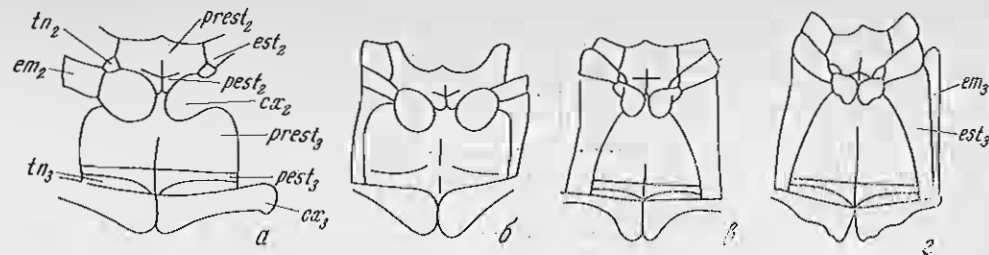


Рис. 14. Средне- и заднегрудь снизу

а — «*Rhambocoleites*» *adumbratus* sp. nov., б — *Tersus karatavicus* Ponomarenko, в — *Omma sibiricum* Ponomarenko, г — *Cupes clathratus* Solsky

совсем маленькие, в сущности от них остались лишь бугорки, к которым прилепляются средние тазики. Средние троханты ( $tn_2$ ) маленькие, сдвинуты к переднебоковому углу тазиков. Впадина средних тазиков замыкается постэпистерном ( $pest_2$ ) среднегруды, ее эпимером ( $epimerum$ ,  $em_2$ ), эпистерном заднегруды ( $est_3$ ) и ее презэпистерном ( $prest_3$ ). Средние тазики расставленные или соприкасающиеся, обычно маленькие, реже большие, торчащие.

Заднегрудка с хорошо выраженными продольным и поперечным швами, ее презэпистерны ( $prest_3$ ) гораздо больше постэпистерна ( $pest_3$ ), последние имеют вид узких поперечных склеритов. Эпистерны ( $est_3$ ) и эпимеры заднегруды ( $em_3$ ) вытянуты вдоль тела. Эпистерны доходят до средних тазиковых впадин, вперед заметно, иногда сильно расширены. Эпимеры, узкие, обычно почти полностью спрятаны под эпиплевру. Задние тазики поперечные, соприкасающиеся, часто с бедренными покрывками. Троханты задних тазиков по размерам примерно равны постэпистернам, идут вдоль всего переднего края тазиков.

Тергиты средне- и заднегруды обычного для жуков строения. На средне- и заднегрудке (рис. 15) различают довольно большой скутум ( $scutum$  II,  $sct_2$ ), высокий торчащий скутеллум ( $scutellum$  II,  $sctl_2$ ) и узкий постнотум ( $postnotum$  II,  $pn_2$ ); на заднегрудке — большой широкий скутум ( $scutum$  III,  $sct_3$ ), маленький скутеллум ( $scutellum$  III,  $sctl_3$ ) и узкий постнотум ( $postnotum$  III,  $pn_3$ ). Заднегрудное дыхальце ( $stigma$  metathoracalis,  $sti. mth$ ) большое, сдвинуто к первому тергиту брюшка.

Брюшко (см. рис. 15) нормально имеет пять видимых стернитов ( $sternites$  III—VII,  $st_3-7$ ) и восемь тергитов ( $tergites$  I—VIII,  $tg_1-8$ ). Первый стернит редуцирован; второй короткий, слабо склеротизованный, обычно скрыт задними тазиками, на середине несет высокий узкий продольный киль, входящий между тазиками. Третий — седьмой стерниты сильно склеротизованы, третий на переднем крае с килем — продолжение кила второго стернита. Восьмой стернит перепончатый, входит в состав полового аппарата. Стерниты образуют нижнюю и боковые стенки брюшка, частично заходят и на спинную сторону. У древнейших *Tshekardocoleidae* брюшко было почти цилиндрическим, по-видимому, довольно мягким, лишенным сплошной склеротизации снизу и укрепленным лишь склеротизованными бляшками — бугорками. У остальных архостемат брюшко снизу, как кажется, полностью склеротизовано. У многих архостемат стерниты могли телескопически втягиваться один в другой, причем часто предыдущий прикрывал своим задним краем основание последующего; такое соединение стернитов прочно и обеспечивает им подвижность. У некоторых купедид брюшко стало плоским снизу, что также обеспечивало подвижность его склеритов. Тергиты брюшка много уже

стернитов, первый — седьмой слабо склеротизованные, несут дыхальца; восьмой узкий, его дыхальце расположено в мембране. Плевриты брюшка перепончатые, шов между первым и вторым плевритами отсутствует. Брюшко сильно фетализованного *Micromalthus* повторяет строение брюшка куколки и состоит из восьми тергитов и шести-семи стернитов.

Надкрылья у *Tshekardocoleidae* заметно длиннее брюшка, у большинства архостемат не выходят за его вершину, у *Micromalthus* далеко не доходят до нее. Многие жуки-архостематы имеют сильно расширенные вбок эпиплевры, а надкрылья многих архостемат — ячеистое строение и жилкование, состоящее из основных и промежуточных продольных жилок. Основные жилки обычно заметно толще промежуточных, но у *Taldycupedidae* они имеют одинаковое строение. Промежуточные и поперечные жилки возникают из архедиктия; первоначальное расположение поперечных неправильное, а промежуточные зигзагообразны, затем поперечные располагаются через правильные промежутки перпендикулярно к продольным, а промежуточные становятся прямыми жилками, подобными основным. Наибольшее число основных жилок и их ветвление можно наблюдать на надкрыльях *Tshekardocoleidae*. Здесь имеется до 14 основных жилок (рис. 16): субкостальная (SC), образующая перегиб эпиплевры, радиальная (R) — обычно с короткой, изогнутой вперед ветвью, до трех ветвей сектора радиуса ( $RS_1$ ,  $RS_2$ ,  $RS_3$ ), медиальная (M), две кубитальные (CuA, CuP) и три анальных ( $A_2$ ,  $A_3$ ,  $A_4$ ). M и CuA могут начинаться общим стволом.

В ходе эволюции число жилок сокращается и они становятся параллельными оси надкрылья, так что у *Cupes* сохраняются лишь три полные основные жилки — M, CuA,  $A_2$  и укороченная  $A_3$ .  $A_1$  не найдена в виде явственной основной жилки ни у одного жука, но у большинства чекардоколеид поле между жилками, принимаемыми нами за CuP и  $A_2$ , проксимально сильно расширено и близ основания надкрылья имеет

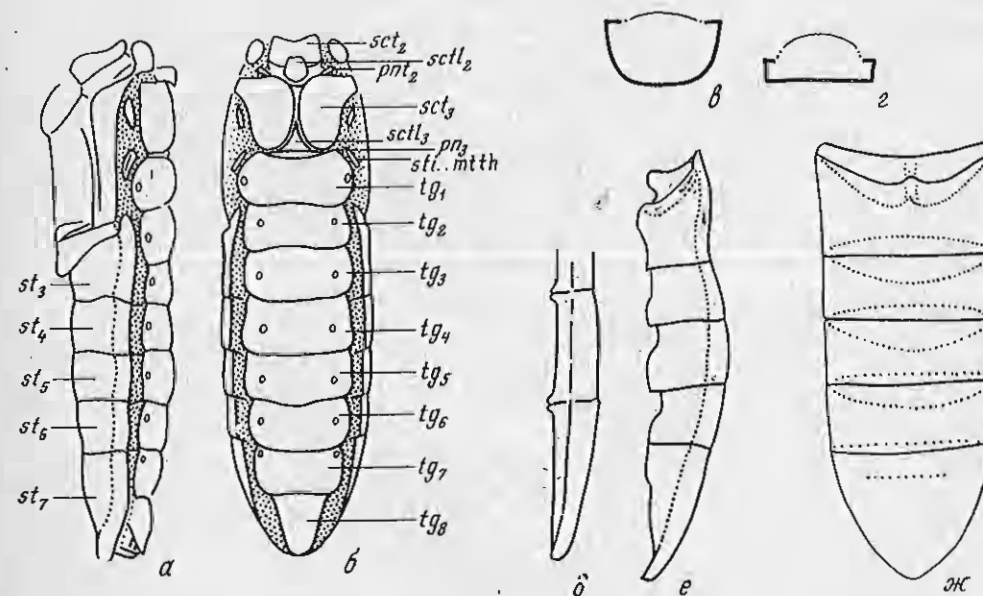


Рис. 15. Брюшко

а — *Priacma serrata* Leconte: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — поперечное сечение; г — *Omma stanleyi* Newman: г — поперечное сечение, д — вид сбоку; е — ж — *Cupes clathratus* Solsky: е — вид сбоку, ж — вид снизу

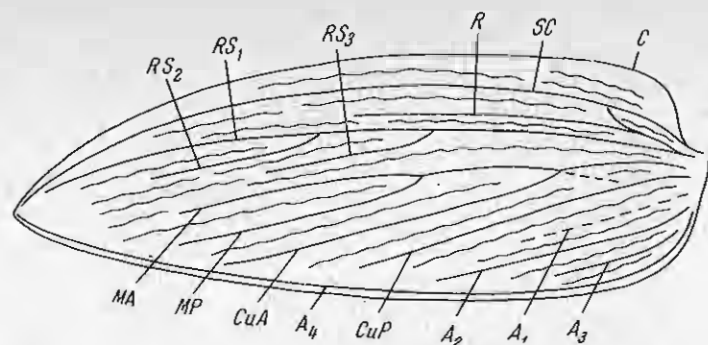


Рис. 16. Схематическое изображение жилкования надкрылья, исходного для жуков семейства Tshekardocoleidae

Прямые линии показывают основные жилки, волнистыми — промежуточные, прерываемые — предполагаемые основные, не найденные у известных жуков

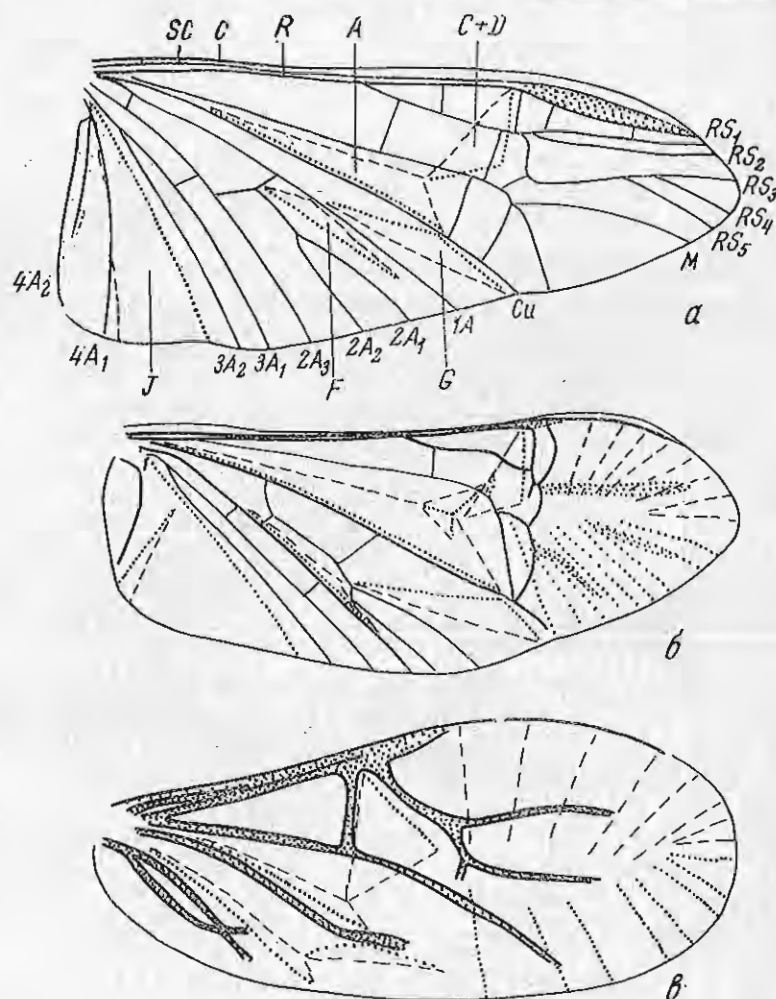


Рис. 17. Крылья

a — гипотетический общий план жилкования и складок (Forbes, 1922); б — *Prolixocipes latreillei* Solier; в — *Micromalthus debilis* Leconte (б, в — Forbes, 1926)

Верхние складки обозначены пунктиром, нижние — прерыванной линией

четыре-пять рядов ячеей. Такой вид имеет обычно поле, в котором редуцирована основная жилка, поэтому передняя явственная анальная жилка считается нами второй, а не первой.  $A_3$  у всех известных жуков сильно укорочена,  $A_4$  образует шовный кант, и ячеей позади нее можно видеть только у наиболее примитивных Tshekardocoleidae. Жуки семейства Ademosynidae имели надкрылья с 8—10 точечными бороздами. Надкрылья большинства схизофороидных архостемат гладкие сверху, с сохранившимися на нижней стороне многочисленными следами ячеей. У многих, по-видимому, водных форм надкрылья имели на нижней стороне у наружного края выступ. Этот выступ при закрытых надкрыльях сцеплялся с соответствующим выступом на спинной части метэпимера, образуя запор, препятствующий подниманию надкрылий воздухом, находящимся в субэлитральной полости. На ископаемых остатках жуков этот выступ кажется вдавлением, и он был описан как «щель» (Родендорф, 1961a).

Крылья архостемат (рис. 17, 18) характеризуются наиболее полным среди жуков жилкованием. Нами принимается в настоящей работе номенклатура жилок, предложенная Форбсом (Forbes, 1922), с изменением в кубитально-анальной области. Костальная жилка (C) выражена слабо. Субкостальная (SC) и радиальная (R) сдвинуты к самому переднему краю крыла, лишь у Tshekardocoleidae они, возможно, довольно далеко отступали от него. Сектор радиуса (RS) обычно отходит близ середины крыла, имеет непрерывное основание, одно- или двухветвистый. Медиальная жилка (M) не имеет собственного основания и начинается в мембране близ оснований R или Cu. Между ветвями сектора радиуса, а также между задней ветвью и медиальной жилкой обычно две-три поперечные. Две поперечные между вершинами M и CuA образуют ячейку, называемую «продолговатой» (oblongum, obl). Присутствие этой ячейки характерно для крыльев Archostemata, Adephaga и Murchophaga. CuA сильная. Следующая за ней жилка называлась Форбсом первой анальной. Он, однако, не приводил практически никаких доказательств в подтверждение справедливости этой номенклатуры. Первой анальной он считал и соответствующую жилку у других насекомых, например у Megaloptera. В настоящее время эта жилка считается задней ветвью кубитальной жилки, и мы будем называть ее CuP. Тиллиард (Tillyard, 1926), изобразив крыло *Omta*, также обозначал эту жилку как CuP. Соответственно меняется и номенклатура жилок, следующих за CuP. Анальных жилок четыре. Первая анальная крепкая, на вершине двухветвистая; ее передняя ветвь не кажется ветвью CuP, как часто имеет место у Adephaga и Polyphaga. Вторая и третья анальные жилки тонкие, иногда начинаются общим стволом, Тиллиард (l. c) считал их двумя ветвями одной жилки  $A_2$ . Поле между  $A_3$  и  $A_4$  шире всех остальных. Между CuP и  $A_1$ ,  $A_1$  и  $A_2$  по две-три поперечных жилки. CuP часто утрачивает основание, может утрачиваться и одна или даже обе вершины  $A_1$ . У *Micromalthus* анальная область сильно сокращена, CuA проходит здесь почти по самому заднему краю крыла, от анальных сохранились лишь две слабые жилки, по-видимому первая и вторая.

Крыло жука в покое сложено несколькими складками. Номенклатура складок принята нами по Форбсу (Forbes, 1926) (см. рис. 17, a). Основные стволы архостемат — купедондный и схизофороидный — различаются по положению антемедиального поля (C+D), по отношению к основанию RS и проксимальной гм. В купедондном стволе это поле пересекает RS, которая обычно отходит проксимальнее поперечной, так что его дистальный конец расположен между R и RS. У схизофороидов поле C+D не пересекает RS, а расположено проксимальнее его. RS здесь начинается дистальнее поперечной гм. Остальные складки — это

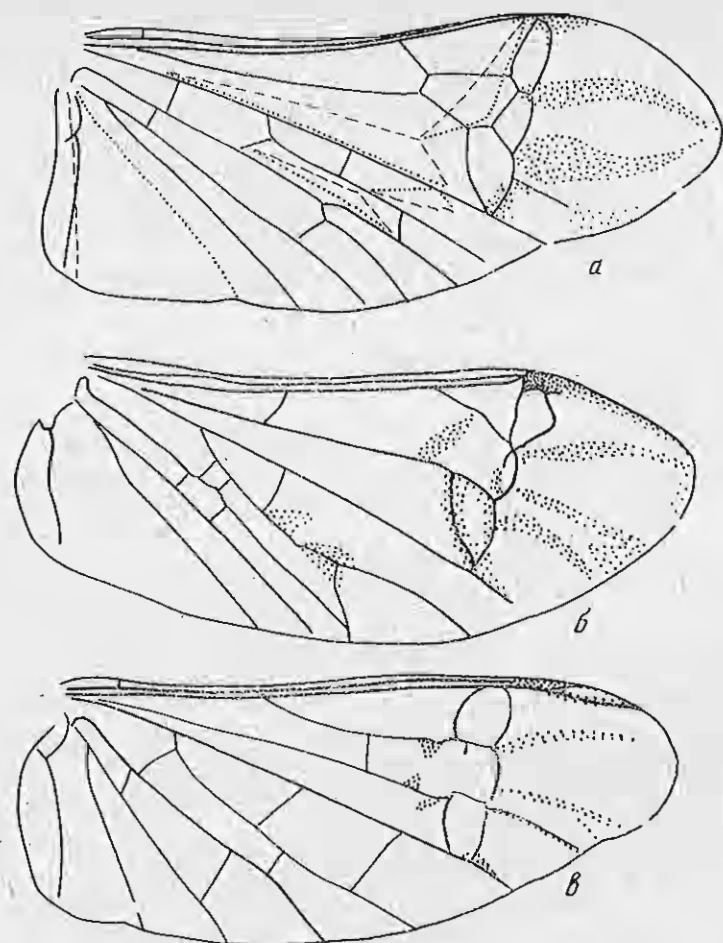


Рис. 18. Крылья

а — *Priacma serrata* Leconte (Atkins, 1958), б — *Cupes capitatus* F. (Forbes, 1922), в — *Omma stanleyi* Newman (Tillyard, 1926)

медиальная (A), расположенная перед CuA, маленькие складки между CuA и CuP и между CuP и A<sub>1</sub>, называемые Форбсом первой (G) и второй (F) анальными. Широкое пространство между третьей и четвертой анальными жилками занято большой югальной (J) складкой.

В тех случаях, когда крыло расправлено не полностью, как обычно на ископаемых остатках, гомологизация жилок сильно затрудняется. На рис. 19 показаны различные стадии складывания крыльев современных архостемат. Жилкование этих крыльев кажется сильно отличающимся от жилкования полностью расправленных крыльев. Гомологизация жилкования хотя бы и неполная, на остатках крыльев вымерших жуков, показанных на рис. 20, возможна лишь при условии тщательного изучения различных ступеней складывания крыльев современных жуков.

На рис. 21 приведена схема жилкования крыла Archostemata, на которую нанесены все жилки, найденные у разных представителей этого подотряда. Подобная схема может облегчить гомологизацию жилок разных жуков.

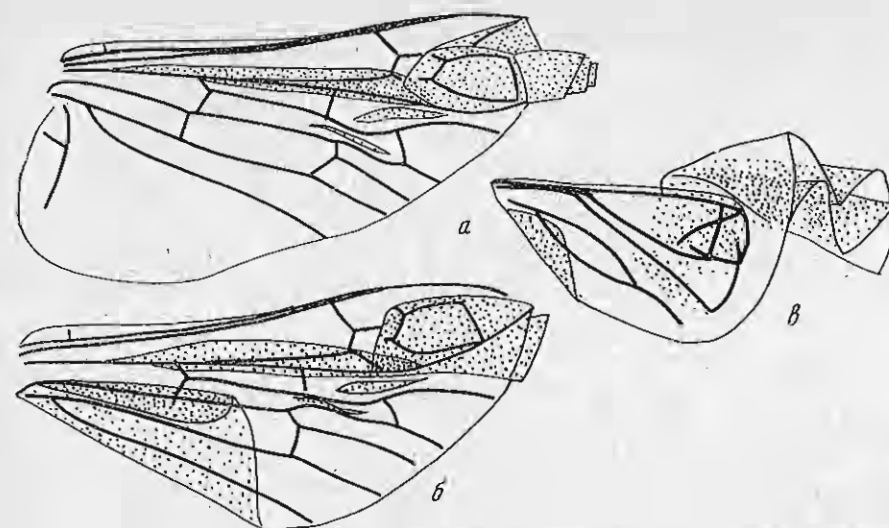


Рис. 19. Складывание крыльев

а, б — *Priacma serrata* Leconte, в — *Micromalthus debilis* Leconte (van Emden, 1932)

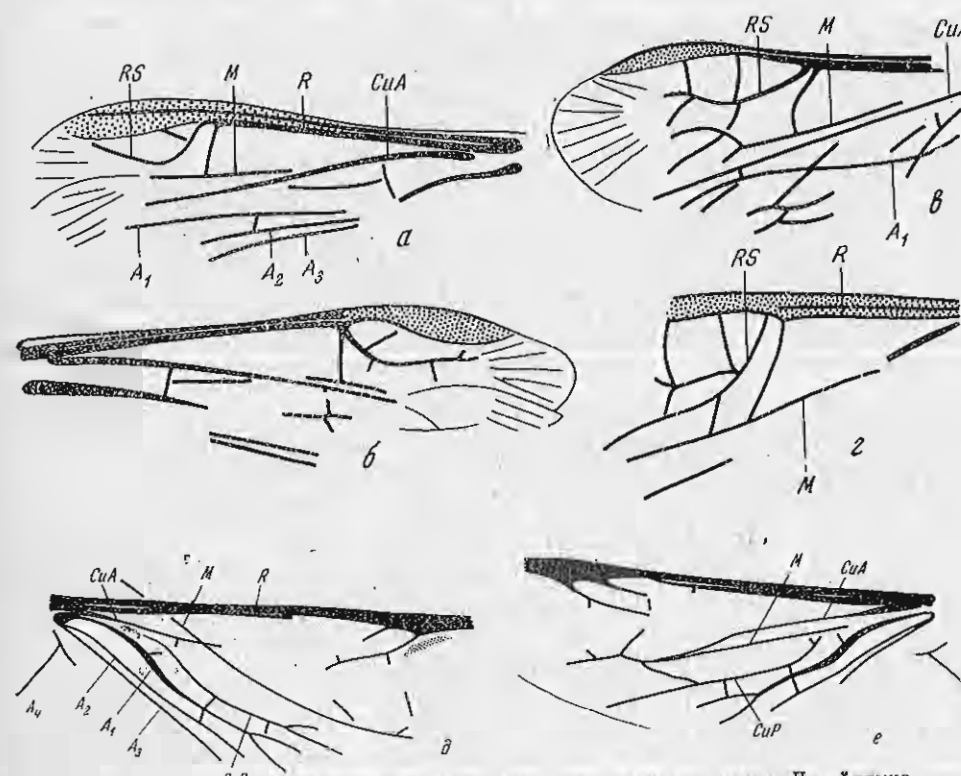


Рис. 20. Крылья вымерших архостемат из местонахождения Джайляучо  
а, б — экз. № 2555/1695; в — экз. № 2069/1192; г — экз. № 2069/1193; д, е — экз. № 2555/1691

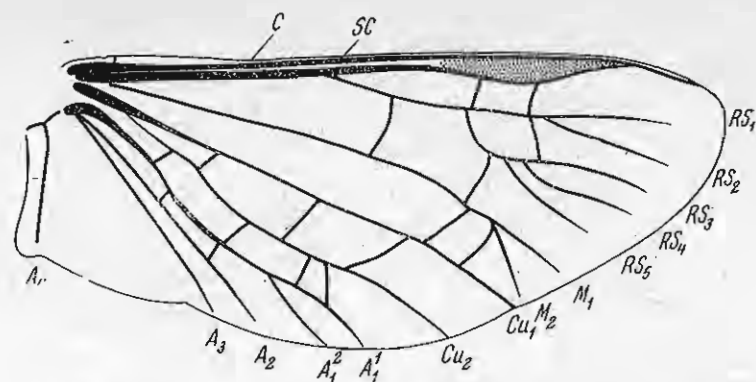


Рис. 21. Схема, изображающая все жилки, найденные на крыльях жуков

Ноги архостемат довольно хорошо развиты. Передние тазики обычно небольшие шаровидные или слегка поперечные, реже торчащие; средние обычно заметно торчат назад; задние поперечные, не спаяны с брюшком, соприкасающиеся, полностью разделяют заднегрудь и брюшко. Задние тазики назад часто выдолблены и несут небольшие бедренные покрывки. Бедря обычно заметно, редко сильно утолщены, голени линейные. Лапки у большинства архостемат с тонкими цилиндрическими сильно вытянутыми члениками, длинные, не короче или немного короче голени, лишь у некоторых купедид лапки заметно короче голени с недлинными, расширенными к вершине или двулопастными члениками.

Некоторые Schizophoridae имеют очень длинные лапки прицепного типа с большими коготками.

Строение наружного полового аппарата известно лишь для немногих современных видов. Копулятивный аппарат самца втянут внутрь малоизмененного восьмого сегмента брюшка, отличающегося от других лишь меньшими размерами и менее сильной оклеротизацией. Девятый сегмент обычно сильно изменен (рис. 22), лишь у *Tetraphalerus* он имеет вид косо срезанной на вершине трубки (Monros, Monros, 1952). Стернит девятого сегмента обычно развит хорошо, часто несет на заднем крае щетинки или зубцы; тергит разделен на три доли, на вершине средней из которых открывается анальное отверстие. Возможно, что средняя доля представляет собой остаток десятого сегмента, сросшийся с тергитом девятого (Sharp, Muir, 1912). У *Cupes* к средней доле прирастают два длинных, плоских, заостренных придатка, которые также, возможно, относятся к десятому или даже одиннадцатому сегменту (парапрокты).

Собственно копулятивный аппарат самцов купедид построен очень разнообразно. Шарп и Мур (Sharp, Muir, 1912), изучив его строение у самцов *Cupes* и *Omta*, пришли к выводу, что этих жуков следует отнести к разным семействам. Еще более необычное, несравненно более сложное, чем у любого другого жука, строение имеет копулятивный аппарат *Priacma*, подробно изученный Эдвардсом (Edwards, 1953a, b). Если основываться только на строении копулятивного аппарата самца, то *Priacma* должна быть обособлена от всех жуков, так как строение ее копулятивного аппарата сходно с таковым не жуков, а перепончатокрылых.

Копулятивный аппарат самца *Priacma* (рис. 23) состоит из эдеагуса и двух сложно построенных латеральных долей. У остальных жуков

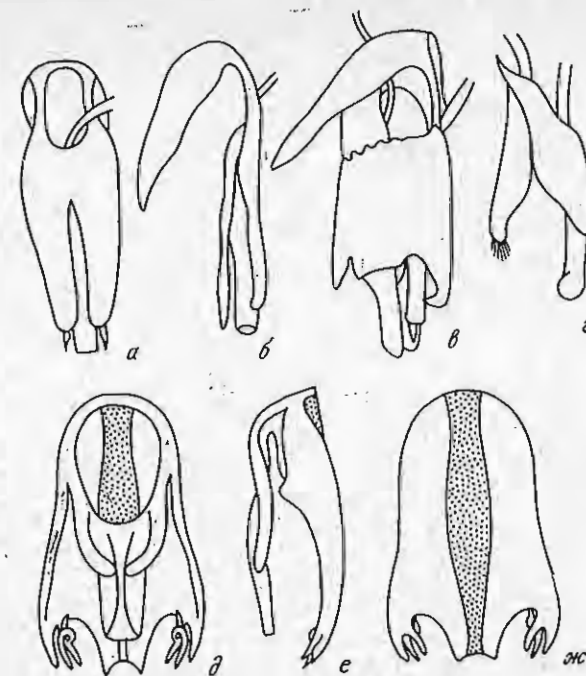


Рис. 22. Девятый (генитальный) стернит брюшка самцов Cupedidae

a, б, в — *Cupes clatratus* Solsky, г — *Omta stanleyi* Newman, д — ж — *Priacma serrata* Lec., з, e, г, e — вид сбоку; а, ж — вид сверху, д — вид снизу, (а — г по Sharp, Muir, 1912; д — ж — по Edwards, 1953)

Рис. 23. Копулятивный аппарат самца *Priacma serrata* Leconte

а — вид сверху, б — вид сбоку, в — вид снизу (по Edwards, 1953)

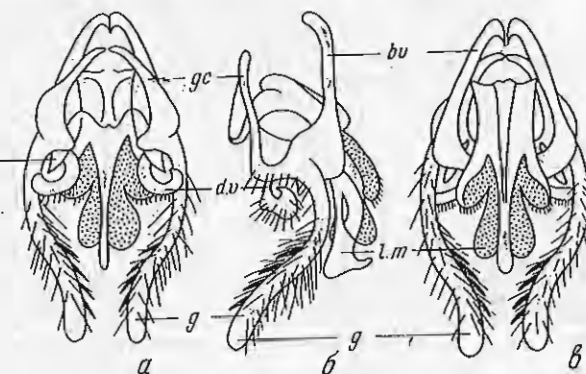
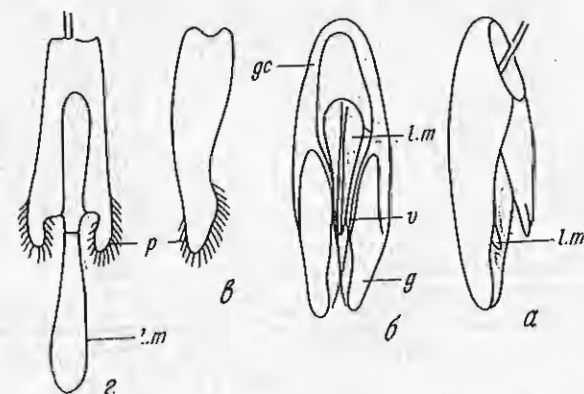


Рис. 24. Копулятивный аппарат самцов купедид

а, б — *Cupes clatratus* Solsky, в, г — *Omta stanleyi* Newman, а, в — вид сбоку, б, г — вид сверху (по Sharp, Muir, 1912)



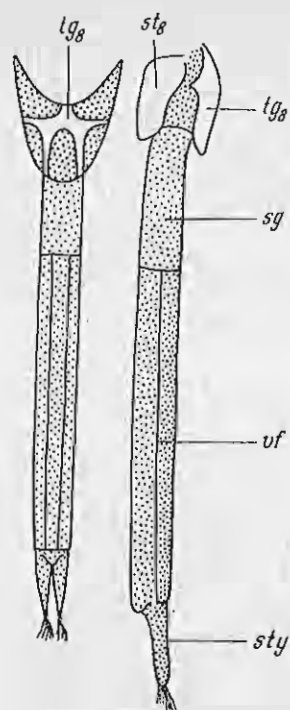


Рис. 25. Яйцеклад *Cupes concolor* Westwood (по Tanner, 1929)

Наружный половой аппарат самки изучен лишь для *Cupes* (Tanner, 1927). Восьмой стернит склеротизован и имеет нормальное строение, большая часть восьмого тергита перепончатая, склеротизованная часть образует на ней решетчатую структуру. Девятый сегмент цилиндрический перепончатый, он продолжается длинной перепончатой трубкой с узкими склеритами по бокам (рис. 25). Таннер считает эти склериты вальвиферами (valvifer, *uf*). На вершине трубки находится анальное отверстие, а субапикально расположены два довольно длинных пальцевидных придатка с кисточками щетинок на конце, которые Таннер гомологизирует с грифельками девятого сегмента (styli, *sty*). Таким образом, здесь сохранились лишь яйцекладные пластинки и грифельки девятого сегмента, а гонапофизы и придатки восьмого сегмента полностью редуцированы. Такое строение яйцеклада характерно для жуков, откладывающих яйца под отставшую кору мертвых деревьев или в трещины толстой коры. В спокойном состоянии яйцеклад *Cupedidae* полностью втянут в брюшко, у *Micromalthus* видна его вершина с двумя придатками, по-видимому, гомологичными грифелькам *Cupes*, но обозначенными Патерсоном (Paterson, 1938) как церки. Пермские *Tshekardocoleidae* имели, по-видимому, наружный яйцеклад, но изучить его строение не представляется возможным из-за плохой сохранности всех найденных остатков.

Очень характерно для архостемат строение их покровов. Все тело у них обычно густо покрыто довольно крупными бугорками. Такой тип упрочения покровов, по-видимому, примитивен, так как в этом случае укрепляемая поверхность сохраняет некоторую гибкость и не требуется совершенного сочленения склеритов. У некоторых архостемат бугорчатый покров сменяется равномерно утолщенным, гладким сверху, но в местах, где требуется гибкость, бугорки часто сохраняются и в этом случае.

боковые доли не расчленены и обычно называются парамерами (paramerae, *p*). Поэтому лучше не употреблять этого термина для части боковых долей, гомологичной парамерам перепончатокрылых, как это делает Эдвардс, а называть эту часть гоностилусом (gonostylus, *g*). Боковые доли состоят, таким образом, из гоностилуса (gonostylus, *g*), вользеллы (volSELLa, *v*) и вользеллярной пластинки (basivolSELLa, *bv*). Вользелла в свою очередь расчленена на куспис (cuspis volsellaris, *c. v*) и дигитус (digitus volsellaris, *d. v*). Эдвардс нашел, что при сокращении довольно сильной мышцы, прикрепляющейся к куспису, вершины кусписа и дигитуса сходятся, подобно концам щипцов, захватывая, по-видимому, какую-то часть полового аппарата самки при копуляции. Эдеагус (lobus medialis, *l. m*) несет две пары перепончатых долей.

Половой аппарат самцов остальных купедид построен более просто (рис. 24). У *Cupes* базальная часть латеральных долей не расчленена, но примерно от их середины вентрально отходит острый тонкий отросток, по-видимому, гомологичный вользелле *Priacma*. *Omma* и *Tetrathalerus* имеют нерасчлененные боковые доли, являющиеся, очевидно, лишь гоностилусом. Эдеагус у этих родов представлен простой трубкой.

Относительно внутреннего строения архостемат существуют лишь отрывочные сведения. Нервная система примитивного типа, состоит из изолированных ганглиев. Имеется головной ганглий, три грудных и восемь брюшных. Представители семейства *Cupedidae* имеют четыре свободных мальпигиевых сосуда, политрофические яичники и семенники спирального трубчатого типа, как у *Adephaga*. Согласно Скотту (Scott, 1936), самец *Micromalthus* гаплоиден.

Развитие. Копуляция и способ откладки яиц не описаны. Вероятно, современные архостематы откладывают яйца в трещины коры или в древесину с помощью длинного телескопического яйцеклада. Возможно, что некоторые купедиды делают на коре насечки для помещения яиц. Кроусон (Crowson, 1962) нашел в самке *Cupes capitatus* F. 26 яиц длиной в 1 мм; автором в самке *Cupes clathratus* Solsky было найдено 20 яиц длиной в 2 мм. Первые возрасты личинок купедид не найдены, и число возрастов точно не установлено. *Micromalthus* имеет очень сложный цикл развития с чередующимися питающимися, педогенетически размножающимися и расселительными личинками. Питающаяся личинка линяет не менее трех раз (Pringle, 1938). Более подробно жизненный цикл *Micromalthus* обсуждается нами ниже в описании семейства *Micromalthidae*. У нетропических видов зимует в основном личинка, но известен один случай зимовки имаго *Cupes capitatus* F. (Brimly, 1938).

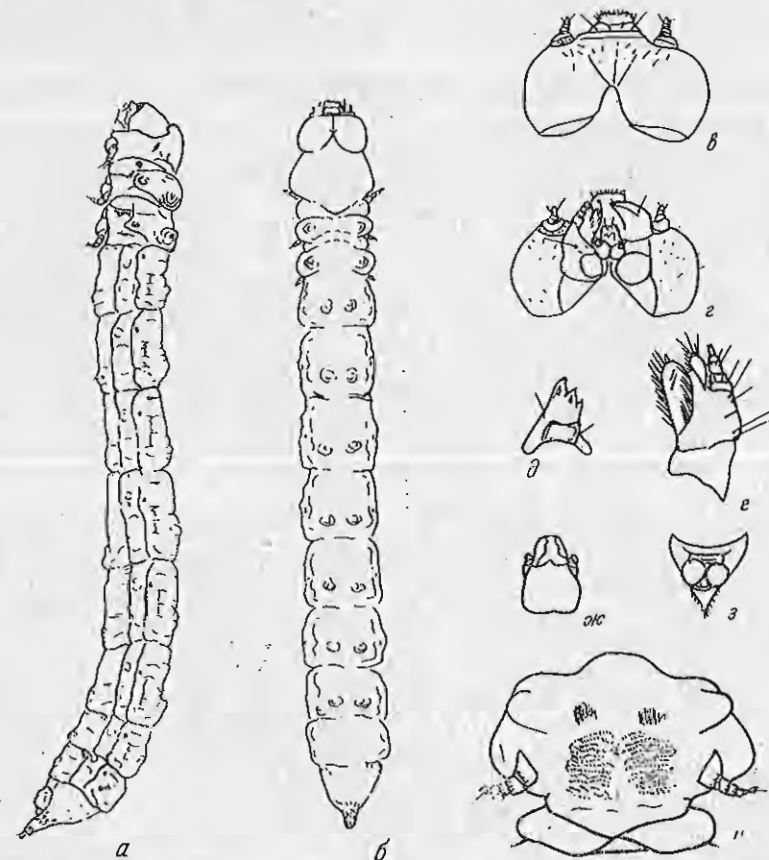


Рис. 26. Личинка *Cupes concolor* Westwood

а, б — общий вид: а — сбоку, б — сверху; в, г — голова: в — сверху, г — снизу; д — мандибула, е — максилла, ж — гипофаринкс, з — конец брюшка снизу, и — первый сегмент груди снизу (по Böving, Craighead, 1930)

Личинка. Личинки найдены только для *Micromalthus debilis* Leconte (Hubbard, 1878; Böving, Craighead, 1930; Pringle, 1938; Scott, 1938) и для трех видов рода *Cupes* — *C. clathratus* Solsky (Fukuda, 1941); *C. concolor* Westwood (Snyder, 1913); *C. lobiceps* Leconte (Papp, 1961).

Личинки эруковидные, белые, слабо склеротизованные (рис. 26, 27). Голова поперечная, слегка уплощенная, сверху несет отчетливую линочную линию с короткими передними ветвями у *Cupes* или без них у африканских *Micromalthus*. Гуларной пластинки нет. Глаза отсутствуют. Антенны (рис. 27, *а*) четырехчлениковые, четвертый членик расположен на третьем субапикально, так что антенна кажется двувёршинной. Мандибулы (рис. 26, *д*; 27, *д*, *м*) с тремя зубцами на режущем крае и хорошо развитым молярным выступом. Максиллы (рис. 26, *е*, 27, *е*, *о*) хорошо развиты, расчленены на *cardo* и *stipes*, несут трехчлениковый щупик и отчлененные *galea* и *lacinia*, которые снабжены на внутреннем крае волосками и щетинками. Нижняя губа нерасчлененная (рис. 27, *о*), лабиальный щупик трехчлениковый у *Micromalthus* и двухчлениковый у *Cupes*. Гипофаринкс (рис. 27, *з*, *ж*) с сильно развитой склеромой.

Сегменты тела цилиндрические, на спинной стороне с хорошо развитыми двигательными мозолями, у *Cupes* тело голое, лишь девятый сегмент с короткими шипиками; у *Micromalthus* оно покрыто негустыми щетинками. Переднегрудной и восемь брюшных сегментов несут дыхальце. У *Cupes* ноги короткие, расчленены на тазик, вертлуг, бедро, голень, лапку и претарз; коготок один с зубцом при основании. Нога расселительной стадии *Micromalthus* расчленена, как и у *Cupes*, отличается длинными бедрами и лапками, а также парными коготками. У остальных стадий личинок *Micromalthus* ноги отсутствуют или очень короткие, трехчлениковые. Девятый сегмент брюшка сужен назад, у *Micromalthus* несет назад парный вырост, который Бёвинг и Крейгхед (Böving, Craighead, 1930) гомологизировали с урогомфами. Десятый сегмент расположен под девятым, несет пару бугров и анальное отверстие.

Куколка. Куколка описана лишь для *Cupes concolor* Westw и *Micromalthus debilis* Leconte (Pringle, 1938; Rosen, 1963), белая, мягкая, довольно подвижная (рис. 28). У *Micromalthus* куколка имеет склеротизованные мандибулы и осязательные хеты на голове. Розен считает, что она способна активно выгрызаться. Покровы гладкие, без бугорков, у *Micromalthus* с микроскопическими волосками. Ротовые органы и глаза хорошо развиты. Крылья куколки *Micromalthus* гораздо длиннее надкрылий, у *Cupes* они равны им. Брюшко с девятью полными тергитами, десятый слабый, несет парные бугорки. Стернитов семь (второй — восьмой).

Экология. Все современные архостематы — ксилофаги и развиваются в мертвой древесине. Личинки их обитают только в древесине и под корой различных хвойных и лиственных деревьев, но некоторые купедиды были найдены в безлесных местностях, заросших лишь кустарником. Древесина, в которой были собраны личинки *Cupes*, сильно поражена грибом рода *Brothelium* (Fukuda, 1941) или *Daedalia quereina* (Rosen, 1963). Скотт (Scott, 1936) не нашел в кишечнике личинок *Micromalthus* симбионтных жгутиковых и предположил, что эти личинки сами могут выделять целлюлазу.

Жуки из трибы *Cupedini* ведут дневной образ жизни, посещают цветы и проходят на них дополнительное питание. Кроусон (Crowson, 1962) нашел в кишечнике *Cupes clathratus* F. пыльцу. Остальные купедиды собирались только на кормовых деревьях снаружи или под корой, ночные формы летят на свет (Монгрос, Монгрос, 1952). Большое число самцов редкого вида *Priacma serrata* Leconte было собрано Эдвардсом (Edwards, 1951) и Аткинсом (Atkins, 1957) с помощью хлориновых пре-

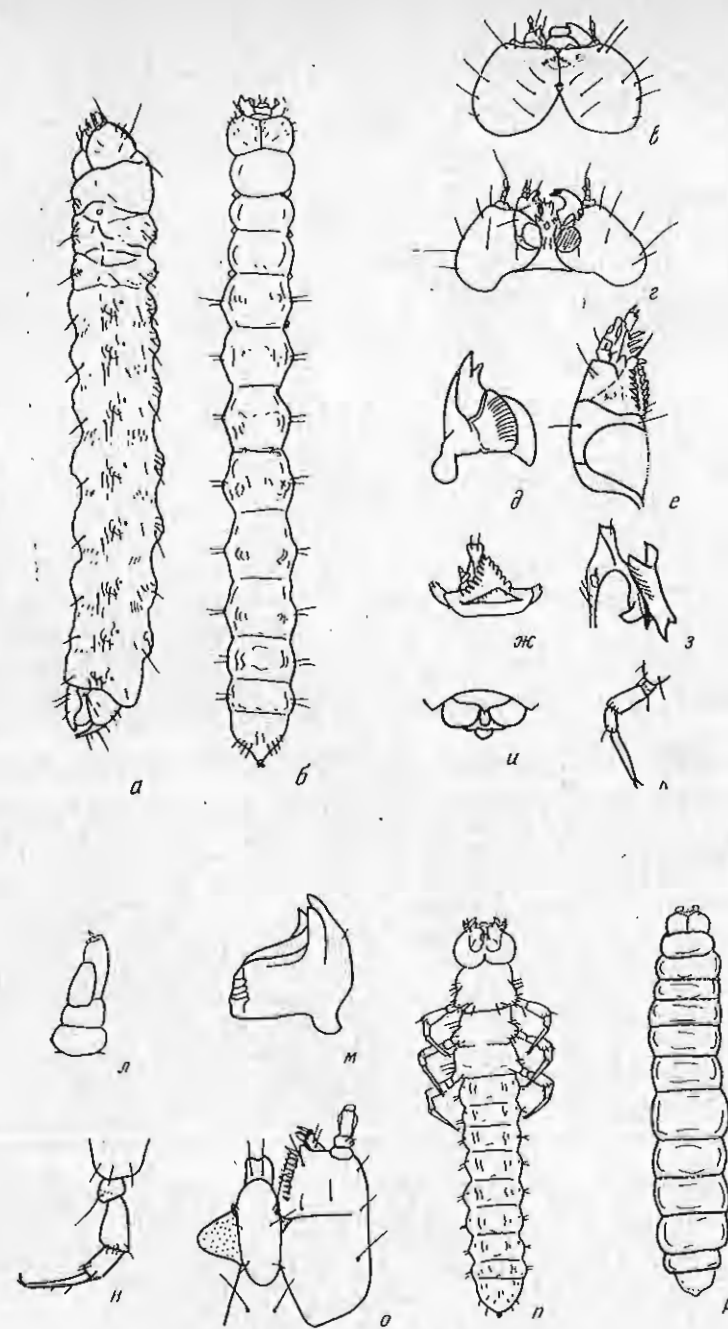


Рис. 27. Личинки *Micromalthus debilis* Leconte

*а* — *и* — питающаяся личинка: *а* — общий вид сбоку, *б* — общий вид сверху, *в* — голова сверху, *г* — голова снизу, *д* — мандибула, *е* — максилла, *ж*, *з* — гипофаринкс сверху и сбоку, *и* — конечная часть брюшка; *к* — *п* — расселительная личинка: *к*, *л* — грудные ноги, *м* — мандибула, *н* — максилла и нижняя губа, *о* — общий вид снизу; *р* — педогенетическая личинка (*а*, *в* — *к* — по Böving, Craighead, 1930; *б*, *л* — *п* — по Pringle, 1938)



Рис. 28. Куколки архостемат  
а — *Micromalthus debilis* Leconte, б — *Cupes concolor* Westwood (по Rozen, 1963)

паратов для стирки белья. Эти препараты, по-видимому, сходны по запаху с половыми аттрактантами вида.

Вымершие Archostemata вели гораздо более разнообразный образ жизни. Кроме многочисленных ксилофагов, среди них, несомненно, были детритофаги, а возможно, и хищники. Многие из этих жуков были связаны с водой.

Древнейшие представители подотряда Archostemata, жуки семейства Tshekardocoleidae, имели, возможно, довольно подвижную личинку камподеевидной формы, питавшуюся сильно разложившейся древесиной. Такие личинки уплощенной формы с хорошо развитыми 6-члениковыми ногами и довольно длинными членистыми церками на девятом сегменте найдены в раннепермском местонахождении Чекарда вместе с жуками этого семейства. К сожалению, сохранность не позволяет изучить их более подробно. По-видимому, уже к концу перми некоторые архостематы перешли к питанию малоразложившейся древесиной и им принадлежат ходы в нижнетриасовой древесине (Walker, 1938; Link, 1949).

Еще с пермского времени часть архостемат ушла в воду. В начале мезозоя водные формы составляли значительную часть архостемат. Эти жуки обитали у уреза воды или на водной растительности и были, скорее всего, детритофагами.

Состав. Подотряд включает одиннадцать семейств, из которых одно — Tshekardocoleidae — нижнепермское, четыре — Permocupedidae, Taldycupedidae, Asiocolidae, Rhombocoleidae — верхнепермские, пять — Cupedidae, Ademosynidae, Tricoleidae, Schizophoridae, Catiniidae — мезозойские; из них Cupedidae дожили до настоящего времени, семейство Micromalthidae современное.

В настоящее время не представляется возможным объединение этих семейств в таксоны ранга, промежуточного между семейством и подотрядом. Действительно, мезозойские и современные архостематы явно распадаются на две группы — купедоидную и схизофороидную, различающиеся в первую очередь по строению надкрыльев и крыльев. Однако при попытке распространения этой системы на пермских архостемат появляются значительные трудности. Главная из них связана с отсутствием находок хорошо сохранившихся крыльев пермских архостемат, так как без крыльев нельзя с уверенностью установить генетическую близость семейств. Таковая может быть все же установлена по некоторым косвенным признакам. В линиях Tshekardocoleidae — Permocupedidae — Cupedidae и Permocupedidae — Taldycupedidae — Ademosynidae она может быть прослежена по строению надкрылий. Современное семейство Micromalthidae имеет схизофороидный тип жилкования крыльев и, следовательно, могло бы быть объединено в одну группу с семействами Schizophoridae и Catiniidae. Представляется, однако, маловероятным, чтобы ксилофаги Micromalthidae произошли от специализованных водных жуков из двух указанных семейств. Их предком скорее должны быть наземные жуки. Такими среди оставшихся семейств являются, по-видимому, только Asiocolidae и Tricoleidae, родственные друг другу.

Эти два семейства вместе с семейством Rhombocoleidae связаны друг с другом по крайней мере происхождением от Tshekardocoleidae со сходным строением надкрыльев. Отсюда может быть сделан вывод о более тесном родстве этих семейств с Schizophoridae и Catiniidae. Таким образом, филогенетическая схема подотряда может быть установлена, конечно, лишь в первом приближении.

Установление генетических связей семейств не устраняет, однако, трудностей, стоящих на пути их классификации. Естественная система должна основываться как на родственных, так и на сходственных критериях, причем таксоны должны обладать свойствами если не конгрегации, то по крайней мере континуума. В последнем случае различия между ближайшими членами таксона не должны быть больше различий между этим таксоном и другими. Это правило в данном случае не соблюдается, так как различие между пермскими членами указанных групп, по-видимому, меньше, чем между некоторыми семействами внутри самих групп. Пермские архостематы известны нам настолько отрывочно, что сейчас невозможно достоверно оценить их сходство и различие. Сведения о них позволяют высказать некоторые соображения о филогенезе, но недостаточны, чтобы их обоснованно классифицировать.

Исходя из этих соображений представляется более правильным не предлагать в настоящее время для архостемат таксонов ранга, промежуточного между семейством и подотрядом, но при описании их филогенеза учитывать, что они образуют две группы генетически близких форм — купедоидный и схизофороидный стволы. К первому относятся семейства Permocupedidae, Cupedidae, Taldycupedidae, Ademosynidae, ко второму — семейства Asiocolidae, Tricoleidae, Rhombocoleidae, Schizophoridae, Catiniidae, Micromalthidae. Семейство Tshekardocoleidae, очевидно, предковое для остальных архостемат, не может быть отнесено ни к одному из этих стволов до изучения чекардоколенд с хорошо сохранившимися крыльями. Надкрылья пермских жуков, сходных с представителями семейства Ademosynidae, описывались в паратаксономическом «семействе» Permocupedidae, а сходные с Schizophoridae и Catiniidae — в «семействе» Schizocoleidae.

Таблица для определения семейств  
подотряда Archostemata

1. Надкрылья с сетчатым или решетчатым жилкованием, ячеек не уже жилок и не кажутся рядами округлых точек, всегда без выступа на нижней стороне . . . . . 2
- Надкрылья гладкие или с точечными бороздками, очень редко с рядами округлых ямок, но тогда имеется выступ на нижней стороне («шель») . . . . . 7
2. Основные и промежуточные жилки надкрылий неразличимы по размерам, основание кубитального поля более чем с двумя рядами ячеек, или короткая последняя анальная жилка впадает в предыдущую . . . . . Taldycupedidae
- Жилкование надкрылий явно разделяется на основные и промежуточные жилки . . . . . 3
3. На диске надкрылий три неукороченные основные жилки и не менее трех рядов ячеек во всех полях . . . . . 4
- На диске надкрылий не менее четырех неукороченных основных жилок, редко три, но тогда в большинстве полей по два ряда ячеек . . . . . 5
4. На середине надкрылья во всех полях три ряда ячеек . . . . . Tricoleidae
- Радиальное поле с пятью рядами ячеек на середине надкрылья . . . . . Asiocolidae
5. На диске надкрылий не более пяти жилок вместе с укороченными, CuP редуцирована полностью, передние тазики назад открыты . . . . . Cupedidae
- На диске надкрылий вместе с укороченными не менее шести жилок, CuP всегда имеется, хотя бы короткая, передние тазики назад замкнуты . . . . . 6
6. В основании переднего вертикального поля надкрылий не менее четырех рядов ячеек, позади короткой A<sub>3</sub> два ряда ячеек . . . . . Tshekardocoleidae
- Переднее поле надкрылий не более чем с тремя рядами ячеек, позади короткой A<sub>3</sub> один ряд ячеек . . . . . Permocupedidae

7. Надкрылья вдвое короче тела . . . . . Micromalthidae  
 -- Надкрылья доходят до конца брюшка . . . . . 8  
 3. Надкрылья сверху с точечными бороздами, снизу без выступа — «щели» . . . . . Ademosynidae  
 -- Надкрылья снизу с выступом щелью . . . . . 9  
 9. Надкрылья сверху с точечными бороздами или с рядами ямок . . . . . Rhombocoleidae  
 -- Надкрылья сверху гладкие или с неправильно разбросанными точками . . . . . 10  
 10. Передние тазики соприкасающиеся, переднегрудь между их основаниями с коротким широким отростком, который короче трети тазиков . . . . . Catiniidae  
 -- Передние тазики разделены длинным узким отростком переднегрудь, доходящим по крайней мере до их середины . . . . . Schizophoridae

Кроме семейств, включенных в таблицу, имеется два паратаксономических «семейства».

*Permosynidae*: изолированные надкрылья пермских жуков без выступа на нижней стороне («щель») сверху с точечными бороздами, реже гладкие.

*Schizocoleidae*: изолированные надкрылья пермских жуков с выступом на нижней стороне («щель») и гладкие сверху.

Среди жуков, надкрылья которых относятся к этим «семействам», могут быть представители и других подотрядов жуков, поэтому в дальнейшем они не рассматриваются.

#### СЕМЕЙСТВО TSHEKARDOCOLEIDAE RONDENDORF, 1944

*Tshekardocoleidae*: Родендорф, 1944, стр. 277; Пономаренко, 1963, стр. 70; Kukalová, 1965, стр. 78.

*Uralocoleidae*: Залесский, 1947, стр. 857.

**Описание.** Мелкие, реже средней величины вальковатые или уплощенные жуки. Голова примерно равной длины и ширины, глаза боковые, верхняя поверхность головы со слабыми киями над глазами. Антенны 13-члениковые, четковидные, короче или едва длиннее головы и передне-спинки вместе. Гулярная пластинка широкая, нижняя сторона головной капсулы замкнута гуламентумом. Переднеспинка поперечная, с широкими параноталиями. Передние тазики небольшие, округлые, широко расставленные, их впадины замкнуты позади. Проплевры широкие, плевральные швы почти не сужены вперед, свободно выходят на передний край переднегрудь. Трохантины всех ног большие, хорошо видны. Среднегрудь лишь немного короче заднегрудь, ее продольный и поперечный швы явственные, средние тазики расставленные. Заднегрудка поперечная, с продольным и поперечным швами, задние тазики поперечные, не длинные. Брюшко с пятью видимыми стернитами, довольно мягкое, его сегменты сочленены подвижно. Надкрылья часто заметно длиннее брюшка, с широкой эпиплеврой и богатым сетчатым жилкованием. Ячей всегда много шире жилок, основные жилки хорошо отличаются от промежуточных. На надкрылье не менее девяти основных жилок: субкостальная (SC), радиальная (R), радиус-сектор (RS), медиальная (M), очень редко медиальных две (MA и MP), две кубитальных (CuP и CuA), три анальных. По SC проходит перегиб эпиплевры, R часто слабая, тогда поля SC и R кажутся единым полем, в проксимальной части которого до пяти рядов ячеей. RS может давать одну-две ветви назад. Задняя кубитальная может редуцироваться до короткой жилки, видной лишь в основании надкрылья. Анальные жилки, по-видимому, представляют собой вторую, третью и четвертую. Первая никогда не видна в виде основной жилки, но основания поля между CuP и A<sub>2</sub> расширено и в нем не менее четырех рядов ячеей. A<sub>3</sub> короткая, A<sub>4</sub> образует шовный кант и может сливаться с краем надкрылья, тогда ряд ячеей за ней редуцируется. Число рядов ячеей в полях различно, но редко менее двух, позади A<sub>3</sub> всегда два ряда

ячеей. Кубитальные и анальные жилки выходят на шовный край надкрылья. Строение крыльев известно плохо. SC и R сближены друг с другом, но удалены от переднего края крыла. Складки между M и CuA, между CuA и CuP имеются. Ноги довольно слабые, короткие. Самки, возможно, имели наружный яйцеклад. Тело сверху покрыто довольно крупными бугорками, на стернитах груди бугорки много мельче и реже, на стернитах брюшка еще мельче.

Состав. 12 родов, из них 8 в нижней перми Чехословакии (Обора) и 4 в нижней перми Урала (Чекарда и Крутая Катушка).

**Сравнение.** Отличается присутствием на надкрыльях R хотя бы в виде слабой жилки, ветвлением у большинства родов RS, двумя рядами ячеей позади A<sub>3</sub>. По строению тела наиболее похоже на семейства *Permosynidae* и *Rhombocoleidae*, представители которых также имеют замкнутые назад впадины передних тазиков и В-члениковые антенны.

**Замечание.** Семейство описано как монотипическое (Родендорф, 1944). Пономаренко (1963) описал еще один род и перевел в это семейство род *Uralocoleus*, описанный (Ю. Залесский, 1947) как представитель особого семейства *Uralocoleidae*. Кукалова (Kukalová, 1965, 1969) описала восемь родов из Оборы. В последней работе она, однако, изменила свое прежнее мнение о систематическом положении описанных ею ископаемых и перевела их в отряд *Protelythroptera*, ссылаясь на строение крыльев *Moravocoleus permianus*. С этим мнением трудно согласиться, так как крыло *Moravocoleus* явственно сложено в продольные складки, а сопоставляется оно с развернутым крылом *Protelythroptera*. Более того, при изучении отпечатка с крылом *Moravocoleus* нам не удалось рассмотреть отчетливо те особенности жилкования, на которые ссылается Кукалова. Поэтому представляется более правильным считать описанных ею насекомых жуками, тем более что по характеру жилкования надкрылий они очень сходны с *Sylvaecoleus*, для которых строение тела известно достаточно хорошо, чтобы их можно было определенно отнести к жукам.

Ниже описывается еще один род из ранней перми Урала.

#### Таблицы для определения родов семейства Tshekardocoleidae

1. Общий ствол M+CuA не короче четверти надкрылья . . . . . 2  
 -- Общего ствола M+CuA нет, или он очень короткий . . . . . 9
2. RS с явственными ветвями назад, между RS<sub>1</sub> и M не менее четырех рядов ячеей . . . . . 3  
 -- RS не ветвится назад, между RS<sub>1</sub> и M два-три ряда ячеей, между CuA и A<sub>2</sub> три ряда ячеей перед вершиной A<sub>2</sub> . . . . . 8
3. Поле между CuA и A<sub>2</sub> сильно сужено дистально, между CuA и вершиной A<sub>2</sub> один ряд ячеей . . . . . *Moravocoleus*  
 -- Между CuA и A<sub>2</sub> не менее двух рядов ячеей . . . . . 4
4. Между M и CuA не менее четырех рядов ячеей . . . . . 5  
 -- Между M и CuA не более трех рядов ячеей . . . . . 6
5. Между RS<sub>1</sub> и M не более четырех рядов ячеей, имеется явственная MP . . . . . *Prosperocoleus*  
 -- Между RS<sub>1</sub> и M не менее пяти рядов ячеей, явственной MP нет . . . . . *Retelytron*
6. CuP доходит до шовного края надкрылья в виде явственной основной жилки, между CuA и вершиной A<sub>2</sub> более четырех рядов ячеей . . . . . *Eocoleus*  
 -- CuP выражена как основная жилка только в основании надкрылья, между CuA и вершиной A<sub>2</sub> не более трех рядов ячеей . . . . . 7
7. Между RS<sub>1</sub> и M не менее шести рядов ячеей . . . . . *Votocoleus*  
 -- Между RS<sub>1</sub> и M не более пяти рядов ячеей . . . . . *Avocoleus*
8. Между общим стволом M+CuA и CuP проксимальнее развилка два ряда ячеей, промежуточные жилки зигзагообразные, ячеей крупные, вдоль надкрылья не более 40 ячеей . . . . . *Boscoleus*  
 -- Между общим стволом M+CuA и CuP проксимальнее развилка три ряда ячеей, промежуточные жилки почти прямые, ячеей более мелкие, вдоль надкрылья не менее 50 ячеей . . . . . *Umoricoleus*

9. RS явственно ветвится назад, между RS<sub>1</sub> и M до семи рядов ячеек, CuP явственная вплоть до края надкрылья . . . . . *Tshekardocoleus*  
 — RS неветвистая, между RS и M два-три ряда ячеек . . . . . 10  
 10. CuA перед вершиной изогнута по направлению к шовному краю надкрылья, не заходит в его вершинную четверть . . . . . *Sylvacoleus*  
 — CuA изгибается вдоль шовного края надкрылья, доходит почти до его вершины 11  
 11. В вершинной трети надкрылья четыре основные жилки . . . . . *Uralocoleus*  
 — В вершинной трети надкрылья три основные жилки . . . . . *Sylvacoleodes*

#### Род *Boscoleus* Kukalová, 1969

*Boscoleus*: Kukalová, 1969, стр. 149.

Типовой вид — *B. blandus* Kukalová, 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье (табл. I, фиг. 3) с крупносетчатым жилкованием. Эпиплевра довольно широкая, в основной половине с двумя, к вершине с одним рядом неясных ячеек. В поле перед RS в дистальной половине два ряда ячеек. Общий ствол M+CuA короче четверти надкрылья, выходит к его шовному краю близ вершинной четверти. Между RS и M более трех рядов ячеек лишь в самой вершине надкрылья. CuA подходит к шовному краю в вершинной трети, дистальнее изгибается вдоль края. CuP явственная, в проксимальной 1/5 надкрылья, дистальнее в поле между CuA и A<sub>2</sub> три ряда ячеек, третий ряд доходит до вершины A<sub>2</sub>. В поле между основаниями CuP и A<sub>2</sub> три ряда ячеек. A<sub>3</sub> заметно длиннее CuP. Ячей надкрылья крупные, вдоль него не более 40 ячеек, промежуточные жилки резко зигзагообразные. Длина надкрылья единственного вида 10,8 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Резко выделяется среди всех *Tshekardocoleidae* крупными ячейками и сильно зигзагообразными жилками. По сохранению трех рядов ячеек в поле между CuA и A<sub>2</sub> близок к роду *Fatocoleus* Kukalová, но отличается от него меньшим числом рядов ячеек в поле RS; по этому признаку похож на род *Sylvacoleodes* gen. nov.

#### Род *Eocoleus* Kukalová, 1969

*Eocoleus*: Kukalová, 1969, стр. 147.

Типовой вид — *E. scaber* Kukalová, 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье (табл. II, фиг. 1) вытянутое. Эпиплевра неширокая, почти до вершины надкрылья с двумя рядами ячеек. Поле между SC и RS в дистальной части с двумя рядами ячеек. RS с одной задней ветвью, отходящей от нее близ середины, пол по обеим сторонам ветви с двумя рядами ячеек. Общий ствол M+CuA равен примерно трети надкрылья. Основание кубитального поля с восемью рядами ячеек. CuP полная, доходит до шовного края за серединой надкрылья. CuA косо подходит к вершинной трети надкрылья и плавно изгибается вдоль шовного края. A<sub>2</sub> короче половины надкрылья, за ней почти по всей ее длине четыре ряда ячеек. Шовная кайма с явственными ячейками. Ячей надкрылья почти квадратные, более чем втрое шире жилок, вдоль надкрылья около 70 ячеек. Длина надкрылья единственного вида 9 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов с общим стволом M+CuA длинной CuP, выходящей на шовный край надкрылья, и очень большим числом ячеек в ряду.

#### Род *Votocoleus* Kukalová, 1969

*Votocoleus*: Kukalová, 1969, стр. 151.

Типовой вид — *V. submissus* Kukalová, 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье (табл. II, фиг. 2) довольно широкое. Эпиплевра неширокая, с неясными ячейками. Передняя ветвь R короткая, изогнута к переднему краю, задняя малоявственная. В проксимальной половине субкостального поля четыре, дистальнее три, в вершинной трети два ряда ячеек. RS трехветвистая, в ее поле до шести рядов ячеек, RS<sub>2</sub> начинается в вершинной трети, RS<sub>3</sub> — близ середины надкрылья. M выходит к вершине надкрылья, сливается с CuA в основной четверти. Между M и CuA два ряда ячеек; между основанием RS и общим стволом M+CuA один ряд. CuP явственная, длиннее четверти надкрылья, между ней и CuA в основании до четырех рядов ячеек и следы короткой жилки, косо идущей к CuA (возможно, CuA<sub>2</sub>). В поле между CuA и A<sub>2</sub> несколько дистальнее вершины явственной части CuP четыре ряда ячеек, дистальнее — три ряда вплоть до вершины A<sub>2</sub>. Между основанием и A<sub>2</sub> четыре ряда ячеек. Явственная A<sub>1</sub> отсутствует. A<sub>3</sub> довольно длинная, за ней более 10 ячеек. A<sub>4</sub> обходит шовный край надкрылья, за ней ряд маленьких ячеек. Ячей надкрылья почти квадратные, более чем вдвое шире жилок, вдоль надкрылья около 50 ячеек. Длина надкрылья единственного вида 11 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По трехветвистой RS близок к *Tshekardocoleus* Rohdendorf, но отличается от него не доходящей до края крыла CuP и более дистальным ответвлением M.

Замечание. Данное Кукаловой в оригинальном описании толкование ветвей RS как вторичных представляется произвольным.

#### Род *Avocoleus* Ponomarenko, gen. nov.

*Moravocoleus*: Kukalová, 1969, p. p., excl. *M. permianus*, стр. 144.

Типовой вид — *Moravocoleus fractus* (Kukalová), 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье длинное, вытянутое, с мелкими ячейками и тонкими жилками. Эпиплевра неширокая, с неясными ячейками. Поле между SC и RS в основной трети с четырьмя, в дистальной половине — с двумя рядами ячеек. Задняя ветвь R выражена очень плохо. RS двухветвистая (RS<sub>1</sub>, RS<sub>3</sub>), ветвистая несколько проксимальнее середины надкрылья, основание RS<sub>3</sub> явственное. Общий ствол M+CuA не короче 1/5 надкрылья. Между RS<sub>1</sub> и RS<sub>3</sub> три ряда ячеек, между RS<sub>3</sub> и M два ряда ячеек, между M и CuA два-три. M косо идет к вершинной четверти надкрылья и здесь изгибается вдоль шовного края. Поле между основаниями A<sub>2</sub> и CuA с шестью рядами ячеек, A<sub>2</sub> идет почти параллельно шовному краю, на середине надкрылья между CuA и A<sub>2</sub> — три, в дистальной трети — два-три ряда ячеек. Между A<sub>2</sub> и A<sub>3</sub> два-три ряда ячеек, A<sub>3</sub> явственная, за ней не менее 10 ячеек в ряду. Ячей мелкие, почти квадратные, много шире жилок, вдоль надкрылья около 60 ячеек.

Видовой состав. Три вида из нижней перми Чехословакии (Обора).

Сравнение. Отличается от всех родов тремя рядами ячеек между RS<sub>1</sub> и RS<sub>3</sub>, очень мелкими ячейками и тонкими жилками. По строению почти прямой CuA близок к *Sylvacoleodes* gen. nov.

Таблица для определения видов рода *Avocoleus*

1. Между М и CuA три ряда ячеек, длина надкрылья 5,6 мм (табл. II, фиг. 3)  
— Между М и CuA два ряда ячеек . . . . . *A. fractus* (Kukalová), 1969 2
2. Между CuA и вершиной A<sub>2</sub> три ряда ячеек, длина надкрылья 8 мм (табл. I фиг. 6)  
— Между CuA и вершиной A<sub>2</sub> два ряда ячеек, длина надкрылья 4,2 мм  
 . . . . . *A. neglegens* Kukalová, 1969  
 . . . . . *A. perditus* Kukalová, 1969

#### Род *Moravocoleus* Kukalová, 1969

*Moravocoleus*: Kukalová, 1969, стр. 144.

Типовой вид — *M. permianus* Kukalová, 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание (табл. I, фиг. 1, 2). Голова поперечная, глаза небольшие, выпуклые. Антенны утолщаются к вершине. Переднегрудь сильно поперечная, с широкими параноталиями. Стерниты брюшка приподнятые в задней половине, последний вдвое длиннее предпоследнего. Надкрылья немного длиннее брюшка. Эпиплевра довольно широкая, почти на всем протяжении с двумя рядами ячеек. Передняя ветвь очень короткая, короче 1/7 длины надкрылья, задняя ветвь не выделяется среди промежуточных. Между SC и RS в основной четверти три ряда ячеек, дистальнее — два. RS двуветвистая, задняя ветвь мало отличается от промежуточных жилок, ее основание неясное, на середине надкрылья между RS<sub>1</sub> и М четыре ряда ячеек. Общий ствол М+CuA почти равен трети надкрылья. М идет к вершине надкрылья. CuA подходит к шовному краю в дистальной трети и изгибается вдоль него к вершине. CuP короткая, явственная лишь в проксимальной четверти надкрылья, второй ряд ячеек перед ней доходит до ее середины, поле между CuA и A<sub>2</sub> в основной трети надкрылья с тремя, дистальнее с двумя, против вершины A<sub>2</sub> с одним рядом ячеек. Между основаниями CuP и A<sub>2</sub> четыре ряда ячеек. A<sub>2</sub> заходит в вершинную половину надкрылья, не выходит на шовный край, изгибается по направлению к CuA. A<sub>3</sub> слабо отличается от промежуточных за ней в ряду около 8 ячеек. A<sub>4</sub> идет вдоль шовного края надкрылья, за ней ряд ячеек. Ячей надкрылья некрупные, почти квадратные, вдоль надкрылья около 50 ячеек. Длина надкрылья единственного вида 5,6—6,8 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов четырьмя рядами ячеек в поле между RS<sub>1</sub> и М, наиболее длинным общим стволом М+CuA с сильным дистальным сближением CuA и A<sub>2</sub>.

#### Род *Retelytron* Kukalová, 1965

*Retelytron*: Kukalová, 1965, стр. 79.

Типовой вид — *R. conopseum* Kukalová, 1965; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье вытянутое, почти параллельностороннее. На середине надкрылья видны лишь четыре основные жилки: SC, RS, М и CuA. R слабая, CuP и A<sub>2</sub> короткие. М и CuA имеют довольно длинный общий ствол. RS с ветвями назад, в ее поле шесть рядов ячеек. Поле между М и CuA сильно расширено дистально, в нем четыре ряда ячеек. CuA подходит к шовному краю перед серединой надкрылья и изгибается параллельно краю, дистальная половина поля между CuA и A<sub>2</sub> с двумя рядами ячеек. Длина надкрылья единственного вида 6 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По широкому полю между М и CuA и короткой A<sub>2</sub>, косо выходящей на шовный край надкрылья, похож на *Prosperocoleus* Kukalová, но отличается отсутствием выраженной MP, более широким полем RS и более короткой A<sub>3</sub>.

#### Род *Prosperocoleus* Kukalová, 1968

*Prosperocoleus*: Kukalová, 1968, стр. 152.

Типовой вид — *P. prosperus* Kukalová, 1968; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Надкрылье (табл. I, фиг. 5) довольно длинное, с некрупными неправильными ячейками и тонкими жилками. Эпиплевра неширокая, с одним рядом ячеек. Поле за SC перед серединой с тремя, дистальнее — с двумя рядами ячеек. RS одноветвистая, ее поле с четырьмя рядами ячеек. Общий ствол М+CuA короче четверти надкрылья. М примерно на середине надкрылья разветвляется на МА и MP, между ними, как и между MP и CuA, по два ряда ячеек. Поле позади CuA при основании не менее чем с шестью, дистальнее развилка М и CuA с двумя, за вершиной A<sub>2</sub> с одним рядом ячеек. CuP выражена как основная жилка лишь вблизи основания надкрылья. A<sub>2</sub> косо выходит на шовный край надкрылья, между ней и вершиной A<sub>3</sub> три ряда ячеек, A<sub>3</sub> заметно длиннее общего ствола М+CuA, за ней в ряду около 15 ячеек. Длина надкрылья единственного вида 5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Широким полем между М и CuA, сильной редукцией CuP, короткой косо A<sub>2</sub> похож на *Retelytron* Kukalová, но отличается от него более узким полем RS, выраженной как основная жилка MP и более длинной A<sub>3</sub>.

#### Род *Umoricoleus* Kukalová, 1969

*Umoricoleus*: Kukalová, 1969, стр. 148.

Типовой вид — *U. perplex* Kukalová, 1969; нижняя пермь, низы верхнего отена; Чехословакия, Обора.

Описание. Известно лишь неполное надкрылье (табл. I, фиг. 4) без вершины и наружной части вплоть до RS. RS без задних ветвей, между ней и М два ряда ячеек почти до вершины надкрылья. Общий ствол М+CuA равен трети надкрылья, между М и CuA два ряда ячеек. CuP явственная лишь в основной 1/8, дистальнее слабая. Перед ней в основании два, дистальнее на коротком протяжении три, начиная с средней трети — один ряд ячеек. За CuP в основании пять, дистальнее конца отчетливой CuP два ряда ячеек. За A<sub>2</sub> в основании пять рядов ячеек, дистальнее вершины A<sub>2</sub> три ряда ячеек. М, CuA и A<sub>2</sub> косо выходят на шовный край надкрылья, не изгибаются вдоль него, М и CuA близ вершины, A<sub>2</sub> несколько дистальнее середины. Длина надкрылья единственного вида 7,8 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По узкому полю RS и не изгибающимся вдоль шовного края CuA и A<sub>2</sub> близок к роду *Sylvacoleus* Popomarenko, но отличается от него длинным общим стволом М+CuA и отсутствием изгиба вершины CuA вдоль шва.

### Род *Tshekardocoleus* Rohdendorf, 1944

*Tshekardocoleus*: Родендорф, 1944, стр. 277; Пономаренко, 1963, стр. 71

Типовой вид — *T. magnus* Rohdendorf, 1944; нижняя пермь, кунгурский ярус; Урал, Чекарда.

Описание. Жуки довольно крупные или мелкие. Голова примерно равной длины и ширины или немного длиннее, вперед почти не суженная, глаза маленькие. Переднеспинка поперечная, несколько суженная вперед, с довольно широкими параноталиями. Надкрылья на четверть длиннее брюшка. На надкрыльях RS имеет две задние ветви, M и CuA не имеют общего ствола, или он очень короткий, CuA совершенно прямая, косо выходит на шовный край надкрылья или перед концом изгибается к вершине надкрылья параллельно шовному краю. Все поля с двумя рядами ячеек.

Видовой состав. Два вида в нижней перми Урала (кунгурский ярус, Чекарда).

Сравнение. От других родов, не имеющих длинного общего ствола M+CuA, отличается ветвлением RS, широким полем между ней и M и длинной CuP, доходящей до края надкрылья.

Таблица для определения видов рода *Tshekardocoleus*

- |                                                                                                                                                                                                                 |                                   |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
| 1 Проксимальная ветвь RS отходит дистальнее проксимальной трети надкрылья, CuA косо подходит к шовному краю надкрылья и изгибается вдоль него. Длина жука около 18 мм, длина надкрылья 15 мм (табл. II, фиг. 3) | <i>T. magnus</i> Rohdendorf, 1944 |
| — Проксимальная ветвь RS отходит близ основания надкрылья, CuA прямая, косо выходит на шовный край. Длина жука 8 мм, длина надкрылья 6 мм (табл. II, фиг. 8)                                                    | <i>T. minor</i> Ponomarenko, 1963 |

### Род *Sylvacoleus* Ponomarenko, 1963

*Sylvacoleus*: Пономаренко, 1963, стр. 73

Типовой вид — *S. richteri* Ponomarenko, 1963; нижняя пермь, кунгурский ярус; Урал, Чекарда.

Описание. Довольно мелкие вальковатые жуки. Голова слабо поперечная. Глаза большие, занимают почти весь бок головы. Темя с продольными киями над глазами. Верхняя губа и наличник отделены глубоким вдавлением. Антенны четковидные, едва заходят за основание переднегруди, их первый членик более чем вдвое длиннее и толще остальных, второй — восьмой членики почти равные, боченкообразные, остальные округлые. Переднеспинка сильно поперечная, вдвое короче ширины, параноталии широкие, сильно выступают вперед, назад сужены. Щиток поперечный, полукруглый. Средние тазики очень широко расставлены. Заднегрудка вдвое короче своей ширины на заднем крае, ее передний край лишь немного уже заднего. Брюшко заметно короче надкрылий. Первый стернит брюшка длиннее второго, последний длиннее остальных. Ноги слабые, недлинные. Бедрa едва выходят за боковые очертания тела, голени немного короче бедер, членики лапок расширены к вершине, последний длиннее остальных. Надкрылья выпуклые, сильно сужены в вершинной трети. RS без ветвей назад, в ее поле не более трех рядов ячеек. CuA в основной трети косая, дистальнее параллельна шовному краю, перед вершиной изогнута к нему, впадает в шовный край около вершинной трети. Общий ствол M+CuA отсутствует. CuP короткая, короче четверти надкрылья. Шовная кайма с отчетливыми маленькими ячейками. Эпиплевра в основании с двумя, дистальнее — с одним рядом ячеек.

Видовой состав. Два вида в нижней перми Урала (кунгурский ярус, Чекарда).

Рис. 29. *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko, реконструкция  
а — вид сверху, б — вид снизу

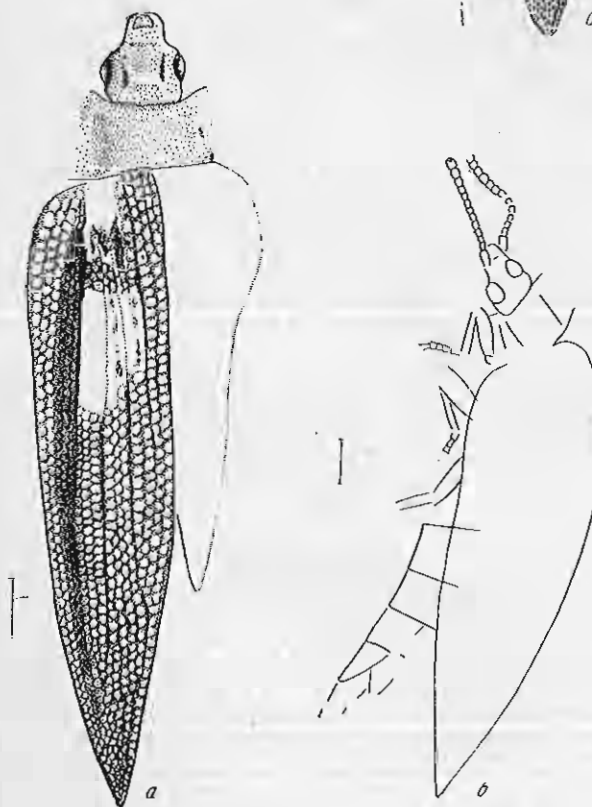
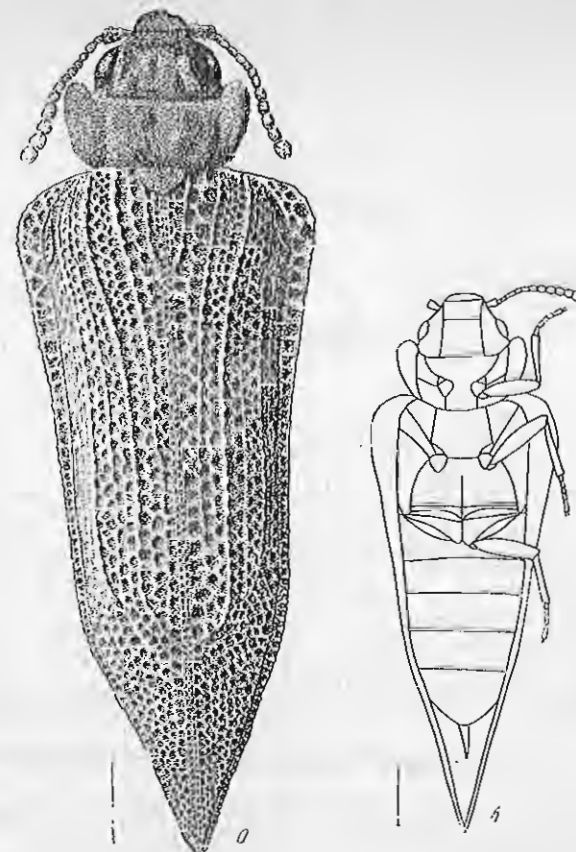


Рис. 30. *Sylvacoleodes admirandus* sp. nov.

а — ПИН № 1700/3206; б — голотип, ПИН № 1700/3204; нижняя пермь, кунгурский ярус; Средний Урал, Чекарда

Сравнение. От других родов без общего ствола  $M+CuA$  отличается строением  $CuA$ , которая в средней трети надкрылья параллельна шовному краю, а дистальнее резко изогнута к нему.

Таблица для определения видов рода *Sylvacoleus*

1. Между  $RS$  и  $M$  три сплошных ряда ячеек. Длина жука 9—10 мм, длина надкрылья 7—8 мм (табл. II, фиг. 5, 6, рис. 29) *S. sharovi* Ponomarenko, 1963
- Поле между  $RS$  и  $M$  с двумя полными рядами ячеек и отдельными изолированными друг от друга ячейками третьего ряда. Длина надкрылья 7,5 мм (табл. II, фиг. 4) *S. richteri* Ponomarenko, 1963

### Род *Sylvacoleodes* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *S. admirandus* sp. nov.; нижняя пермь, кунгурский ярус; Урал, Чекарда.

Описание. Средних размеров вытянутые вальковатые жуки. Голова слегка поперечная. Глаза округлые, выступающие в стороны. Темя с очень слабыми киями. Антенны слабо четковидные, немного утолщенные к вершине, заметно заходят за основание переднегруди. Переднегрудь поперечная, со слабо выступающими вперед округлыми спереди параноталиями, едва достигающими до глаз. Стерниты брюшка примерно равной длины. Ноги короткие, бедра слабо утолщены, голени линейные, вершинный членок лапки длиннее остальных. Надкрылья заметно длиннее брюшка, довольно сильно сужены в вершинной  $\frac{1}{3}$  части. На эпиплевре в основании три, дистальнее — два ряда ячеек. Общий ствол  $M+CuA$  отсутствует или очень короткий.  $CuA$  подходит в дистальной трети надкрылья к шовному краю и изгибается вдоль него.  $CuP$  короткая.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По отсутствию общего ствола  $M+CuA$  и не имеющей задних ветвей  $RS$  сходен с родом *Sylvacoleus* Ponomarenko, но отличается от него тем, что  $CuA$  изгибается вдоль шовного края надкрылья, а не к нему.

### *Sylvacoleodes admirandus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. I, фиг. 7; рис. 30

Голотип — ПИН № 1700/3204, отпечаток почти полного жука; Урал, Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание. Голова сильно сужена перед глазами, виски длиннее половины диаметра глаз. Переднегрудь менее чем вдвое короче своей ширины. Проплевры заметно сужены вперед.  $RS$  выходит к эпиплевре в вершинной трети надкрылья. Поле перед  $M$  и за ней с тремя рядами ячеек. Длина жука 13 мм, длина надкрылья 10 мм.

Материал. Голотип и экз. № 1700/3206 из того же местонахождения.

### Род *Uralocoleus* G. Zalessky, 1947

*Uralocoleus*: Залесский, 1947, стр. 858; Пономаренко, 1963, стр. 76

Типовой вид — *U. splendens* G. Zalessky, 1947; нижняя пермь, кунгурский ярус; Урал, Крутая Катущка.

Описание. Голотип единственного вида рода представляет собой отпечаток жука очень плохой сохранности, поэтому может быть дано

<sup>1</sup> Название рода от р. Сырвы.

Видовое название *admirandus* (лат.) — достойный удивления.

лишь самое общее описание. На надкрылье видны, по-видимому,  $SC$ ,  $RS$ ,  $M$ ,  $CuA$  и  $A_2$ .  $RS$  без ветвей назад, между ней и  $M$  четыре ряда ячеек.  $CuA$  и  $A_2$  вытянуты вдоль шовного края надкрылья, заходят в вершинную треть надкрылья. Длина жука единственного вида 6 мм, длина его надкрылья 5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов основными жилками, почти параллельными продольной оси надкрылья.

### СЕМЕЙСТВО PERMOCUPEDIDAE MARTYNOV, 1933

Permocupidae: Мартынов, 1933, стр. 85

Kaltanocoleidae: Родендорф, 1961, стр. 397

Cupidae: Родендорф, 1961a, стр. 398

Permocupidae: Пономаренко, 1963a, стр. 72

Описание. Жуки мелкие, реже средней величины, вытянутые, заметно уплощенные, переднеспинка с параноталиями, надкрылья с сетчатым жилкованием. Голова поперечная, реже вытянутая, глаза боковые или очень немного сдвинуты на лоб. Верхняя поверхность головы с киями на темени над глазами, кили могут нести один или два острых шипика, темя между киями гладкое или с двумя парами небольших бугров. Антенны четковидные или нитевидные, могут заходить за основание переднегруди, у некоторых родов 13-члениковые, вершинные членики обычно немного утолщены. Переднегрудь поперечная, с параноталиями, их передние углы более или менее оттянуты вперед. Швы проплевры свободно выходят на передний край переднегруди, передние тазиковые впадины назад замкнутые. Среднегрудь гораздо короче заднегруди, средние тазики сближены, но не соприкасаются. Заднегрудка с отчетливыми продольным и поперечным швами, задние трохантин отчетливые. Брюшко с пятью видимыми стернитами, стерниты равномерно выпуклые. Ноги довольно слабые, короткие, лапки 5-члениковые, их членики довольно длинные, едва расширенные к вершине.

Надкрылье с сетчатым жилкованием, ячеек никогда не бывает уже жилок, основные жилки хорошо отличаются от промежуточных. Промежуточные прямые или зигзагообразные, поперечные могут образовывать правильные перекладыны, перпендикулярные продольным. Основных жилок семь: субкостальная ( $SC$ ), образующая перегиб эпиплевры, одна жилка радиального ствола, медиальная ( $M$ ), передняя кубитальная ( $CuA$ ), короткая задняя кубитальная ( $CuP$ ), иногда отчетливо не выраженная, две анальные —  $A_2$  и короткая  $A_3$ . Единственная жилка радиального ствола, по-видимому, представляет собой  $RS$ , но, поскольку это нельзя пока считать окончательно доказанным, мы сохраняем за ней традиционное название  $R$ , а переднее поле надкрылья, которое, очевидно, состоит из слившихся субкостального и радиального полей, называем субкостальным.  $M$  начинается на основании надкрылья независимо от  $CuA$ .  $A_2$ , а редко и  $CuA$  косо выходят на шовный край надкрылья, или все жилки параллельны его продольной оси. Субкостальное поле с двумя-тремя рядами ячеек, основание кубитального поля с четырьмя-шестью рядами ячеек, остальные поля с двумя рядами ячеек, за исключением рода *Uralocupes*, у которого в медиальном поле три ряда ячеек. Эпиплевра с рядом неясных ячеек, редко они совершенно не заметны. Все тело покрыто довольно крупными бугорками.

Состав. Девять родов в перми Евразии.

Сравнение. По строению антенн и замкнутым впадинам передних тазиков близки к *Tshekardocoleidae*, наиболее примитивные представители семейства похожи на чекардоколеиды и по строению надкрылий, но

отличаются от них полным отсутствием основных жилок в переднем поле и лишь одним рядом ячеек за короткой  $A_2$ . От похожих по жилкованию надкрылий *Taldycupedidae* отличается явственным различием основных и промежуточных жилок, от *Cupedidae* — присутствием  $CuP$  или наличием не менее четырех рядов ячеек в основании кубитального поля, от *Asiocoleidae* и *Tricoleidae* отличается большим числом основных жилок, от остальных — ячеистыми надкрыльями.

Замечания. Семейство было впервые предложено Мартыновым (1933) для двух описанных им родов из верхней перми европейской части СССР. Родендорф (1961a) перевел их вместе с девятью вновь описанными родами, в семейство *Cupedidae* (у него *Cupidae*). Нами (Пonomarenko, 1963a) восстановлено семейство *Permocupedidae*, переведены в него описанные Родендорфом роды и описан ряд новых видов. Ниже предлагается новая система семейства, основанная на особенностях жилкования надкрылий, а не на структуре их поверхности, как было предложено Родендорфом. Последние признаки подвержены слишком сильным изменениям при фоссилизации, чтобы основывать на них систему. Мы считаем далее, что *Kaltanocoleus*, описанный как представитель особого семейства, должен быть помещен в семейство *Permocupedidae*, так как его обособление основано исключительно на артефактах — несохранившемся субкостальном поле и кажущемся ветвлении жилок из-за сдавливания надкрылий в складки. *Ichthyocupes tyzhnovi* Rohdendorf, *Stegocupes efremovi* Rohdendorf и *Taldycupes chachlovi* Rohdendorf, описанные как представители *Taldycupedidae*, также следует перевести в семейство *Permocupedidae*, так как у них основные жилки ясно отличны от промежуточных.

Некоторые описанные Родендорфом из перми Кузнецкого бассейна жуки, которые из-за неполной сохранности могут быть помещены в несколько родов, отнесены нами к *Permocupedidae incertae sedis*.

Таблица для определения родов семейства *Permocupedidae*

|                                                                                                          |                      |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|
| 1. В субкостальном поле два ряда ячеек                                                                   | 2                    |
| — В субкостальном поле три ряда ячеек                                                                    | 3                    |
| 2. $A_2$ короткая, незначительно заходит за середину надкрылья                                           | <i>Archicupes</i>    |
| — $A_2$ длинная, доходит почти до вершины надкрылья                                                      | <i>Eocupes</i>       |
| 3. В основании кубитального поля шесть рядов ячеек                                                       | 4                    |
| — В основании кубитального поля четыре ряда ячеек                                                        | 5                    |
| 4. Второй ряд ячеек в заднем поле надкрылья (поле $A_2$ ) доходит лишь до середины надкрылья             | <i>Cytocupes</i>     |
| — Второй ряд ячеек в заднем поле надкрылья доходит до его вершины                                        | <i>Cytocupoides</i>  |
| 5. $A_2$ не длиннее $\frac{3}{4}$ надкрылья, второй ряд ячеек за ней не доходит до его середины          | 6                    |
| — $A_2$ доходит до вершины надкрылья, а второй ряд ячеек за ней — по крайней мере до его вершинной трети | 8                    |
| 6. $A_2$ очень короткая, короче трети надкрылья                                                          | <i>Ichthyocupes</i>  |
| — $A_2$ длиннее половины надкрылья                                                                       | 7                    |
| 7. Медиальное поле с тремя рядами ячеек                                                                  | <i>Uralocupes</i>    |
| — Медиальное поле с двумя рядами ячеек                                                                   | <i>Kaltanicupes</i>  |
| 8. $CuA$ и $A_2$ сливаются перед вершиной надкрылья                                                      | <i>Permocupes</i>    |
| — $CuA$ и $A_2$ свободно выходят в вершину надкрылья                                                     | <i>Protocupoides</i> |

### Род *Cytocupes* Rohdendorf, 1961

*Cytocupes*: Родендорф, 1961a, стр. 405

Типовой вид — *C. angustus* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье (рис. 31) выпуклое, неширокое. Эпиплевра с рядом небольших ямок. Субкостальное поле с тремя

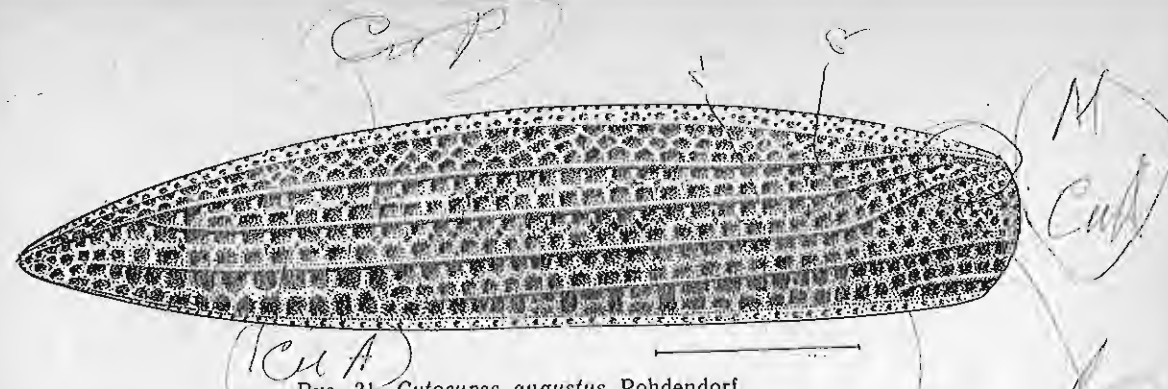


Рис. 31. *Cytocupes angustus* Rohdendorf

Голотип, верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

рядами неправильно-многоугольных ячеек. В остальных полях по два ряда ячеек, промежуточные жилки почти прямые.  $R$  и  $M$  сливаются перед вершиной надкрылья. Между основаниями  $CuA$  и  $A_2$  — шесть рядов ячеек, но явственные основные жилки здесь отсутствуют.  $A_2$  выходит на задний край надкрылья в его вершинной трети. Шовная кайма с рядом маленьких ямок. Длина надкрылья 5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Вместе с *Cytocupoides* gen. nov. резко отличается от других *Permocupedidae* шестью рядами ячеек между основаниями жилок  $A_2$  и  $CuA$ . От *Cytocupoides* отличается более коротким вторым рядом ячеек за  $A_2$ .

### Род *Cytocupoides* Ponomarenko, gen. nov.

Типовой вид — *C. elongatus* sp. nov.; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье довольно плоское, вытянутое, неширокое. Эпиплевра узкая. Субкостальное поле с тремя рядами ячеек, основание кубитального с шестью, остальные — с двумя рядами ячеек.  $R$  впадает в  $SC$  перед вершиной.  $A_2$  доходит до вершины надкрылья, почти на всем протяжении за ней два ряда ячеек.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По присутствию шести рядов ячеек в основании кубитального поля близок к роду *Cytocupes* Rohdendorf, отличается от него параллельной шовному краю надкрылья  $A_2$ , второй ряд ячеек за которой доходит почти до вершины надкрылья.

### *Cytocupoides elongatus* Ponomarenko, gen. nov.

Табл. III, фиг. 2; рис. 32

Голотип — ПИН № 966/73, левое надкрылье; Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая свита, усинский горизонт.

Описание. Надкрылье вытянутое, параллельнокрайнее, эпиплевра очень узкая, без видимой скульптуры. Субкостальное поле с неправильно-многоугольными ячейками, в остальных полях ячеек продольно-овальные, в поле расположены одна под другой, и поперечные жилки образуют правильные перекладыны. Основная пятая часть кубитального поля с шестью рядами ячеек.  $CuP$  как основная жилка не выражена. Длина надкрылья 4 мм.

Материал. Голотип.

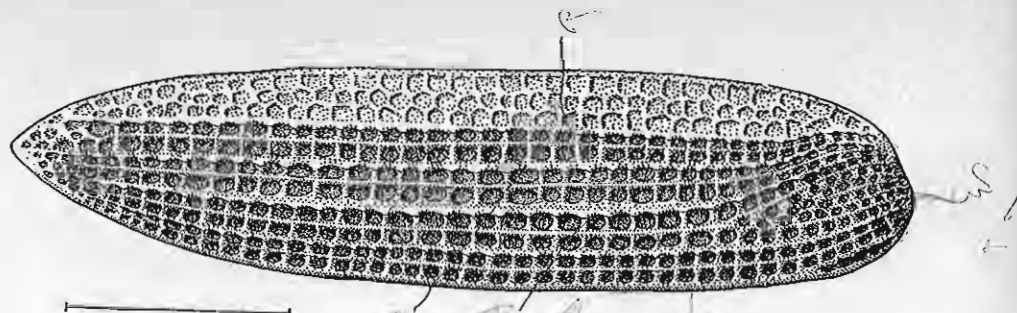


Рис. 32. *Cytocupoides elongatus* sp. nov.

Голотип; ПИН № 966/73; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

### Род *Uralocupes* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

*Kaltanicupes*: Ponomarenko, 1963, стр. 78; p. p., quoad *K. major* et ic. 6 a.

Типовой вид — *Kaltanicupes major* Ponomarenko, 1963; верхняя пермь, татарский ярус; северо-восток европейской части СССР, Котляк.

Описание. Жуки средней величины. Надкрылье (рис. 33) довольно широкое, маловыпуклое. Эпиплевра широкая, без ячеек, с несколькими рядами крупных бугорков. Основные жилки в вершинной трети надкрылья сглажены. Субкостальное поле с тремя рядами ячеек в средней трети, дистальнее и проксимальнее — с двумя. Радиальное поле при основании с одним рядом ячеек, дистальнее — с двумя. Медиальное поле

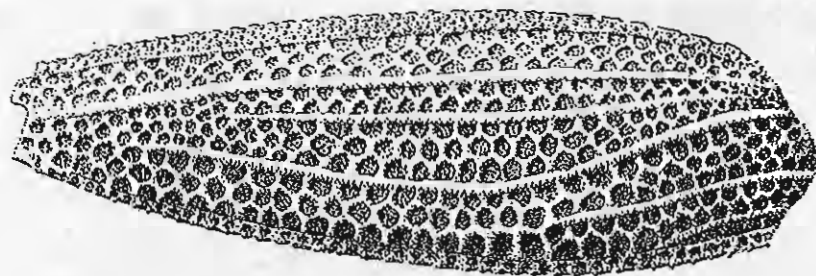


Рис. 33. *Uralocupes major* (Ponomarenko)

Голотип; верхняя пермь, казанский ярус; Кировская обл., Котляк

с тремя рядами ячеек в средней трети. В основании кубитального поля второй ряд гораздо длиннее третьего, CuP явственная. A<sub>2</sub> едва заходит за середину надкрылья, в дистальных 2/3 позади CuA три ряда ячеек. Шовная кайма с рядом слабо заметных ячеек. Длина надкрылья единственного вида 8—9 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов семейства тремя рядами ячеек в медиальном поле. По строению пришовной части надкрылья близок к родам *Ichthyocupes* Rohdendorf и *Kaltanicupes* Rohdendorf.

Замечание. Единственный вид рода первоначально был описан как представитель рода *Kaltanicupes*. В настоящее время представляется более правильным выделить его в самостоятельный род, так как по

<sup>1</sup> Название рода от Урала.

строению пришовной части надкрылья он занимает промежуточное положение между родами *Archicupes* и *Ichthyocupes* и остальными видами рода *Kaltanicupes*, а по присутствию трех рядов ячеек в медиальном поле вообще может быть противопоставлен всем остальным *Pegmatoceridae*.

### Род *Kaltanicupes* Rohdendorf, 1961

*Kaltanicupes*: Родендорф, 1961a, стр. 402; Пономаренко, 1963a, стр. 73; excl. *K. major* et oc. 6 a.

Типовой вид — *K. richteri* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие или средней величины. Надкрылье слабо выпуклое, его ячей округлые или неправильно-многоугольные. Косталь-

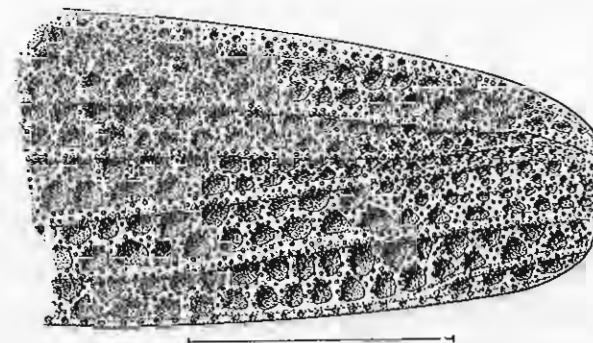


Рис. 34. *Kaltanicupes richteri* Rohdendorf

Голотип, верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

ное поле с рядом мелких ямок. Субкостальное поле с тремя рядами ячеек. R часто выходит на передний край надкрылья. CuP обычно неясная. A<sub>2</sub> выходит на задний край надкрылья в его вершинной трети, второй ряд ячеек за ней доходит лишь до середины надкрылья. A<sub>3</sub> явственная, короткая. Шовная кайма с рядом мелких ямок.

Видовой состав. Один вид в верхней? перми Кузнецкого бассейна (кузнецкая свита) и три вида в верхней перми европейской части СССР.

Сравнение. По строению жилки A<sub>2</sub> и характеру ячеек ближе всего к роду *Archicupes* Rohdendorf, от которого отличается тремя рядами ячеек в субкостальном поле и короткой A<sub>3</sub>. От рода *Cytocupes* Rohdendorf, имеющего такое же строение A<sub>2</sub>, отличается четырьмя рядами ячеек между основаниями CuA и A<sub>2</sub> и иным строением ячеек надкрылья, от рода *Uralocupes* gen. nov. — двумя рядами ячеек в медиальном поле.

### Таблица для определения видов рода *Kaltanicupes*

1. Второй ряд ячеек за A<sub>2</sub> заходит за вершину A<sub>3</sub> лишь на 2 ячейки. Длина надкрылья 10—11 мм, (табл. III, фиг. 4). Казанский ярус; Южное Предуралье, Казань. *K. kargalensis* Ponomarenko, 1963
2. Второй ряд ячеек за A<sub>2</sub> далеко заходит за вершину A<sub>3</sub>. . . . . 2
3. Третий ряд ячеек в субкостальном поле начинается дистальнее 10-й ячеек в соседних рядах. Длина надкрылья 5,6 мм (рис. 34). Кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан. *K. richteri* Rohdendorf, 1961
4. Третий ряд ячеек в субкостальном поле начинается проксимальнее 5-й ячеек в соседних рядах. . . . . 3

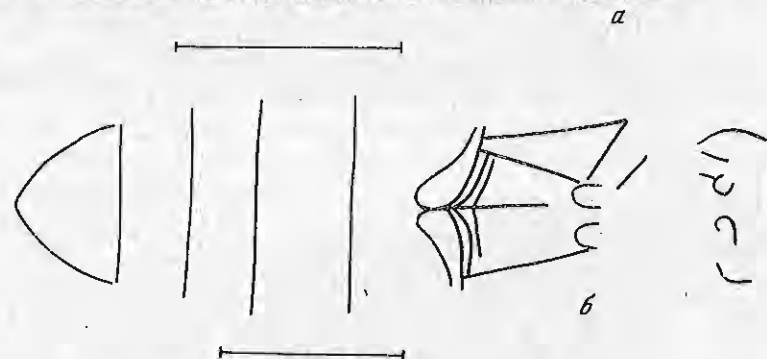
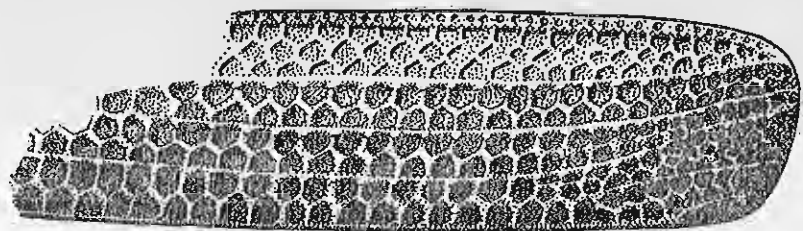


Рис. 35. *Ichthyocupes skoki* (Rohdendorf)

а — голотип; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II;  
б — ПИН № 2465/11; верхняя пермь, акколканская свита; хребет Саур, Караунгур

3. R перед вершиной заметно изогнута вперед, ячеи надкрылий округлые. Длина надкрылья 5,1 мм. Татарский ярус; северо-восток европейской части СССР, Киргизия. *K. kitjakensis* Ponomarenko, 1963.  
— R прямая, ячеи надкрылья многоугольные. Длина надкрылья 4,6 мм (табл. III, фиг. 3). Татарский ярус; северо-восток европейской части СССР, Киргизия. *K. acutus* Ponomarenko, 1963.

### Род *Ichthyocupes* Rohdendorf, 1961

*Permocupoides*: Родендорф, 1961а, стр. 411, р. р. quoad *P. skoki*  
*Ichthyocupes*: Родендорф, 1961а, стр. 415

Типовой вид — *I. tyzhnovi* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Тело сильно вытянутое. Переднеспинка поперечная, заднегрудка длиннее своей ширины на заднем крае. Последний стернит брюшка немного длиннее предпоследнего. Надкрылье вытянутое. Субкостальное поле с тремя рядами ячеек, радиальное — с двумя, медиальное с одним рядом в основании и в вершинной четверти и двумя на остальном протяжении. В основании кубитального поля четыре ряда ячеек, один из средних рядов гораздо длиннее другого. CuP не выражена как основная жилка, A<sub>2</sub> отчетлива только в основной четверти, дистальнее не выражена.

Видовой состав. Три вида в верхней перми Азии; два вида в кузнецкой свите Кузнецкого бассейна и один вид в ерунаковской свите Кузнецкого бассейна и в акколканской свите Восточного Казахстана (Кендерлыкская муфта в хребте Саур).

Сравнение. Отличается от всех родов очень короткой A<sub>2</sub>, которая заметно короче половины надкрылья.

Замечания. В оригинальном описании для *Ichthyocupes tyzhnovi* Rohdendorf указано меньшее число рядов ячеек, так как часть субкостального поля не была отпрепарирована.

Род был описан Родендорфом (1961а) как монотипический. Представляется, что к этому же роду следует отнести *Permocupoides skoki* Rohdendorf, так как очень короткая жилка A<sub>2</sub> делает его совершенно непохожим на *Permocupoides distinctus* Martynov, 1933 и, несомненно, объединяет его с *Ichthyocupes tyzhnovi* Rohdendorf. Кроме того, ниже описывается еще один вид рода.

### Таблица для определения видов рода *Ichthyocupes*

1. Третий ряд ячеек в поле за CuA заходит в вершинную треть надкрылья. Длина надкрылья 3,6 мм. Кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан. *I. tyzhnovi* Rohdendorf, 1961
- Третий ряд ячеек в поле за CuA доходит самое большее до середины надкрылья. 2
2. Третий ряд ячеек в поле за CuA заходит за вершину A<sub>2</sub> только на 2—3 ячеи. Длина надкрылья 4 мм. Ерунаковская свита Кузнецкого бассейна (Соколова II) и акколканская свита Кендерлыкской муфты (Караунгур) (табл. III, фиг. 6; рис. 35). *I. skoki* Rohdendorf, 1961
- Третий ряд ячеек в поле за CuA далеко заходит за вершину A<sub>2</sub>. Длина надкрылья 4,5 мм. Кузнецкая свита Кузнецкого бассейна. *I. kuznetskiensis* sp. nov.

### *Ichthyocupes kuznetskiensis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. III, фиг. 5

Голотип — ПИН № 746/5, правое надкрылье без субкостального поля; Кузнецкий бассейн, Старокузнецк; верхняя? пермь, кузнецкая свита.

Описание. Надкрылье вытянутое. Строение субкостального поля неизвестно. Радиальное поле с двумя рядами ячеек, медиальное — с одним в проксимальной 1/6 и двумя — дистальнее, CuP неотчетливая, второй ряд ячеек в кубитальном поле (5 ячеек) короче третьего (7 ячеек). A<sub>2</sub> отчетлива лишь в основной четверти надкрылья, дистальнее до середины надкрылья за CuA три ряда ячеек. За A<sub>3</sub> 5—6 ячеек. Длина надкрылья 4,5 мм.

Сравнение. От других видов отличается строением поля позади CuA, где третий ряд ячеек доходит до середины надкрылья.

Материал. Голотип.

### Род *Protocupoides* Rohdendorf, 1961

*Protocupoides*: Родендорф, 1961а, стр. 408  
*Tomocupes*: Родендорф, 1961а, стр. 409; syn. nov.  
*Tricupes*: Родендорф, 1961а, стр. 410; syn. nov.

Типовой вид — *P. plavilstshikovi* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье довольно широкое, его вершина иногда оттянута в «хвостик». Эпиплевра и шовная кайма с рядом небольших ямок. Ячеи надкрылий округло-многоугольные или прямоугольные, в субкостальном поле неправильно-многоугольные. В субкостальном поле три ряда ячеек. Основные жилки не сливаются перед вершиной. A<sub>2</sub> доходит почти до вершины надкрылья, второй ряд ячеек за ней заходит за середину надкрылья, обычно лишь немного короче первого.

Видовой состав. По два вида из кузнецкой и ерунаковской свит Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Отличается от всех кузбасских Permocupedidae, кроме *Cytocupoides* gen. nov., длиной A<sub>2</sub>, достигающей вершины надкрылья. От близкого к нему по этому признаку европейского *Permocupes* Marty-

<sup>1</sup> Название вида от Кузнецкого бассейна.

пов. отличается свободными концами основных жилок. От *Cytocupoides* отличается четырьмя рядами ячеек в основании кубитального поля.

З а м е ч а н и е. Неполные надкрылья *Tomioscipes sharovi* Rohdendorf и *Tricupes acer* Rohdendorf отнесены нами в этот род условно, так как их нельзя поместить ни в какой другой известный род.

Таблица для определения видов рода *Protocupoides*

1. Второй ряд за  $A_2$  значительно короче первого, едва заходит за середину надкрылья. Длина надкрылья 4,8 мм (рис. 36, а). Кузнецкая свита, Калтан  
*P. plavilstshikovi* Rohdendorf, 1961  
 — Второй ряд ячеек на  $A_2$  немного (на 2—4 ячеек) короче первого . . . . . 2
2. В субкостальном поле три ряда ячеек только в основной трети. Длина надкрылья 3 мм. Ерунаковская свита, Соколова II . . . . . *P. carinatus* Rohdendorf, 1961  
 — В субкостальном поле три ряда ячеек почти по всей длине надкрылья . . . . . 3
3. Ячей надкрылья овальные промежуточные жилки прямые. Длина надкрылья 3,2 мм. Ерунаковская свита, Соколова II . . . . . *P. acer* Rohdendorf, 1961  
 — Ячей надкрылья округло-многоугольные, промежуточные жилки более или менее зигзагообразные, вершина надкрылья оттянута в «хвостик». Длина надкрылья 4,6 мм (рис. 36, в). Кузнецкая свита, Калтан . . . . . *P. sharovi* Rohdendorf, 1961

### Род *Permosipes* Martynov, 1933

*Permosipes*: Мартынов, 1933, стр. 85; Пономаренко, 1963а, стр. 82

*Permosipoides*: Мартынов, 1933, стр. 86

Типовой вид — *P. semenovi* Martynov, 1933; верхняя пермь, казанский ярус; северо-восток европейской части СССР, Тихие Горы и Сояна.

О п и с а н и е. Жуки мелкие, реже средней величины. Тело коренастое, переднегрудь с очень узкими параноталиями, вершина надкрылья часто оттянута в «хвостик» (рис. 37). Голова примерно равной длины и ширины, вперед заметно сужена, мандибулы короткие, не торчащие, глаза боковые, выпуклые. Темя с острыми шипиками над глазами. Антенны заходят за основание переднегруди, их первый членик крупнее остальных, второй самый маленький, третий немного длиннее четвертого, последние членики несколько толще предыдущих. Переднеопинка поперечная, ее передние углы слабо оттянуты вперед. Надкрылье уплощенное на диске. Эпиплевра и шовная кайма — с рядом небольших слабо заметных ямок. R и M свободно заканчиваются перед вершиной надкрылья, CuA и  $A_2$  соединяются перед ней. Субкостальное поле с тремя рядами ячеек, остальные — с двумя.

Видовой состав. Четыре вида в верхней перми (казанский ярус) северо-востока европейской части СССР.

С р а в н е н и е. От всех родов семейства отличается слиянием CuA и  $A_2$  перед вершиной надкрылья.

Таблица для определения видов рода *Permosipes*

1. Имеется общая жилка CuA +  $A_2$ . Длина надкрылья 3,5—3,6 мм. Тихие горы, Сояна  
*P. semenovi* Martynov, 1933  
 — Общая жилка CuA +  $A_2$  отсутствует . . . . . 2
2. M короче остальных, дистальнее ее вершины между R и CuA два ряда ячеек, длина надкрылья около 10 мм. Сояна . . . . . *P. grandis* Ponomarenko, 1963  
 — Все жилки примерно равной длины, между R и CuA всегда четыре ряда ячеек . . . . . 3
3. R в длину равна M, длина надкрылья 5,1 мм. Тихие Горы. . . . . *P. distinctus* Martynov, 1933  
 — R короче M, длина надкрылья 5,4 мм (рис. 37). Сояна . . . . . *P. sojanensis* Ponomarenko, 1963

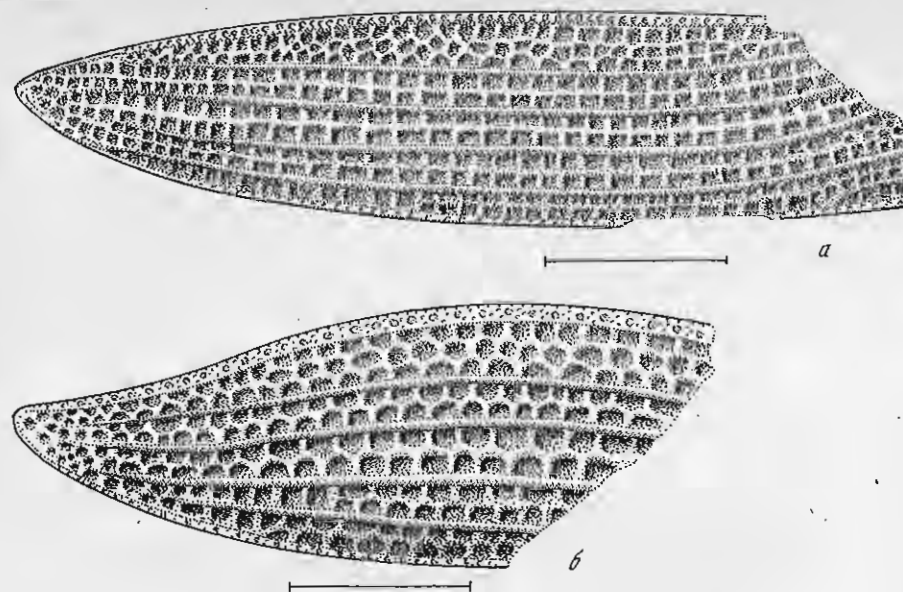


Рис. 36. Представители рода *Protocupoides* Rohdendorf

а — *P. plavilstshikovi* Rohdendorf; голотип, верхняя пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан; б — *P. sharovi* (Rohdendorf); голотип, верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II

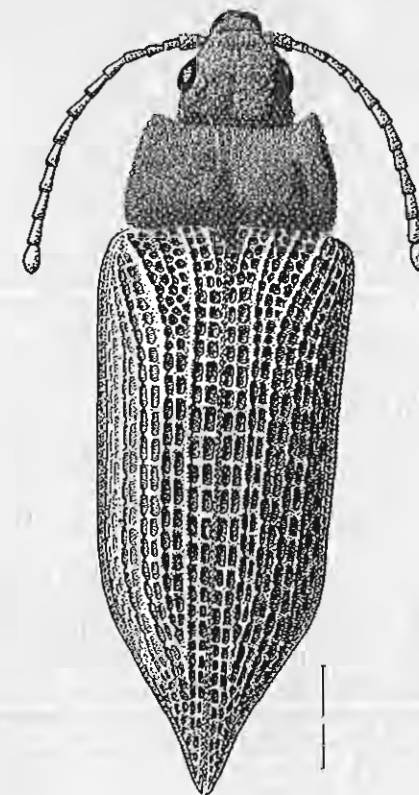


Рис. 37. *Permocupes sojanensis* Ponomarenko, реконструкция

Род *Archicupes* Rohdendorf, 1961

*Archicupes*: Родендорф, 1961а, стр. 401.

*Palaeocupes*: Родендорф, 1961а, стр. 404, syn. nov.

Типовой вид — *A. jacobsoni* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье (рис. 38) выпуклое, довольно широкое, вершина его острая, слегка оттянутая в «хвостик». Костальное поле с рядом небольших ямок. Ячей надкрылий неправильно-многоугольные, промежуточные жилки зигзагообразные. В субкостальном поле два

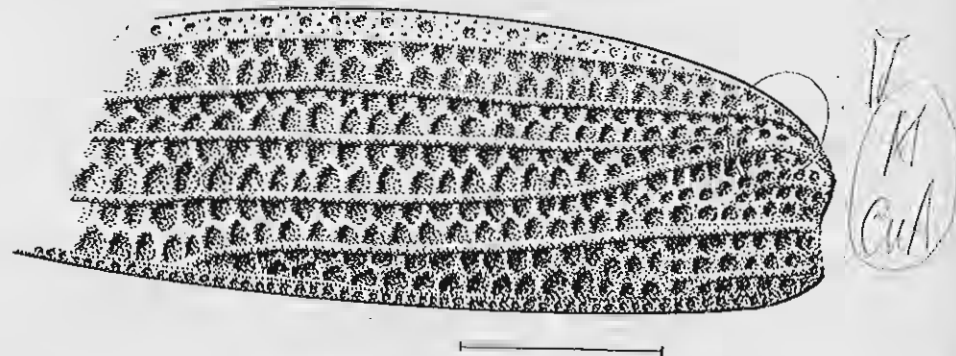


Рис. 38. *Archicupes jacobsoni* Rohdendorf

Голотип; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

ряда ячеек. Жилкование на основании надкрылья неясное, между основаниями R и CuA три ряда ячеек. CuP явственная, ряд ячеек перед ней длинный (9—10 ячеек), A<sub>2</sub> довольно короткая, немного заходит за середину надкрылья. A<sub>3</sub> длинная, но явственная лишь в своей основной половине. Шовная кайма с рядом мелких ямок. Длина надкрылья единственного вида 5,2—5,4 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Короткой A<sub>2</sub>, косо выходящей на шовный край надкрылья, и зигзагообразными промежуточными жилками похож на *Ichthyocupes*, но отличается от него числом рядов ячеек в субкостальном поле и явственной жилкой CuP.

Замечания. При изучении голотипа *Archicupes jacobsoni* Rohdendorf было отпрепарировано скрытое породой субкостальное поле, поэтому его описание значительно отличается от оригинального.

Между голотипами *Archicupes jacobsoni* Rohdendorf и *Palaeocupes kaltanicus* Rohdendorf не удалось найти существенных различий, и они были отнесены к одному виду. С другой стороны, к этому роду *Archicupes reichardtii* Rohdendorf не может быть отнесен, так как он имеет длинную A<sub>2</sub> и прямые промежуточные жилки. Скорее всего это вид рода *Kaltanicupes*, но его точное систематическое положение не может быть выяснено до находки экземпляров с сохранившимся субкостальным полем.

Род *Eocupes* Rohdendorf, 1961

*Eocupes*: Родендорф, 1961, стр. 400

Типовой вид — *E. lukjanovitshi* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье вытянутое, слабо выпуклое; ячеек его правильно расположенные, округлые или прямоугольные

(рис. 39). Промежуточные жилки прямые. Эпиплевра с рядами крупных точек. Субкостальное поле с двумя рядами ячеек. A<sub>2</sub> длинная, доходит почти до вершины надкрылья, второй ряд ячеек за ней заканчивается около середины. A<sub>3</sub> явственная, короткая. Шовная кайма с рядом мелких ямок.

Видовой состав. Два вида из верхней? перми Кузнецкого бассейна (кузнецкая свита). Надкрылье, неотличимое от надкрылья *E. cellulosus* sp. nov., найдено в акколканской свите Кендерлыкской мулды (Карангур).

Сравнение. По присутствию лишь двух рядов ячеек в субкостальном поле похож на *Archicupes* Rohdendorf, но отличается от него более длинной A<sub>2</sub>.

Таблица для определения видов рода *Eocupes*

1. За A<sub>2</sub> два ряда ячеек только в основной трети надкрылья, ячеек надкрылья вытянуто-овальные. Длина надкрылья 4,7 мм (рис. 39, а) *E. lukjanovitshi* Rohdendorf, 1961
- За A<sub>2</sub> два ряда ячеек в основных 2/3 надкрылья, ячеек вытянуто-прямоугольные. Длина надкрылья 6 мм (рис. 39, б) *E. cellulosus* sp. nov.

*Eocupes cellulosus* Ponomarenko, sp. nov.

Рис. 39, б

Голотип — ПИН № 1197/397, левое надкрылье; Кемеровская обл., Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая свита, усинский горизонт.

Описание. Неполное надкрылье, выпуклое, с почти параллельными краями. Костальное поле и шовная кайма с очень мелкими ямками. Субкостальное поле с двумя рядами неправильно-многоугольных ячеек. В остальных полях ячеек вытянуто-прямоугольные и промежуточные жилки прямые. CuP неясная, перед ней 5, за ней 6 ячеек. A<sub>2</sub> доходит почти до вершины надкрылья, а второй ряд ячеек за ней — до его вершинной

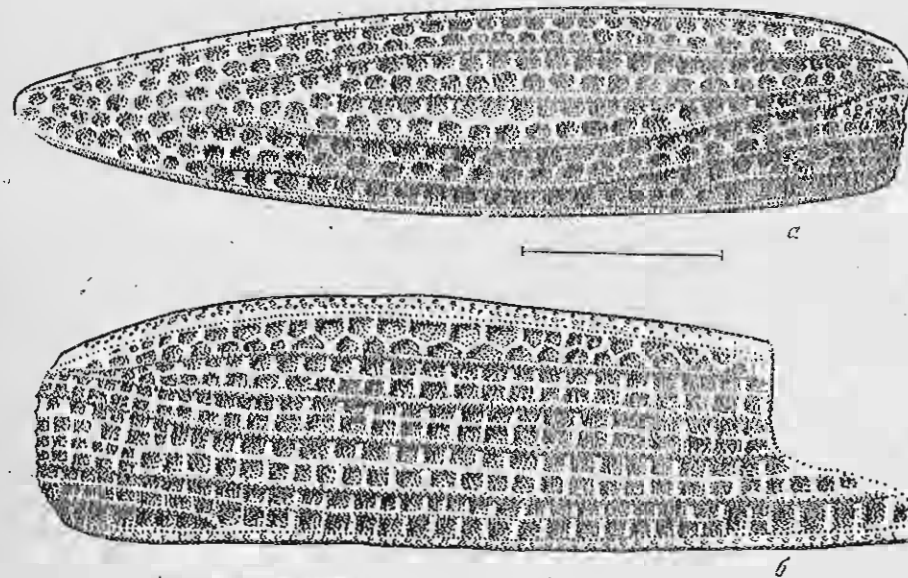


Рис. 39. Представители рода *Eocupes* Rohdendorf

а — *E. lukjanovitshi* Rohdendorf, голотип; б — *E. cellulosus* sp. nov., голотип ПИН № 1197/397; верхняя? пермь; Кузнецкий бассейн, Калтан

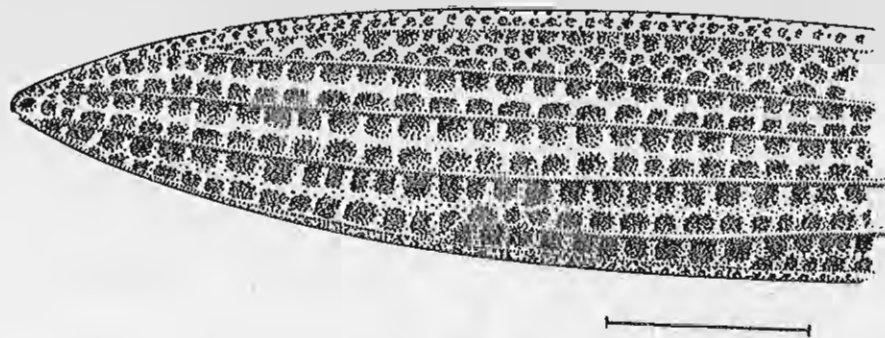


Рис. 40. «*Protocupes*» *martynovi* Rohdendorf  
Голотип; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

трети.  $A_3$  довольно длинная, за ней 8 ячеек. Длина полного надкрылья около 6 мм.

Сравнение. От второго вида рода отличается более длинным вторым рядом ячеек за  $A_2$  и прямоугольными ячейками надкрылья.

Материал. Кроме голотипа в верхнепермских отложениях в хребте Саур (Караунгур, акколканская свита) найдено надкрылье (экз. № 2494/3) (табл. III, фиг. 7), неотличимое от надкрылья голотипа ни по одному из существенных признаков. Местонахождения, в которых найдены эти остатки, разделяет очень большой промежуток времени — почти вся верхняя пермь. До сих пор не найдено ни одного вида жуков, существовавшего столь долгий срок. Оба остатка представляют собой лишь изолированные надкрылья, поэтому наиболее вероятно, что они принадлежат разным видам, неотличимым друг от друга по надкрыльям.

#### Permocupedidae incertae sedis

В группу incertae sedis нами помещаются виды, которые на основании особенностей их жилкования могут быть помещены в несколько известных родов. Сближение их с тем или другим родом на основании других признаков, например строения ячеек, представляется недостаточно обоснованным.

#### Gen. ? *pospelovi* Rohdendorf, 1961

«*Kaltanocoleus*» *pospelovi*: Родендорф, 1961, стр. 398

На имеющихся отпечатках отсутствуют субкостальное поле и основание надкрылья. По строению анального поля похож на представителей рода *Kaltanicipes* и *Eosipes*.

#### Gen. ? *martynovi* Rohdendorf, 1961

«*Protocupes*» *martynovi*: Родендорф, 1961, стр. 406

Сохранившиеся вершинные  $2/3$  надкрылья построены сходно с надкрыльями *Kaltanicipes* и *Cytosipes*. По характеру ячеек более всего похож на последний род.

Представляется необходимым дать новый рисунок голотипа (рис. 40), так как в оригинальном описании он дан неверно.

#### Gen. ? *ogloblini* Rohdendorf, 1961

«*Protocupes*» *ogloblini*: Родендорф, 1961, стр. 407

Сохранилась только основная треть надкрылья без субкостального поля. Установление систематического положения невозможно.

#### Gen. ? *reichardti* Rohdendorf, 1961

«*Archicipes*» *reichardti*: Родендорф, 1961, стр. 402

Отпечаток почти полного жука, на надкрыльях которого не удается рассмотреть строение субкостального поля. По строению пришовной части надкрылья может относиться к родам *Kaltanicipes* или *Eosipes*.

Голова (рис. 41) вытянутая, гораздо длиннее ширины, темя с килиями, которые несут над глазами острые бугорки. Глаза небольшие, сильно выпуклые. Первый членик антенн мало отличается от других. Передне-спинка с выступающими вперед параноталиями, передние тазики округлые, расстояние между ними не уже их диаметра. Заднегрудка заметно длиннее своей ширины на заднем крае. Задние тазики мало укорочены вбок. Последний стернит брюшка едва длиннее предпоследнего. Эпи-

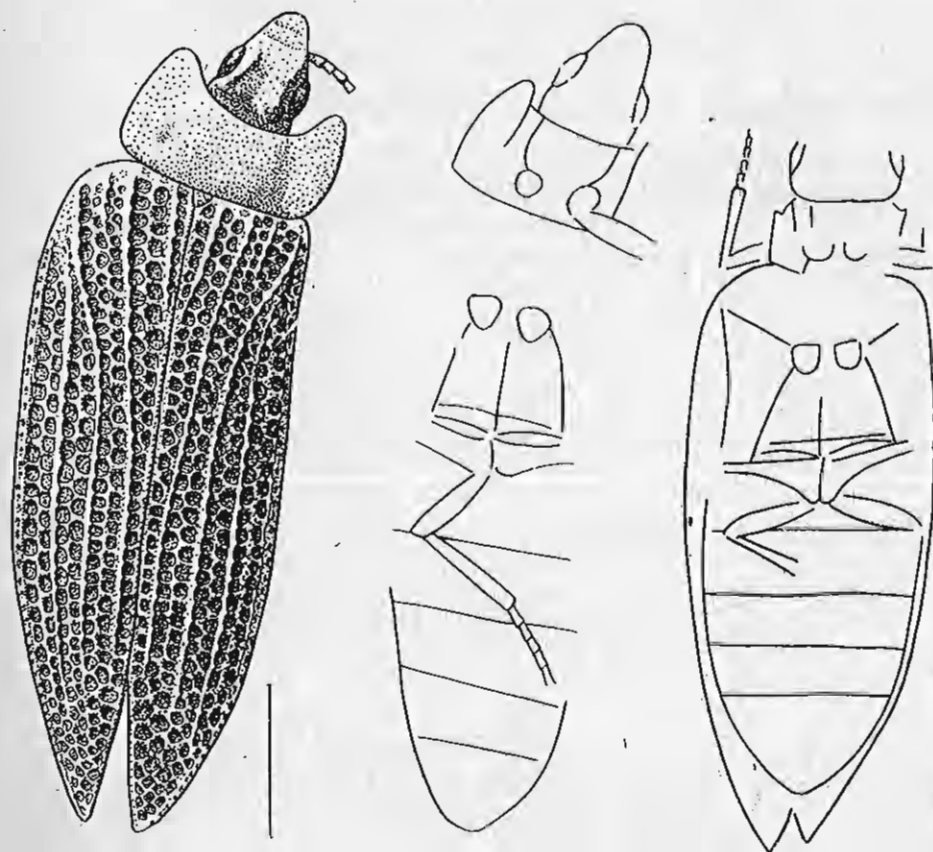


Рис. 41. «*Archicipes*» *reichardti* Rohdendorf

Голотип; верхняя? пермь, кузнецкая свита;  
Кузнецкий бассейн, Калтан

Рис. 42. «*Stegocupes*» *efremovi* Rohdendorf

Голотип; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

плевра с рядом маленьких ячеек. Строение субкостального поля неизвестно, остальные поля с двумя рядами ячеек. Второй ряд ячеек в анальном поле не доходит до середины надкрылья,  $A_2$  косо выходит на шовный край перед вершиной. Длина жука 5 мм, длина надкрылья 4 мм.

Gen. ? *chachlovi* Rohdendorf, 1961

«*Taldycupes*» *chachlovi*: Родендорф, 1961, стр. 421

Был описан как представитель *Taldycupedidae*, но основные жилки явственно отличаются от промежуточных.

Остаток представляет собой вершину надкрылья, род установить невозможно.

Gen. ? *efremovi* Rohdendorf, 1961

«*Stegocupes*» *efremovi*: Родендорф, 1961, стр. 419

Был описан в семействе *Taldycupedidae* из-за плохо заметных ячеек. Строение надкрылья рассмотреть не удается, но строение тела совершенно непохоже на *Stegocupes fedotovi* Rohdendorf, 1961, так что *S. efremovi* вряд ли может быть отнесен не только к роду *Stegocupes*, но и к семейству *Taldycupedidae*. Он более похож на представителей семейства *Permoscupedidae*.

Голова лишь немного уже переднеспинки (рис. 42), глаза большие, слабо выпуклые. Переднеспинка маленькая, по-видимому, короче головы, поперечная, параноталии очень узкие, их передние углы сдвинуты назад по сравнению с передним краем диска.

Проплевра почти не сужена вперед. Передние тазики расставлены на расстояние меньшее, чем их диаметр. Средние тазики расставленные. Заднегрудка немного короче своей ширины на заднем крае, ее передний край почти вдвое уже заднего. Задние тазики сильно укорочены вбок. Первый стернит брюшка не длиннее второго, последний вдвое длиннее предпоследнего. Передние и задние ноги тонкие, лапка с почти нерасширенными члениками. Длина жука 4,5 мм, длина надкрылья 3,5 мм.

#### СЕМЕЙСТВО CUPEDIDAE LACORDAIRE, 1857

Cupesidae: Lacordaire, 1857, стр. 505—507

Cupesidae: Leconte, 1874, стр. 87—88; Leconte, Horn, 1883, стр. 229—230; Kolbe, 1908, стр. 120, 153—154; Barder, Ellis, 1920, стр. 197—208; Böving, Craighead, 1930, стр. 16.

Cupedidae: Allaud, 1900, стр. 155; Peyerimhoff, 1902, стр. 206, 330; 1909, стр. 57; Sharp, Muir, 1912, стр. 522; Monros, Monros, 1952, стр. 19—41; Crowson, 1955, стр. 4; 1962, стр. 148—157; Atkins, 1958, стр. 532—537; 1963, стр. 140—162; Neboiss, 1959, стр. 12—20; Пономаренко, 1964, стр. 49—62; 1966а, б, стр. 138—143; 1966б, стр. 47—68; 1968, стр. 120.

Cupidae: Родендорф, 1961, стр. 398

Ommatidae: Sharp, Muir, 1912, стр. 521

Описание. Жуки обычно средней величины, реже мелкие (до 2—3 мм) или крупные (до 35 мм). Тело уплощенное или вальковатое, вытянутое. Голова поперечная, или ее предглазничная часть вытянута в недлинный хоботок. Глаза боковые небольшие, реже крупные выпуклые, сдвинуты на спинную сторону головы. Голова часто с разнообразным вооружением, иногда все ее покровы сплошь состоят из бугров. Наиболее простое вооружение состоит из бороздки для вкладывания антенн на нижней стороне и кили над глазами на верхней. Киль может распадаться на два-три отдельных бугра. Антенны III-члениковые, четковидные, нитевидные или пильчатые разной длины. Мандибулы трех-

зубчатые, без ясно выраженной *mola*. Зубы расположены в горизонтальной плоскости или, если вершина мандибулы вывернута, — в вертикальной. Максиллы с расчлененным на три склерита *stipes*, расширенной *lacinia*, сближенной по краю волосками, и пальцевидным или неразвитым *galea*. Челюстные щупики 4-члениковые. Нижняя губа расчленена на ментум и субментум. У *Cupedinae* имеется лигула. Губной щупик 3-члениковый. Гулярные швы отчетливые, обычно гулярная пластинка прямоугольная, лишь у *Prolixocupes* и *Paracupes* гулярные швы слиты почти на всем протяжении, а гулярная пластинка превратилась в маленький треугольный склерит. Переднеспинка обычно уплощенная, часто с параноталиями, которые могут сокращаться до шипа на боковых краях переднеспинки, или без следов параноталий, тогда боковые стороны округлые. Плевральные швы отчетливые, свободно выходят на передний край переднегруды или слиты в передней ее половине, тогда проплевры небольшие, треугольные. Впадины передних тазиков открыты назад, переднегрудь между ними с ровным краем (*Triadocupedinae*), или с направленным назад интеркоксальным отростком (*Cupedinae*), или передние тазики соприкасаются (*Ommatinae*). Трохантины передних тазиков большие, отчетливые. Среднегрудь значительно короче заднегруды, с отчетливыми продольным и поперечным швами, ее постэпистерны поперечные, хорошо видимые или же сокращены до размеров бугорков, к которым прилегают средние тазики. Заднегрудка с отчетливыми продольным и поперечным швами. Постэпистерны и задние трохантины примерно равного размера, поперечные. Брюшко с пятью видимыми стернитами; они обычно приподняты на заднем крае, черепицеобразно налегают один на другой, реже не налегают, плоские или равномерно выпуклые. Ноги ходильные, лапки 5-члениковые, их членики обычно цилиндрические, реже расширенные и вырезанные на дистальном конце. Надкрылья с отчетливым жилкованием, разделенным на основные и промежуточные жилки. Основные жилки шесть: SC, по которой идет перегиб эпилевр, R, M, CuA,  $A_2$  и  $A_3$ . Между основными жилками парные ряды ячеек, разделенные промежуточными жилками. R может редуцироваться, тогда между SC и M три ряда ячеек.  $A_3$  очень короткая, за ней один ряд ячеек. Задние крылья хорошо развиты. RS одноветвистая, обычно отходит от R проксимальнее поперечной gm, редко (некоторые виды рода *Cupes*) дистальнее ее. Основание M подходит к основанию R или CuA. Между M и CuA две дистальные поперечные образуют *oblongum*. CuP простая, обычно не имеет корня, редко продолжается жилкой внутри складки.  $A_1$  одно- или двухветвистая,  $A_2$  и  $A_3$  обычно начинаются одним корнем,  $A_4$  хорошо развита. Вершина крыла складывается, подобно бумажному вееру, складка C+D слитная или разделена на C и D, когда пересекается RS. Складки A, G и F всегда развиты. Складка J цельная или с вырезкой. Поверхность тела в крупных бугорках, часто покрыта волосками или чешуйками.

Состав. Три подсемейства, из которых представители одного (*Triadocupedinae*) известны только из триаса, а два других (*Ommatinae* и *Cupedinae*) существуют с нижнего триаса доныне.

Сравнение. От семейств *Tshekardocoleidae* и *Permoscupedidae* отличается незамкнутыми назад впадинами передних тазиков и отсутствием CuP на надкрыльях, от семейств *Taldycupedidae* и *Ademosynidae* — решетчатым строением надкрылий с хорошо различающимися основными и промежуточными продольными жилками, от семейства *Tricoleidae* — двумя рядами ячеек в полях на диске надкрылья, от остальных семейств — ячеистыми надкрыльями.

Таблица для определения подсемейств семейства Cupedidae

- |                                                                                                    |                 |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|
| 1. Передние тазики соприкасаются                                                                   | Ommatinae       |
| — Передние тазики расставлены                                                                      | 2               |
| 2. Переднегрудь между передними тазиками образует направленный назад отросток                      | Cupedinae       |
| — Переднегрудь без отростка между передними тазиками, расстояние между тазиками не уже их диаметра | Triadocupedinae |

ПОДСЕМЕЙСТВО TRIADOCUPEDINAE PONOMARENKO, 1966

Triadocupedinae: Пономаренко, 1966б, стр. 48.

Описание. Голова сверху обычно поперечная, невооруженная или с невысокими киями и шипом над глазами и с плоскими буграми на темени и затылке. Мандибулы с зубцами в горизонтальной плоскости, очень редко их вершины вывернуты. Переднегрудь поперечная, обычно с параноталиями. Плевральные швы независимо выходят на ее передний край или соединяются непосредственно перед ним. Передние тазиковые впадины расставлены, задний край переднегруды между ними не образует направленного назад отростка. Среднегрудка довольно длинная, средние тазики не соприкасаются. Заднегрудка поперечная. Стерниты брюшка равномерно выпуклые или черепицеобразно приподняты на заднем крае. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске, основные жилки или все выходят на шовный край надкрылья или CuA и A<sub>2</sub> соединяются перед его вершиной. Основные жилки мало отличаются от промежуточных. На крыльях RS отходит от R проксимальнее середины крыла, между ней и R две поперечные, A<sub>1</sub> — двуветвистая.

Состав. Семь родов в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо), один род (*Moltenocupes*) в среднем триасе Африки и, возможно, представители подсемейства найдены в верхнем триасе Австралии (*Mesothoris*; Dunstan, 1924).

Сравнение. Отличается от других подсемейств расставленными тазиками без отростка между ними.

Таблица для определения родов подсемейства Triadocupedinae

- |                                                                                                                                                                |               |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| 1. CuA и A <sub>2</sub> на надкрыльях соединяются перед вершиной, стерниты брюшка черепицеобразные                                                             | 2             |
| — CuA и A <sub>2</sub> свободно выходят на шовный край надкрылья                                                                                               | 4             |
| 2. Мандибулы очень большие, менее чем вдвое короче головы, торчащие основания антенн сдвинуты на лоб, переднегрудь с очень узкими параноталиями                | Procupes      |
| Мандибулы гораздо короче, антенны прикреплены на боках головы, переднегрудь с довольно широкими параноталиями                                                  | 3             |
| 3. Мандибула с зубцами в горизонтальной плоскости, третий членик антенн примерно равен первому, длиннее четвертого, антенны заходят за основание переднеспинки | Platycupes    |
| — Мандибула с зубцами в вертикальной плоскости, третий членик антенн короче четвертого, который короче первого, антенны не доходят до основания переднеспинки  | Kirghizocupes |
| 4. Стерниты брюшка не приподняты на заднем крае черепицеобразно                                                                                                | Asimma        |
| — Стерниты брюшка на заднем крае приподняты черепицеобразно                                                                                                    | 5             |
| 5. Антенны щетинковидные, пиловидные или четковидные, не заходят за основание переднегруды                                                                     | 6             |
| — Антенны нитевидные, далеко заходят за основание переднегруды                                                                                                 | 7             |
| 6. Антенны щетинковидные, не доходят до основания переднегруды, плевральные швы на переднем конце свободные                                                    | Triadocupes   |
| — Антенны четковидные или пиловидные, достигают основания переднеспинки, плевральные швы на переднем конце ее сливаются                                        | Cupesla       |
| 7. Мандибулы короткие, не торчат вперед, предпоследний стернит брюшка вдвое короче последнего                                                                  | Pterocupes    |
| — Мандибулы сильно торчат вперед, предпоследний стернит брюшка не короче последнего                                                                            | Moltenocupes  |

Род *Platycupes* Ponomarenko, 1966

*Platycupes*: Пономаренко, 1966б, стр. 48—49

Типовой вид — *P. dolichocerus* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие или средних размеров. Голова в длину равна ширине или немного короче ее, между глаз с довольно резкими буграми. Глаза немного сдвинуты на верхнюю сторону головы. Антенны заметно заходят за основание переднегруды, тонкие, нитевидные; их третий членик примерно равен первому, четвертый едва короче, второй в два-три раза короче их. Мандибулы с зубцами в горизонтальной плоскости, вершинный зубец заметно длиннее предвершинного. Переднегрудь сильно поперечная. Плевральные швы слиты перед передним краем переднегруды. Среднегрудь заметно короче заднегруды, заднегрудь более чем вдвое короче ширины на заднем крае. Стерниты брюшка своим задним краем налегают черепицеобразно на передний край последующего; третий немного, первый и пятый примерно вдвое длиннее второго и четвертого. На крыле (известно только для *P. pusillus* Ponomarenko) RS начинается проксимальнее середины, между ней и R не менее трех поперечных, между RS и M не менее двух поперечных. Поперечные между M и CuA, образующие oblongum, впадают в CuA раздельно. Между CuA и CuP не менее двух поперечных, столько же между CuP и A<sub>1</sub> и между A<sub>1</sub> и A<sub>2</sub>. Надкрылье с десятью рядами ячеек, ячеек квадратные, гораздо шире жилок. Две передние основные жилки выходят в вершину надкрылья, две задние соединяются перед ней. Все тело равномерно покрыто довольно крупными бугорками.

Видовой состав. Пять видов в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. От других родов с сливающимися задними основными жилками отличается короткой головой и маленькими мандибулами с зубцами в горизонтальной плоскости.

Таблица для определения видов рода *Platycupes*

- |                                                                                                                                                                                                                                                                 |                                          |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
| 1. Переднеспинка опереди с невысоким продольным возвышением, посередине которого проходит слабая бороздка, в задней половине с полукруглым вдавлением, ограниченным опереди довольно резким ребром и разделенным посередине продольным возвышением (рис. 43, б) | 2                                        |
| — Переднеспинка опереди с продольным возвышением и сзади с поперечным несильным вдавлением (рис. 43, а) или с плоским бугром, разделенным продольной бороздой                                                                                                   | 3                                        |
| 2. Задняя часть стернитов брюшка резко приподнята над передней. Длина жука 3,7—5,0 мм (табл. IV, фиг. 2; рис. 43, в)                                                                                                                                            | <i>P. pusillus</i> Ponomarenko, 1966     |
| — Задняя часть стернитов брюшка едва приподнята над передней. Длина жука 6,0—6,8 мм (рис. 43, г, д)                                                                                                                                                             | <i>P. reticulatus</i> Ponomarenko, 1966  |
| 3. Задние 3/4 стернитов брюшка резко приподняты над их основанием, переднеспинка с поперечным вдавлением в задней трети. Длина жука 8 мм (табл. IV, фиг. 1; рис. 43, а, б)                                                                                      | <i>P. dolichocerus</i> Ponomarenko, 1966 |
| — Стерниты брюшка в задней половине несильно приподняты над передним краем, переднеспинка с плоским бугром                                                                                                                                                      | 4                                        |
| 4. Задний край теменного бугра прямой, бугор на переднеспинке поперечный, хорошо заметный. Длина жука 9,0—9,5 мм.                                                                                                                                               | <i>P. sogdianus</i> Ponomarenko, 1966    |
| — Задний край теменного бугра двуветчатый, бугор на переднеспинке слабый. Длина жука около 16 мм.                                                                                                                                                               | <i>P. major</i> Ponomarenko, 1966        |

Род *Triadocupes* Ponomarenko, 1966

*Triadocupes*: Пономаренко, 1966б, стр. 51

Типовой вид — *T. ferghanensis* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

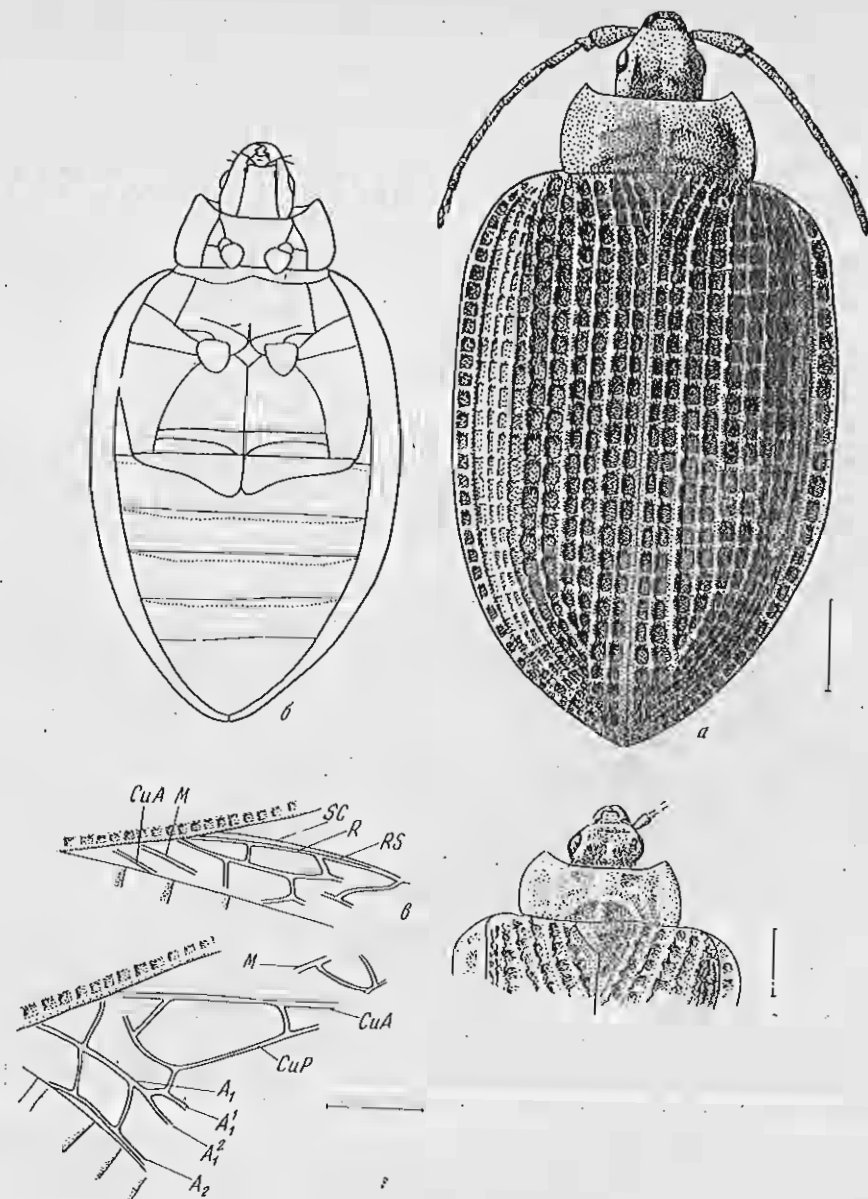


Рис. 43. Представители рода *Platycupes* Ponomarenko  
 а, б—*P. dolychocerus* Ponomarenko, реконструкция; в, г—*P. pusillus* Ponomarenko,  
 в—заднее крыло, голотип; г—заднее крыло, ПИН № 2069/1060; д—*P. reticulatus* Pono-  
 marenko, реконструкция, голова и переднеспинка; нижний триас, Средняя Азия,  
 Джайляучо

Описание. Жуки мелкие. Голова почти равной длины и ширины, до глаз втянута под переднеспинку, сверху с острыми бугорками у передних краев глаз и плоским затылочным бугром. Глаза боковые, крупные, их диаметр не короче щек и висков. Затылок резко обрублен. Нижняя поверхность головы с бороздами для вкладывания антенн. Антенны прикреплены на щеках у основания мандибул, не достигают основания переднегруди<sup>1</sup>. Второй членик антенн в четыре-пять, третий в

<sup>1</sup> Указанные в оригинальном описании более длинные антенны для *T. latus* Ponomarenko оказались артефактом — результатом растяжения вмещающей породы.

полтора-два раза короче первого. Мандибулы короткие, их зубцы расположены в горизонтальной плоскости, вершинный зубец немного больше предвершинного. Переднегрудь не менее чем вдвое короче своей ширины, короче головы, ее передние углы выступают вперед. Плевральные швы переднегруди расставленные, свободно выходят на ее передний край. Расчленение среднегрудки неотчетливое. Постэпистерны заднегрудки сильно укорочены латерально, так что поперечный заднегрудной шов почти сливается здесь со швом между заднегрудной и трохантинами. Стерниты брюшка своим задним краем черепицеобразно налегают один на другой, первый и пятый вдвое длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячей. Основные жилки заметно отличаются от промежуточных, две передние выходят в вершину надкрылья, две задние — на его задний край. Эпиплевра довольно широкая с рядом крупных ячей.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Единственный род подсемейства с расставленными плевральными швами. Кроме того, отличается от родов со свободными задними основными жилками надкрылий щетинковидными антеннами.

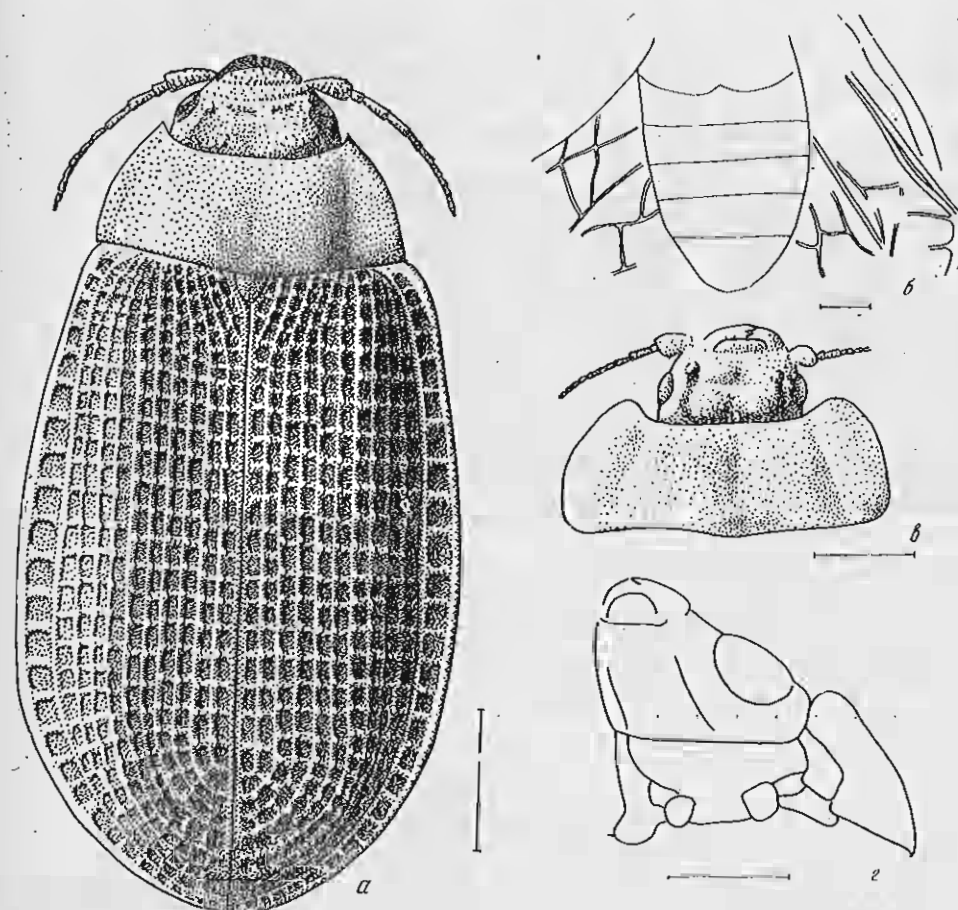


Рис. 44. Представители рода *Triadocupes* Ponomarenko  
 а—*T. ferghanensis* Ponomarenko, реконструкция; б—*T. ellipticus* Ponomarenko, крылья и брюшко,  
 ПИН № 2240/91; в, г—*T. latus* Ponomarenko: в—голотип, голова и переднеспинка сверху, г—ПИН  
 № 2240/4, голова и переднеспинка снизу, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Таблица для определения видов рода *Triadocupes*

1. Переднеспинка почти не сужена вперед, сверху с квадратным бугром, разделенным продольной бороздой. Длина жука 3,8—5,0 мм (табл. IV, фиг. 4; рис. 44, б)  
— *T. ellipticus* Ponomarenko, 1966
2. Голова едва уже переднего края переднегруди, затылочные бугры развиты очень слабо, первый членик антенн слабо вздут, третий равен четвертому. Длина жука 6—7 мм (табл. IV, фиг. 3; рис. 44, а)  
— *T. ferghanensis* Ponomarenko, 1966
- Голова много уже переднего края переднегруди, затылочные бугры хорошо заметны, первый членик антенн сильно вздут, менее чем вдвое длиннее своей ширины, третий членик длиннее четвертого. Длина жука 7,0—7,5 мм (рис. 44, в, г)  
— *T. latus* Ponomarenko, 1966

Род *Pterocupes* Ponomarenko, 1966

*Pterocupes*: Пономаренко, 1966, стр. 55

Типовой вид — *P. antennatus* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие. Голова вперед почти не сужена, наличник отделен от лба резким вдавлением, нижняя поверхность головы с бороздами для вкладывания антенн. Глаза расположены по бокам головы, щеки и виски короче диаметра глаз. Антенны далеко заходят за основание переднегруди, их первый членик в полтора раза длиннее третьего, второй, третий и четвертый членики почти равной длины, пятый длиннее четвертого, десятый длиннее девятого, одиннадцатый длиннее десятого. Места прикрепления антенн немного сдвинуты на лоб. Мандибулы небольшие, с зубцами в горизонтальной плоскости. Переднегрудь вдвое короче своей ширины. Среднегрудка с отчетливыми продольным и поперечным швами, ее постэпистерны большие, треугольные. Заднегрудка в длину примерно равна ширине заднего края, ее передний край вдвое уже заднего, постэпистерны заднегруди довольно длинные. Задний край каждого стернита брюшка черепицеобразно налегает на передний край последующего, первый и пятый стерниты примерно в два раза длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске, основные жилки мало отличаются от промежуточных, все свободно выходят на край надкрылья. Эпиплевра довольно широкая, с рядом ячеек. Тело равномерно покрыто довольно крупными бугорками.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии.

Сравнение. Отличается от всех родов почти равными вторым и третьим члениками антенн.

Таблица для определения видов рода *Pterocupes*

1. Антенны тонкие, длина их члеников более чем вчетверо превышает толщину. Длина жука 7 мм (табл. IV, фиг. 5; рис. 45, а, б)  
— *P. leptocerus* Ponomarenko, 1966
- Антенны толстые, длина их члеников менее чем втрое превышает толщину. Длина жука 6—7 мм (рис. 45, в)  
— *P. antennatus* Ponomarenko, 1966

Род *Cupesla* Ponomarenko, 1966

*Cupesla*: Пономаренко, 1966, стр. 57

Типовой вид — *C. monilicornia* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие. Голова не длиннее своей ширины, слабо сужена вперед, сверху с двумя парами плоских бугров, снизу с борозда-

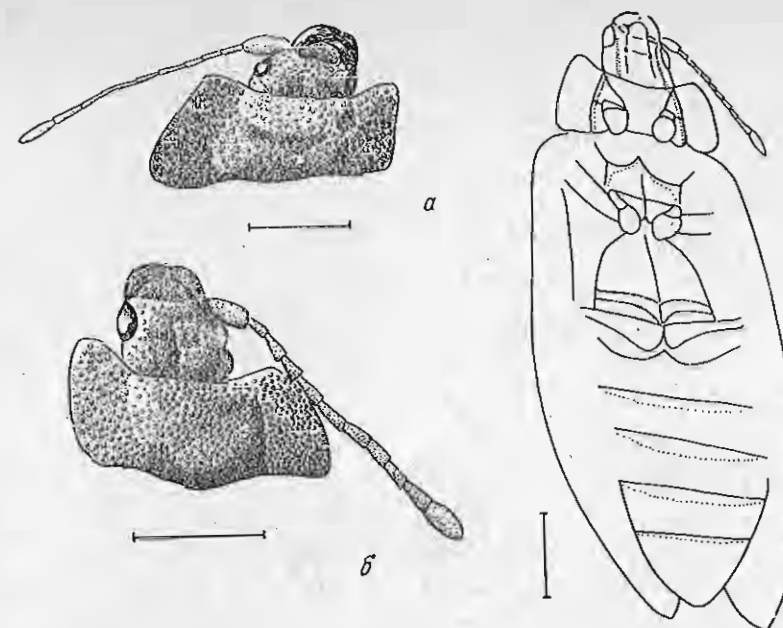


Рис. 45. Представители рода *Pterocupes* Ponomarenko

а — *P. leptocerus* Ponomarenko, голотип, б, в — *P. antennatus* Ponomarenko, голотип: б — голова и переднеспинка сверху, в — общий вид снизу, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

ми для вкладывания антенн. Глаза округлые, сильно выпуклые. Антенны прикреплены на щеках у основания мандибул, достигают основания переднегруди; их первый членик много крупнее остальных, третий вдвое длиннее второго. Мандибула с зубцами в горизонтальной плоскости, вершинный зуб много длиннее предвершинного. Переднегрудь более чем вдвое короче ширины. Проплевра сужена вперед, плевральные швы соединяются перед передним краем переднегруди. Средне- и заднегрудка с хорошо развитыми поперечными швами, их постэпистерны довольно длинные, продольный шов менее явно выражен. Средние тазы сближены, расстояние между ними много уже их. Задний край стернитов брюшка заметно приподнят над передним, первый и последний стерниты примерно вдвое длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячеек, основные жилки свободно выходят на край надкрылья. Эпиплевра довольно широкая, на ней явственный ряд ячеек.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. От других родов со свободными жилками надкрылья отличается короткими, не заходящими за основание переднегруди антеннами с четковидными или пиловидными члениками.

Таблица для определения видов рода *Cupesla*

1. Голова жука почти вдвое длиннее переднегруди, от глаз к основанию антенн резко сужена, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 6—7 мм  
— *C. sepulta* sp. nov.
- Голова едва длиннее переднегруди, перед глазами сужена слабо, последний стернит брюшка менее чем вдвое длиннее предпоследнего  
— *C. monilicornia* Ponomarenko, 1966
2. Антенны четковидные, их последний членик много толще предпоследнего. Длина жука 9 мм  
— Антенны слабо пильчатые, их последний членик не толще предпоследнего. Длина жука 8 мм  
— *C. serricornia* sp. nov.

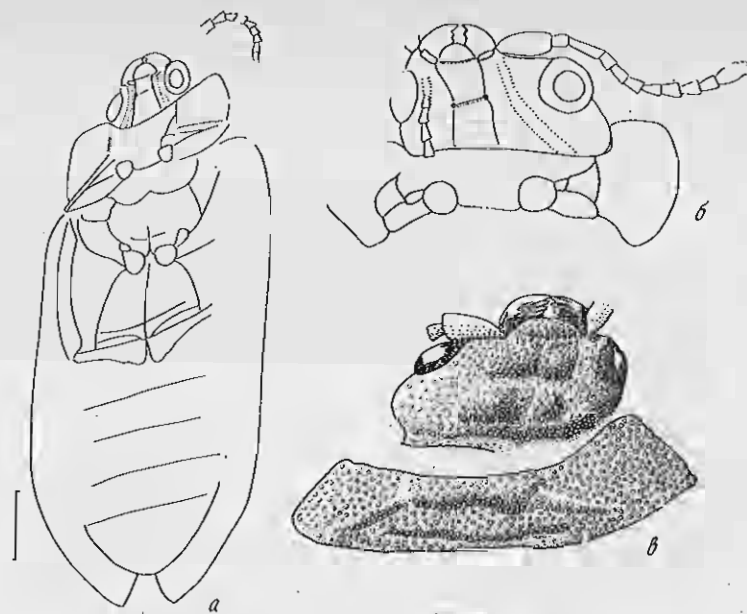


Рис. 46. Представители рода *Cupesta* Ponomarenko  
а—*C. serricornia* sp. nov. голотип: ПИН № 2240/85; б, в—*C. sepulta* sp. nov., голотип, ПИН № 2555/1682; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

*Cupesta serricornia* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>  
Табл. IV, фиг. 6; рис. 46, а

Голотип — ПИН № 2240,85, отпечаток почти полного жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова поперечная, щеки и виски гораздо короче диаметра глаз, субментум короче гулярной пластинки. Антенны слабо пильчатые, их последний членик не шире предыдущего, примерно в полтора раза длиннее его. Переднегрудь в длину едва короче головы, сильно поперечная; параноталии широкие. Переднегрудка перед тазиками вдвое длиннее их, проплевры треугольная, гораздо длиннее своей ширины на заднем крае, расстояние между передними тазиками шире их. Среднегрудка довольно длинная, менее чем в полтора раза короче заднегрудки; передний край заднегрудки вдвое уже заднего. Последний стернит брюшка в 1,7 раза длиннее предпоследнего. Длина жука 8 мм, ширина 3 мм, длина надкрылья 6 мм.

Сравнение. От типового вида *C. monilicornia* Ponomarenko отличается пильчатыми антеннами с невздутым последним члеником, от *C. sepulta* sp. nov. — тем же и, кроме того, более длинной переднегрудью.

Материал. Голотип.

*Cupesta sepulta* Ponomarenko, sp. nov.  
Табл. IV, фиг. 7; рис. 46, в, г

Голотип — ПИН № 2555/1682, отпечаток почти полного жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

<sup>1</sup> Видовое название от *serricornia*. (лат.) — пилоусая.

Описание. Голова не длиннее своей ширины, перед глазами резко сужена, щеки и виски в длину примерно равны глазам. Субментум не короче гулярной пластинки. Первый членик антенны более чем втрое длиннее второго, в полтора раза длиннее третьего, четвертый — десятый членики расширены к вершине, четковидные, немного длиннее второго, одиннадцатый яйцевидный, вздутый, вдвое длиннее предыдущего. Переднегрудь почти вдвое короче головы, сильно поперечная. Переднегрудка перед передними тазиками не длиннее их, проплевры треугольные, едва длиннее своей ширины на заднем крае. Расстояние между передними тазиками шире их. Заднегрудка сильно сужена вперед, ее передний край вдвое уже заднего. Последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 6—7 мм, ширина 2—3 мм, длина надкрылья 5,0—5,5 мм.

Сравнение. От остальных видов рода отличается короткой переднегрудью.

Материал. Голотип и экз. № 2555/1658 и 2240/48 из того же местонахождения.

Род *Procupes* Ponomarenko, 1966

*Procupes*: Пономаренко, 1966б, стр. 57—58

Типовой вид — *P. mandibularis* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно крупные. Голова почти в два раза длиннее ширины, слабо сужена вперед, щеки и виски не короче диаметра глаза. Антенны прикреплены на лбу перед глазами, лоб между местом прикрепления антенн и передним краем глаз с небольшими острыми бугорками, затылок с плоскими округлыми буграми. Третий членик антенн равен первому, вдвое длиннее второго. Мандибулы большие, торчащие вперед, с зубцами в горизонтальной плоскости, вершинный зубец много крупнее предвершинного. Переднегрудь длиннее головы, вперед заметно сужена, параноталии очень узкие. Средние тазики сближены, почти соприкасаются. Заднегрудь в длину едва меньше ширины на заднем крае. Задние  $\frac{3}{4}$  каждого стернита брюшка очень слабо приподняты над передним краем, первый и последний стерниты вдвое длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячеей на диске, две задние основные жилки сливаются перед вершиной, эпиплевры довольно широкая, с рядом отчетливых ячеей. Длина жука единственного вида 14 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов подсемейства длинной головой и очень большими вытянутыми вперед мандибулами.

Род *Asimma* Ponomarenko, 1966

*Asimma*: Пономаренко, 1966б, стр. 58—59

Типовой вид — *A. rara* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие. Переднегрудь заметно короче ширины (табл. IV, фиг. 8), ее боковой край уплощенный, острый, параноталии узкие. Плевры переднегруды треугольные, плевральные швы слиты в передней трети переднегруды. Средние тазики почти соприкасаются. Брюшко крышевидно приподнято к средней линии, его стерниты равномерно выпуклые, не налегают черепицеобразно один на другой, последний вдвое длиннее предпоследнего, заметно длиннее первого. Надкрылье с десятью рядами ячеей на диске. Основные жилки мало отличаются от

промежуточных, все свободно выходят на задний край надкрылья. Длина жука единственного вида около 6 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов стернитами брюшка, не налегающими друг на друга черепицеобразно, и почти неразвитыми параноталиями.

#### Род *Kirghizocupes* Ponomarenko, 1966

*Kirghizocupes*: Ponomarenko, 1966b, стр. 59

Типовой вид — *K. cellulosus* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие. Голова почти вдвое длиннее ширины, за глазами прикрыта переднеспинкой. Глаза сдвинуты на спинную сторону головы. Щеки едва длиннее глаз. Антенны не достигают основания переднегруди, щетинковидные, их основания сдвинуты на лоб. Первый членик длиннее остальных, второй не тоньше его, к вершине заметно утолщен, третий членик длиннее четвертого. Мандибулы выступают вперед, их зубцы почти равные, расположены в вертикальной плоскости. Переднегрудь длиннее головы, короче своей ширины. Диск переднеспинки на середине с прямоугольным возвышением, разделенным продольной бороздой. Впадины передних тазиков почти замкнуты выростами проплевры. Стерниты брюшка едва приподняты на заднем крае, первый и последний вдвое длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске, жилки заметно тоньше ячеек, основные мало отличаются от промежуточных, две задние соединяются перед вершиной надкрылья. Длина жука единственного вида 7 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов подсемейства мандибулами с зубцами в вертикальной плоскости.

#### Род *Moltenocupes* Zeuner, 1961

*Moltenocupes*: Zeuner, 1961, стр. 304—305

Типовой вид — *M. townrowi* Zeuner, 1961; средний триас, слои Молтено; Южная Африка, Молтено (*Molteno*).

Описание. Жуки довольно крупные. Голова поперечная, сверху невооруженная. Глаза слегка сдвинуты на верхнюю сторону головы. Антенны заходят за основание переднегруди, слегка пильчатые. Переднегрудь поперечная с широкими параноталиями. Стерниты брюшка черепицеобразные, их задний край приподнят над передним, предпоследний стернит равен первому, длиннее последнего. Надкрылье с десятью рядами ячеек, все жилки свободно выходят на его край. Длина жука единственного вида 23 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов подсемейства коротким последним стернитом брюшка. Большими торчащими мандибулами похож на род *Proscupes* Ponomarenko, но отличается от него свободными жилками надкрылья.

Замечание. Оригинальное описание *Moltenocupes* очень неполно; он переописывается по фотографии, присланной его автором, и по сообщениям Б. Б. Родендорфа, любезно изучившего по нашей просьбе голотип *Moltenocupes townrowi* Zeuner в Британском музее.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО OMMATINAE SHARP ET MUIR, 1912

Ommatidae: Sharp, Muir, 1912, стр. 521

Ommatidae: Crowson, 1962, стр. 151

Ommatinae: Пономаренко, 1966b, стр. 60; 1968, стр. 120

Описание. Голова почти всегда длиннее ширины, сверху с килем над глазами или гладкая, снизу часто с бороздами для вкладывания антенн. Глаза боковые, небольшие, выпуклые. Антенны короче половины длины тела, самое большее — едва длиннее головы и переднеспинки вместе, нитевидные, четковидные или щетинковидные. Мандибулы с вывернутыми вершинами и зубцами в вертикальной плоскости. Нижние челюсти, по крайней мере у современных видов, с неразвитой galea. Нижняя губа без перепончатой лигулы. Переднегрудь редко с заметными параноталиями, обычно лишь с уплощенным острым краем или вообще округленная с боков. Передние тазики соприкасающиеся, переднегрудка между их основаниями с коротким широким треугольным выступом назад, не достигающим до их середины. Среднегрудка с отчетливыми продольным и поперечным швами, ее постэпистерны довольно большие. Впадины средних тазиков разделены очень узким промежутком, тазики соприкасаются над ним. Заднегрудка с отчетливыми продольным и поперечным швами. Брюшко плоское или выпуклое, тогда его стерниты налегают друг на друга черепицеобразно. Членики лапок вытянутые, почти не расширены дистально, не вырезаны на вершине. Надкрылье с восемью — десятью рядами ячеек на диске и одним-двумя рядами на эпиплевре. Основные жилки надкрылья хорошо отличаются от промежуточных, все жилки свободно выходят на край надкрылья, или две задние соединяются перед вершиной, или три задние впадают в переднюю, обходящую наружный край надкрылья; у рода *Eurydictyon* две передние жилки соединяются перед вершиной надкрылья. Крылья с RS, отходящей проксимальнее поперечной gm близ середины крыла. A<sub>1</sub> простая или двуветвистая.

Состав. Три трибы, одна из которых, *Lithocupedini*, найдена только в нижнем триасе Средней Азии, вторая, *Notocupedini*, в мезозое Азии, третья, *Ommatini*, появляется в нижней юре Азии и доживает доныне, ее современные представители обитают в Австралии и Южной Америке.

Замечание. Шарп и Мур (Sharp, Muir, 1912), изучив гениталии самца *Omta*, предложили выделить этот род в особое семейство из семейства Cupedidae. Кроусон (Crowson, 1962) соединил *Omta* с родом *Tetraphalerus* и понизил ранг объединяющего их таксона до подсемейства в семействе Cupedidae. Эти два рода были объединены по присутствию у них коротких антенн, соприкасающихся передних тазиков и плоских стернитов брюшка и отнесены к различным трибам, соответственно *Ommatini* и *Tetraphalerini*. Пономаренко (1966b) описал трибу *Notocupedini* для нескольких вымерших мезозойских родов, которая была отнесена к подсемейству Ommatinae из-за соприкасающихся передних тазиков и коротких антенн. Эти жуки обладали выпуклым брюшком с черепицеобразными стернитами и щетинковидными антеннами. Различия между ними и остальными Ommatinae гораздо больше, чем между *Omta* и *Tetraphalerus*, что заставляет объединить эти два рода в одной трибе. Ниже описывается новая триба для одного рода из нижнего триаса Средней Азии, занимающего до известной степени промежуточное положение между двумя трибами, описанными ранее.

Название Ommatidae изменено на Ommatinae, так как родительный падеж от *omta* будет *ommatis*.

Сравнение. От других подсемейств подсемейство Ommatinae отличается соприкасающимися передними тазиками.

Таблица для определения триб подсемейства Ommatinae

1. Голова сверху с продольными киями над глазами, антенны щетинковидные . . . . . Notocupedini  
— Голова сверху гладкая или с поперечными киями, антенны четковидные или нитевидные . . . . . Ommatini
2. Стерниты брюшка плоские, не налегают друг на друга черепицеобразно, на надкрыльях R обходит наружный край и в нее впадают все остальные . . . . . Ommatini  
— Стерниты брюшка черепицеобразные, на надкрыльях все жилки свободно выходят на край . . . . . Lithocupedini

Триба Lithocupedini Ponomarenko, trib. nov.

О п и с а н и е. Голова не длиннее своей ширины, ее верхняя сторона со слабо развитыми буграми у основания антенн и на затылке у заднего края глаз. Антенны достигают основания переднегрудки, нитевидные. Гулярные швы широко расставленные, шов между гулярной пластинкой и субментумом отчетливый. Переднегрудь поперечная, с острым боковым краем и узкими, маловытянутыми вперед параноталиями, диск передне-спинки почти гладкий. Плевральные швы сливаются на самом переднем крае переднегрудки. Передние тазики и их трохантины крупные, поперечные. Стерниты брюшка черепицеобразные, их задняя часть приподнята над передней. Надкрылье с десятью рядами ячеек, основные жилки мало отличаются от промежуточных, все жилки свободно выходят на край надкрылья.

С о с т а в. Единственный род в нижнем триасе Средней Азии.

С р а в н е н и е. От трибы Notocupedini отличается отсутствием продольных килей над глазами и нитевидными антеннами, от трибы Ommatini — черепицеобразными стернитами брюшка и свободными жилками надкрылья.

Р о д *Lithocupes* Ponomarenko, 1966

*Lithocupes*: Пономаренко, 1966, стр. 65

Типовой вид — *L. incertus* Ponomarenko, 1966; нижний триас?; Средняя Азия, южная часть урочища Мадыген близ Джайляучо.

О п и с а н и е. Довольно крупные жуки. Голова равной длины и ширины, виски очень короткие, щеки примерно равны диаметру глаза, глаза довольно крупные, выпуклые. Первый членик антенн вздутый, второй равной длины и ширины, третий самый длинный, остальные примерно равные. Диск передне-спинки мало приподнят над параноталиями, не несет ясно выраженных бугров. Проплевра замтно расширена назад. Передний край среднегрудки с двойной вырезкой, ее продольный шов лучше заметен между постэпистернами, поперечный в середине среднегрудки много явственнее, чем на боках. Заднегрудка с отчетливыми швами. Задние тазики назад с выступом и вырезкой между ним и медиальным концом тазика. Задний край стернитов брюшка слабо приподнят над передним, последний стернит менее чем вдвое длиннее предпоследнего.

В и д о в о й с о с т а в. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

З а м е ч а н и я. В оригинальном описании рода *Lithocupes* (Пономаренко, 1966) было ошибочно указано, что задние жилки надкрылья сливаются перед вершиной. После дополнительной препарировки оказалось, что они свободно выходят на край надкрылья. Все три вида рода описаны по отдельным, неполно сохранившимся экземплярам, поэтому объединяющий их род может оказаться сборным. Кроме того, возможно, что возраст отложений, где найден *L. incertus*, определен неверно и в действительности является раннеюрским.

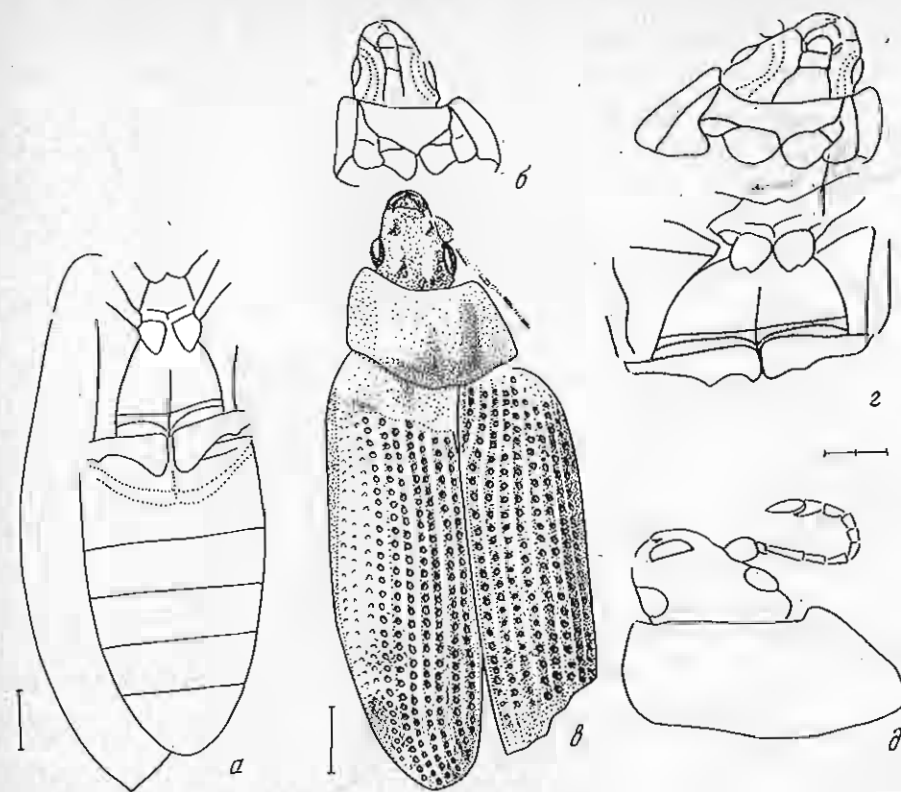


Рис. 47. Представители рода *Lithocupes* Ponomarenko

a — *L. incertus* Ponomarenko, голотип, нижний триас?; Средняя Азия, южная часть урочища Мадыген близ Джайляучо; б, в — *L. punctatus* sp. nov., голотип, ПИН № 2240/326; г, д — *L. gigas* sp. nov., голотип, ГИН 2555/1668, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Таблица для определения видов рода *Lithocupes*

1. Продольный шов ореднегрудки явственный почти до ее переднего края, постэпистерны среднегрудки почти вдвое короче преэпистерн. Длина жука 11 мм . . . . . *L. punctatus* sp. nov.
- Продольный шов среднегрудки явственный только между постэпистернами, преэпистерны и постэпистерны почти равной длины . . . . . 2
2. Средние тазики конические, выступ на заднем крае задних тазиков сдвинут к самому боковому краю. Длина надкрылья 9,5 мм (рис. 47, а) . . . . . *L. incertus* Ponomarenko, 1966
- Средние тазики с вырезкой на вершине, выступ на задней стороне заднего тазика расположен медиальнее его середины. Длина жука около 22 мм . . . . . *L. gigas* sp. nov.

*Lithocupes punctatus* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3; рис. 47, б, в

Г о л о т и п — ПИН № 2240/326, отпечаток жука с плохо сохранившимися антеннами, ногами и без брюшка; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

О п и с а н и е. Голова заметно сужена вперед, бугры над основанием антенн и над глазами отчетливые, темя бугровидно приподнято. Членики антенн вытянутые, цилиндрические. Переднегрудь вдвое короче ширины, вперед сужена, ее передний край слабо вырезан. Переднегрудка сильно сужена назад, почти треугольная. Среднегрудка довольно длинная, ее продольный шов виден почти до переднего края, поперечный делит сред-

негрудку почти пополам. Средние тазики конические. Надкрылье с округлыми ячейками, жилки толстые, почти такой же ширины, как и ячейки. Длина жука 11 мм, ширина 3,5, длина надкрылья 8,5 мм.

Сравнение. Отличается от других видов полным продольным швом и почти равными преэпистернами и постэпистернами среднегрудки. Материал. Голотип.

*Lithocupes gigas* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1, 2; рис. 47, а, б

Голотип — ПИН № 2555/1668, отпечаток жука без средних и задних ног и брюшка; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно сужена вперед, бугры ее верхней поверхности неотчетливые, темя валикообразно приподнято. Первый членик антенн более чем вдвое толще остальных, второй равной длины и толщины, третий длиннее первого и второго вместе, четвертый вдвое короче третьего, пятый и девятый — одиннадцатый в длину примерно равны четвертому. Шестой — восьмой членики антенн на отпечатке голо- типа заметно короче их, но, возможно, это только результат посмертного растяжения вмещающей породы, и в действительности все дистальные членики антенн равные. Переднегрудь вдвое короче ширины, сужена вперед. Переднегрудка сильно поперечная, сужена назад, стерно-плев- ральный шов сильно выгнут медиально. Среднегрудка вдвое короче зад- негрудки, ее продольный шов отчетливый только между постэпистерна- ми, постэпистерны едва короче преэпистерн. Средние тазики округлые, вырезаны на вершине. Заднегрудка на переднем крае вдвое уже, чем на заднем. Продольный заднегрудной шов малоотчетливый. Задние тазики мало укорочены латерально, их задний край с вырезкой в медиальной трети таза, дистальнее с выступом. Ячей надкрылий округлые; жилки, во всяком случае поперечные, уже их. Длина сохранившейся части жука 14 мм, полная его длина около 22 мм.

Сравнение. Отличается очень большими размерами; средними та- зиками, вырезанными на вершине, и короткой вырезкой на заднем крае заднего таза.

Материал. Голотип.

#### Триба Notocupedini Ponomarenko, 1966

Notocupedini: Пономаренко, 1966б, стр. 60

Описание. Голова длиннее своей ширины, сверху с продольными килями над глазами и вдавленным «эпикраниальным швом», снизу с бороздами для вкладывания антенн. Глаза выпуклые, антенны прикреп- лены на щеках, щетинковидные; членики их всегда заметно уменьшают- ся к вершине антенны. Гулярные швы широко расставленные, шов между гулярной пластинкой и субментумом отчетливый. Переднегрудь уплощен- ная, с сильно вытянутыми вперед, заостренными спереди параноталиями. Плевральные швы выходят на передний край переднегрудки или слива- ются перед ним. Передние тазики округлые. Стерниты брюшка черепи- цеобразные, их задняя часть приподнята над передней. Основные жилки надкрылий хорошо отличаются от промежуточных.

Сравнение. От других триб отличается щетинковидными антенна- ми и продольными килями над глазами.

Замечания. Триба была предложена (Пономаренко, 1966б) для одного рода из юры Каратау и нижнего мела? Забайкалья и двух родов из нижнего триаса Средней Азии (Джайляучо). Ниже нами описывают- ся четвертый род трибы из нижней юры Южной Ферганы (Кызыл-Кия) и многочисленные виды рода *Notocupes* из мезозойских отложений Сред- ней Азии и Казахстана.

#### Таблица для определения родов трибы Notocupedini

- |                                                                                 |                     |
|---------------------------------------------------------------------------------|---------------------|
| 1. Все жилки надкрылья выходят на его шовный край                               | <i>Notocupoides</i> |
| — Некоторые жилки надкрылий соединяются перед вершиной                          | 2                   |
| 2. Почти все радиальное поле с одним рядом ячеек, ячеек надкрылья очень крупные | <i>Eurydictyon</i>  |
| — Все поля надкрылий с двумя рядами ячеек, ячеек надкрылий менее крупные        | 3                   |
| 3. Второй и третий членики антенн равные                                        | <i>Notocupes</i>    |
| — Второй членик антенн заметно короче третьего                                  | <i>Rhabdocupes</i>  |

#### Род Notocupoides Ponomarenko, 1966

*Notocupoides*: Пономаренко, 1966б, стр. 63

Типовой вид — *N. triassicus* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Довольно мелкие жуки. Голова длиннее ширины, сла- бо сужена вперед. «Эпикраниальный шов» отчетливый, на лбу двуветви- стый, проходит в хорошо заметном углублении, кили над глазами сла- бые, затылок с двумя плоскими буграми. Глаза не короче щек и висков. Антенны едва заходят за вершину переднегрудки, их первые четыре чле- ника крупнее остальных, которые равномерно уменьшаются к вершине антенны. Второй — четвертый членики почти равные. Субментум немно- го короче гулярной пластинки. Переднегрудь заметно короче ширины, в длину равна голове. Диск переднеспинки с невысоким бугром, разде- ленным продольными и поперечными вдавлениями. Плевры переднегру- ди треугольные, плевральные швы сливаются перед ее передним краем. Средне- и заднегрудка с отчетливыми швами, их постэпистерны довол- но длинные. Заднегрудка сильно сужена вперед. Средние тазики кониче- ские, вытянуты назад. Стерниты брюшка слабо приподняты на заднем крае. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске. Основные жилки хо- рошо отличаются от промежуточных, все свободно выходят на край над- крылья. Эпиплевра широкая, с рядом крупных ячеек. На крыльях RS от- ходит от R дистальнее середины крыла, между CuA и CuP не менее двух поперечных, A<sub>1</sub> двуветвистая.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Отличается свободными жилками надкрылья.

#### Таблица для определения видов рода Notocupoides

- |                                                                                                                                                                      |                                       |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|
| 1. Затылок обрублен, бугры на нем заметно торчат, бугор на переднеспинке лишь со орединным продольным вдавлением. Длина жука 5—6 мм (табл. V, фиг. 8; рис. 48, а, б) | <i>N. fasciatus</i> Ponomarenko, 1966 |
| — Затылочные бугры назад плавно сходят на нет, бугор на переднеспинке с тремя продольными вдавлениями                                                                | 2                                     |
| 2. Передние ветви «эпикраниального шва» образуют прямой угол, бугор на передне- спинке сильно поперечный. Длина жука 8—9 мм                                          | <i>N. capitatus</i> Ponomarenko, 1966 |
| — Передние ветви «эпикраниального шва» образуют тупой угол, бугор на передне- спинке округлый. Длина жука 7—8 мм (табл. V, фиг. 4, 5; рис. 48, а, б)                 | <i>N. capitatus</i> Ponomarenko, 1966 |

#### Род Rhabdocupes Ponomarenko, 1966

*Rhabdocupes*: Пономаренко, 1966б, стр. 60—61

Типовой вид — *Rh. longus* Ponomarenko, 1966; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно крупные, реже мелкие. Голова сверху с глубоким вдавлением, в котором проходит «эпикраниальный шов». Теменные кили с острыми бугорками над глазами и у основания антенн.

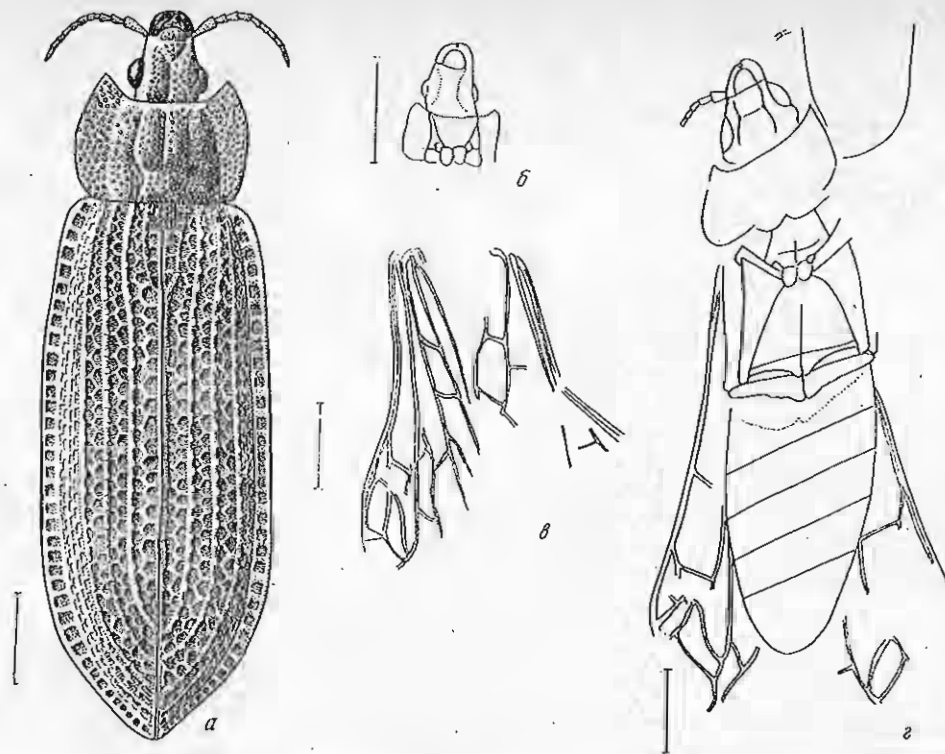


Рис. 48. Представители рода *Notocupoides* Ponomarenko  
 а — *N. trassicus* Ponomarenko, реконструкция, б — г — *N. fasciatus* Ponomarenko; б — ПИН № 2555/1674, голова и переднегрудь снизу; в — ПИН № 2240/122, крылья, г — ПИН № 2240/67, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

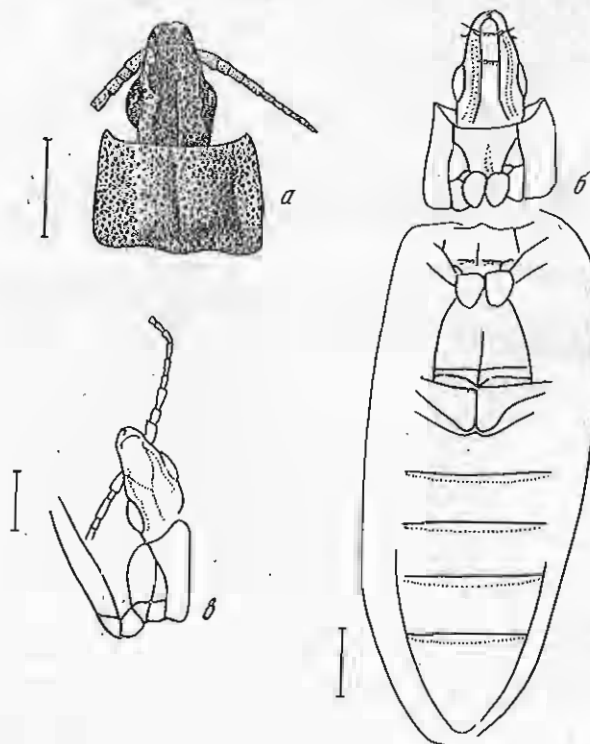


Рис. 49. Представители рода *Rhabdocupes* Ponomarenko

а, б — *Rh. longus* Ponomarenko, голотип; в — *Rh. baculatus* sp. nov., голотип ПИН № 2555/1686, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Субментум короче гулярной пластинки. Глаза большие, не короче щек и висков. Затылок с парой тупых бугров. Антенны едва заходят за вершину переднегрудки. Первый членик антенны длиннее остальных, второй самый короткий, третий и четвертый почти равные, примерно вдвое длиннее второго. Переднегрудь короче своей ширины, плевральные швы сливаются перед ее передним краем. Среднегрудка перед средними тазиками со слабым поперечным вдавлением вдоль поперечного грудного шва. Средние тазики конические. Задние тазики треугольные, заходят за середину первого стернита брюшка. Заднегрудка с отчетливыми продольными и поперечными швами, немного короче ширины на заднем крае, ее передний край почти в два раза уже заднего. Стерниты брюшка слабо приподняты на заднем крае. Первый и последний стерниты вдвое длиннее остальных. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске, в ряду не менее 30 ячеек. Основные жилки заметно отличаются от промежуточных, две задние сливаются перед вершиной надкрылья. Эпиплевра неширокая, с рядом ячеек. Все тело покрыто крупными бугорками, на последних стернитах брюшка бугорки вытянуты вдоль.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии.

Сравнение. Отличается от всех родов трибы тем, что третий членик антенны вдвое длиннее второго.

#### Таблица для определения видов рода *Rhabdocupes*

1. «Эпикраниальный шов» раздваивается у переднего края глаз, его ветви образуют тупой угол, четвертый членик антенны длиннее третьего. Длина жука 10—12 мм (табл. V, фиг. 7; рис. 49, а, б) *Rh. longus* Ponomarenko, 1966
- «Эпикраниальный шов» разветвляется на уровне середины глаз, его ветви образуют прямой угол, четвертый членик антенны короче третьего 2
2. В ряду вдоль надкрылья около 30 ячеек. Длина жука 6—8 мм *Rh. minor* Ponomarenko, 1966
- В ряду вдоль надкрылья более 40 ячеек. Длина жука 15—16 мм *Rh. baculatus* sp. nov.

#### *Rhabdocupes baculatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. V, фиг. 8; рис. 49, в

Голотип — ПИН № 2555/1666, отпечаток почти полного жука, искаженный продольным растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Тело вытянутое, палочковидное. Голова немного короче переднегрудки, вперед не сужена. «Эпикраниальный шов» разветвляется на уровне середины глаз, его ветви образуют прямой угол. Кили над глазами и бугорки невысокие. Первый членик антенны толще остальных, второй почти равной длины и ширины, третий едва короче первого, четвертый заметно, пятый в полтора раза короче третьего. Ячейки надкрылий относительно очень мелкие, не шире жилок, в ряду более 40 ячеек. Длина жука 15—16 мм.

Сравнение. Отличается от других видов строением надкрылий с очень мелкими и многочисленными ячейками.

Материал. Голотип и экз. № 1225/534 из того же местонахождения.

#### Род *Notocupes* Ponomarenko, 1964

*Notocupes*: Пonomarenko, 1964, стр. 61; 1966а, стр. 141—142; 1968, стр. 120

Типовой вид — *N. picturatus* Ponomarenko, 1964; верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Жуки средней величины, редко крупные, или мелкие. Голова обычно хотя бы частично втянута под переднеспинку, длиннее

<sup>1</sup> Видовое название от *baculatus* (лат.) — палочковидный.

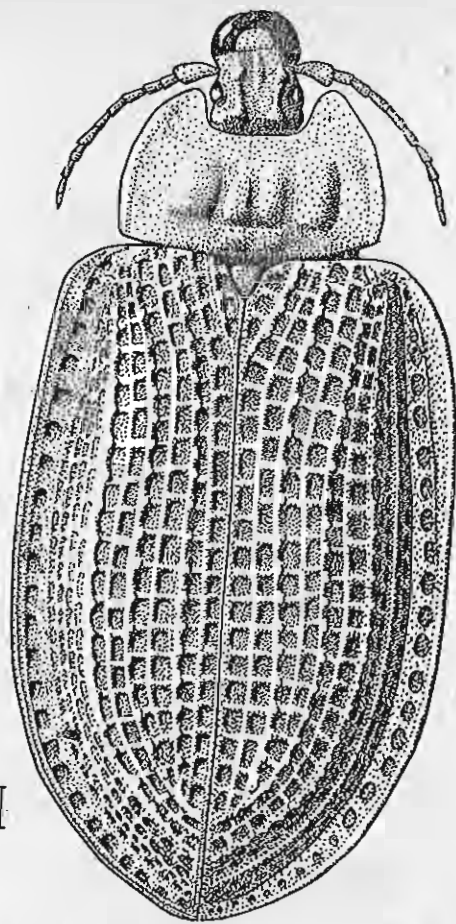


Рис. 50. *Notocupes nigrimonticola* Popomarenko, реконструкция

ширины, редко перед глазами вытянута в небольшой хоботок. Верхняя поверхность головы с высокими киями и шиповидными бугорками над основаниями антенн и глазами. Затылок резко обрублен или покатый. Гулярная пластинка вытянутая. Антенны довольно длинные, могут достигать основания переднегруди, их первый членик гораздо крупнее остальных, три-четыре следующих почти равной длины и ширины, остальные уменьшаются к вершине антенны. Глаза небольшие, выпуклые, боковые, редко едва сдвинуты на верхнюю поверхность головы. Переднеспинка с сильно оттянутыми вперед передними углами, редко прямоугольная. Плевральные швы свободные, плевра заметно сужена вперед. Переднегрудь с ямками для вкладывания ног. Продольный шов среднегрудки отчетливый, поперечный часто прерван посередине. Заднегрудка не длиннее своей ширины на заднем крае, обычно много короче ее; возможно, формы с очень короткой заднегрудкой были бескрылыми. На переднем крае заднегрудки позади средних тазиков часто видно вдавление в виде фигурной скобки. Швы заднегрудки отчетливые, поперечный может касаться шва между заднегрудкой и трохантингом у середины трохан-

тина или сливаться с этим швом дистальнее. Стерниты брюшка сильно приподняты назад и налегают на передние края последующих. Последний стернит брюшка в два — четыре раза длиннее предпоследнего. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске и одним полным или укороченным рядом на эпиплевре. Две задние жилки надкрылья соединяются перед его вершиной, дистальнее слияния обычно не более 6 ячеек. Бугорки на выпуклых частях стернитов брюшка сливаются в поперечные морщинки. Надкрылья часто с рисунком из поперечных темных полос.

Видовой состав. Самый крупный вымерший род семейства. Из 19 видов 3 найдены в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо), 7 — в нижней юре Средней Азии и Восточного Казахстана (Иссык-Куль, Шураб и Кетмень), 5 — в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау), 3 — в нижнем мелу Забайкалья (Байса) и 1 вид — в верхнем мелу Южного Казахстана (Кзыл-Джар). Кроме того, в этих же отложениях и в верхнемеловых отложениях на р. Буре в Приамурье найдены изолированные надкрылья, принадлежащие жукам этого рода, по размерам и другим признакам не относящимся ни к одному из указанных выше видов. Вместе с этими видами, которые не могут быть удовлетворительно описаны, число видов достигает 23.

Сравнение. От рода *Notocupoides* Popomarenko отличается слиянием задних основных жилок надкрылья, от рода *Rhabdocupes* Popoma-

renko — равными вторым и третьим члениками антенн, от рода *Eurydictyon* gen. nov. — двумя рядами ячеек во всех полях.

Замечание. Многие виды рода описываются по неполным остаткам и в действительности могут оказаться представителями особых родов.

#### Таблица для определения видов рода *Notocupes*

1. Последний стернит брюшка не менее чем втрое длиннее предпоследнего, длина жука больше 10 мм . . . . . 2
- Последний стернит брюшка не более чем в 2,5 раза длиннее предпоследнего, длина жука редко более 10 мм . . . . . 4
2. Переднеспинка в полтора раза короче ширины, последний стернит брюшка в три раза длиннее предпоследнего. Длина жука 14 мм (табл. VII, фиг. 3). Нижний мел?, Байса . . . . . *N. caudatus* Popomarenko, 1966
- Переднеспинка вдвое короче ширины, последний стернит брюшка более чем в 3,3 раза длиннее предпоследнего . . . . . 3
3. Первый стернит брюшка в 2,7 раза длиннее второго, последний в 3,9 раза длиннее предпоследнего. Длина жука 12 мм. Нижний мел?, Байса . . . . . *N. vittimensis* Popomarenko, 1966
- Первый стернит брюшка в 1,7 раза длиннее второго, последний в 3,3 раза длиннее предпоследнего. Длина жука 17 мм. Верхний мел, Кзыл-Джар . . . . . *N. caducus* sp. nov.
4. Последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего . . . . . 5
- Последний стернит брюшка не менее чем в 2,3 раза длиннее предпоследнего . . . . . 11
5. Ширина основания предпоследнего стернита брюшка больше длины четырех верхних стернитов. Длина надкрылья 6 мм. Нижняя юра, Шураб и Кызыл-Кия . . . . . *N. crassus* sp. nov.
- Ширина основания предпоследнего стернита брюшка не длиннее трех верхних стернитов . . . . . 6
6. Последний стернит брюшка не короче своей ширины на основании, поперечный заднегрудной шов слит сбоку с трохантинальным. Длина надкрылья 7,5—8,0 мм. Нижняя юра, Кетмень . . . . . *N. oxypterus* sp. nov.
- Последний стернит значительно короче своей ширины на основании или поперечный заднегрудной и трохантинальный швы раздельные . . . . . 9
7. Переднеспинка сужена вперед, спереди вырезана, ее передние углы острые, приближенные к голове . . . . . 8
- Переднеспинка прямоугольная . . . . . 9
8. Голова более чем в полтора раза длиннее своей ширины. Длина жука 7 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *N. lapidarius* Popomarenko, 1968
- Голова равной длины и ширины. Длина жука 9,0—9,5 мм. Верхняя юра, Каратау . . . . . *N. pulcher* Popomarenko, 1968
9. Ячей надкрылий крупные, в ряду не более 23 ячеек. Длина жука 10,5—14 мм. Нижний триас, Джайляучо . . . . . *N. laticella* sp. nov.
- Ячей надкрылий более мелкие, в ряду не менее 25 ячеек . . . . . 10
10. Голова почти не сужена вперед, щеки заметно короче глаз, затылок резко обрублен. Длина жука 7—9 мм. Нижний триас, Джайляучо . . . . . *N. tenuis* sp. nov.
- Голова заметно сужена вперед, щеки в длину равны глазам, затылок пологий. Длина жука 10,7—11 мм. Нижний триас, Джайляучо . . . . . *N. rostratus* sp. nov.
11. Последний стернит брюшка в 2,8 раза длиннее предпоследнего. Длина надкрылья 8 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *N. cellulosus* sp. nov.
- Последний стернит брюшка не более чем в 2,5 раза длиннее предпоследнего . . . . . 12
12. Заднегрудка не короче своей ширины на заднем крае. Длина надкрылья 5,5 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *N. issykkulensis* sp. nov.
- Заднегрудка более чем в полтора раза короче своей ширины на заднем крае . . . . . 13
13. Передний край последних четырех стернитов брюшка с резким узким и глубоким вдавлением . . . . . 14
- Передняя половина трех средних стернитов брюшка со слабым широким вдавлением . . . . . 15
14. Границы трех последних стернитов брюшка выгнуты вперед, скобообразное вдавление на заднегрудке резкое. Длина надкрылья 4,6 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *N. latus* sp. nov.
- Граница стернитов брюшка прямая, скобообразное вдавление на заднегрудке слабое. Длина жука 5 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *N. picturatus* Popomarenko, 1966
15. Последний стернит в 2,5 раза длиннее предпоследнего, длина жука не более 10 мм . . . . . 16

- Последний стернит брюшка самое большее в 2,4 раза длиннее предпоследнего, длина жука не менее 12 мм . . . . . 18
16. Длина заднегрудки не менее чем в 1,7 раза меньше ее ширины на заднем крае . . . . . 17
- Длина заднегрудки не более чем в 1,3 раза меньше ее ширины на заднем крае. Длина жука 8,5—9 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *N. kirghizicus* sp. nov.
17. Бугорки на выпуклых частях стернитов брюшка много мельче и туше, чем на вогнутых, образуют поперечные морщинки. Длина жука 10 мм (табл. VII, фиг. 6). Нижний мел?, Байса . . . . . *N. excellens* Ponomarenko, 1966
- Бугорки на стернитах брюшка гомоморфные. Длина надкрылья 5,5 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *N. sogutensis* sp. nov.
18. Затылок покатый, голова заметно сужена от глаз к основанию мандибул. Длина жука 12—13 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *N. reticulatus* Ponomarenko, 1968
- Затылок резко обрублен, голова впереди глаз не сужена. Длина жука 22 мм. Верхняя? юра, Каратау (табл. VII, фиг. 5; рис. 50) . . . . . *N. nigrimonticola* Ponomarenko, 1968.

*Notocupes laticella* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. VI, фиг. 1; рис. 51, а

Голотип — ПИН № 2555/1663, почти полный отпечаток жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно длиннее своей ширины; щеки и виски короче глаз; затылок резко обрублен, теменные кили высокие. Глаза выпуклые. Антенны заходят за основание переднегрудки. Их первый членник вдвое длиннее и толще второго, второй — пятый почти равные, едва расширены дистально, остальные немного уменьшаются к вершине антенны. Переднеспинка поперечная, вперед почти не суженная, так что ее передние углы далеко отстоят от головы. Передний край переднеспинки не вырезан. Проплевра едва сужена вперед. Передние тазики довольно крупные, лишь немного короче переднегрудки перед ними. Среднегрудка едва длиннее средних тазиков. Заднегрудка поперечная, ее поперечный шов отчетливый, продольный, малозаметный. Стерниты брюшка с узким нерезким вдавлением вдоль переднего края, первый и последний стерниты вдвое длиннее остальных. Ячей надкрылий крупные, почти квадратные, более чем вдвое шире жилок, в ряду не более 23 ячеей. Длина жука 10,5—14 мм, ширина 4, длина надкрылья 9—10 мм.

Сравнение. Отличается от всех видов с почти прямоугольной переднеспинкой крупными и немногочисленными ячейками надкрылий. По строению надкрылий, верха головы и антенн похож на *N. nigrimonticola* Ponomarenko, но отличается от него более коротким последним стернитом брюшка и невырезанной впереди переднеспинкой.

Материал. Кроме голотипа отпечатки жуков без антенн и большей части ног (экз. № 2240/6, 71, 74, 1255/1662).

*Notocupes rostratus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. IV, фиг. 2; рис. 51, б—г

Голотип — ПИН № 2555/1664, отпечаток почти полного жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова гораздо длиннее своей ширины, вперед почти не сужена, глаза выпуклые, щеки в длину равны глазам, виски вдвое короче их, шеевидная перетяжка явственная. Антенны доходят до основания переднегрудки, их первый членник крупнее остальных, второй — пятый почти равной длины, слегка расширены дистально, остальные членники уменьшаются к вершине антенны. Кили над глазами невысокие, затылочный бугор довольно плоский, затылок пологий. Переднеспинка по-

<sup>1</sup> Название вида от *latus* (лат.) — широкий и *cella* (лат.) — ячейка.

<sup>2</sup> Название вида от *rostratus* (лат.) — имеющий птичий клюв.

перечная, вперед почти не сужена, ее передний край не вырезан, передние углы прямые. Диск переднеспинки с суживающимся вперед бугром, разделенным в задней трети поперечным вдавлением, передняя часть бугра с продольной бороздкой, задняя с двумя округлыми блюдцеобразными вдавлениями. Проплевра почти не сужена вперед, переднегрудка перед передними тазиками длиннее их, передние тазики довольно крупные. Среднегрудка длиннее средних тазиков, поперечный шов на ней прерван посередине. Заднегрудка в длину равна ширине на заднем крае, ее продольный и поперечный швы отчетливые. Брюшко сужено с начала четвертого стернита, последний стернит вдвое длиннее предпоследнего, приподнятая часть стернитов вдвое длиннее вдавленной. Ячей надкрылий округлые, некрупные, в ряду около 30 ячеей. Длина жука 10,7—11 мм, ширина 3, длина надкрылья 7,5—8 мм.

Сравнение. По почти не суженной вперед переднеспинке с прямым передним краем похож на другие нижнетриасовые виды — *N. laticella* sp. nov. и *N. tenuis* sp. nov., отличается от них более длинной головой с длинными щеками и покатым затылком.

Материал. Голотип и почти полный отпечаток жука экз. № 2240/66 из того же местонахождения.

*Notocupes tenuis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. IV, фиг. 3; рис. 51, д—е

Голотип — ПИН № 2240/37, отпечаток почти полного жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно длиннее ширины, вперед почти не сужена, щеки короче диаметра глаза, виски очень короткие, затылок резко обрублен. Шеевидная перетяжка слабая. Антенны доходят до основания переднегрудки, их первый членник вдвое толще и в полтора раза длиннее второго, второй — четвертый почти равные, едва расширены дистально, остальные равномерно уменьшаются к вершине антенны. Переднегрудка поперечная, несильно, но заметно сужена вперед; ее передний край не вырезан. Диск переднеспинки с расширенным вперед трапециевидным возвышением, разделенным посередине продольным вдавлением. Проплекры заметно сужены вперед. Передние тазики большие, переднегрудка перед ними длиннее их. Среднегрудка едва длиннее средних тазиков, ее поперечный шов отчетливый. Заднегрудка в длину почти равна ширине на заднем крае, вперед слабо сужена. Брюшко сужено начиная с основания второго членника, последний стернит вдвое длиннее предпоследнего, вдавленная часть стернитов занимает менее четверти их длины. Ячей надкрылий мелкие, в ряду около 30 ячеей. Длина жука 7—9 мм, ширина 3, длина надкрылья 5—7 мм.

Сравнение. По не вырезанной спереди переднеспинке и форме головы похож на *N. laticella* sp. nov., но отличается от него более мелкими и многочисленными ячейками надкрылий.

Материал. Кроме голотипа в том же местонахождении найдены еще остатки семи жуков — экз. № 2555/1683, 1685 и 2240/21, 26, 30, 118, 327.

*Notocupes oxypygus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. VII, фиг. 1, 2; рис. 52, а

Голотип — ПИН № 1240/616, отпечаток жука без головы, переднеспинки и большей части ног; Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра.

<sup>1</sup> Название вида от *tenuis* (лат.) — узкий.

<sup>2</sup> Название вида от *oxys* (греч.) — острый и *pyge* (греч.) — зад.

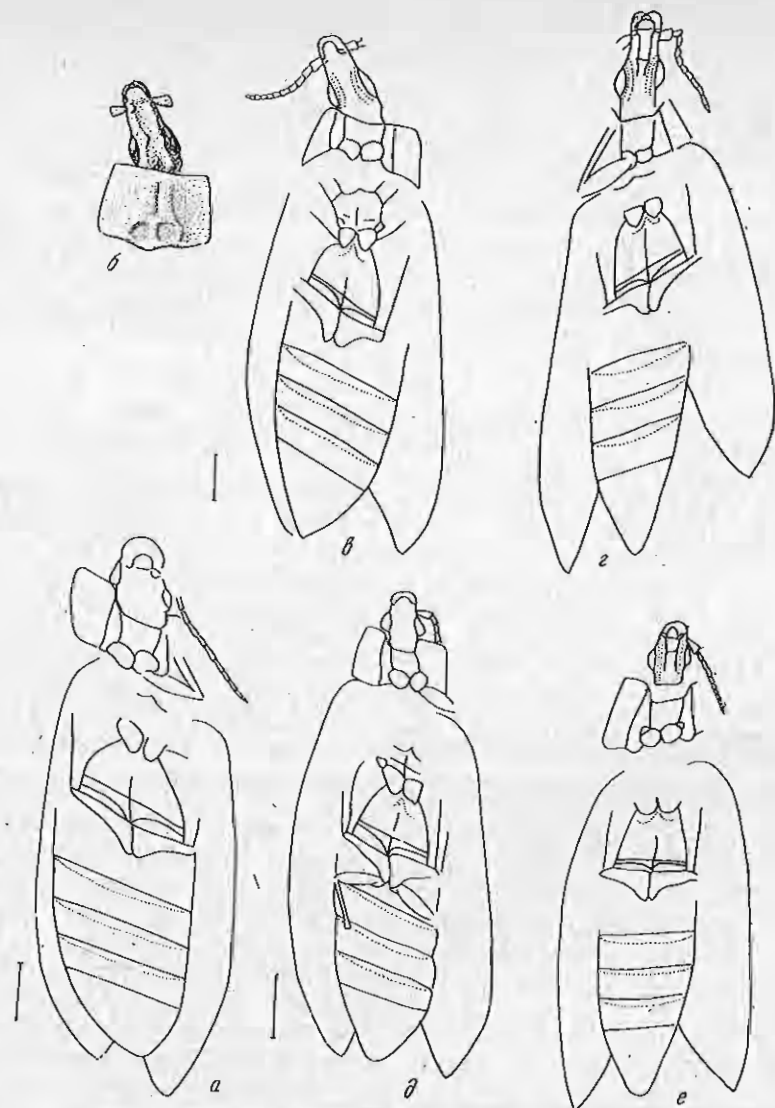


Рис. 51. Представители рода *Notocupes* Ponomarenko

a — *N. laticella* sp. nov., голотип, ПИН № 2555/1663, б — *N. rostratus* sp. nov.: б, в — № 2440/66, г — голотип, ПИН № 2555/1683, д, е — *N. tenuis* sp. nov.: д — ПИН № 2240/37, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

**Описание.** Среднегрудка более чем вдвое короче заднегрудки, поперечный шов делит ее почти пополам, прерван посередине. Заднегрудка в 1,3 раза короче своей ширины, на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего, поперечный и трохантинный швы слиты дистальнее середины трохантина. Задние тазики короткие, не доходят до середины первого стернита брюшка. Задняя половина стернитов брюшка невысоко, но резко приподнята над их основанием. Вершина брюшка острая, последний стернит треугольный. Отношение длин стернитов брюшка 1,3:1:1:1:2. Ячей надкрылий крупные, овальные. Задние основные жилки сливаются задолго до вершины, за местом их слияния не менее 9 ячеей. Ряд ячеей на эпиплевре доходит до ее вершины. Длина надкрылья 7,5—8 мм, полная длина жука около 10 мм.

**Сравнение.** Отличается от всех видов наиболее проксимальным соединением задних жилок надкрылья. Кроме этого, от всех видов, имеющих такой же короткий последний стернит брюшка, отличается слиянием поперечного заднегрудного и трохантинного швов.

**Материал.** Голотип и изолированное надкрылье экз. № 1361/128 из того же местонахождения.

*Notocupes kirghizicus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. IV, фиг. 4, 5; рис. 52, б

**Голотип** — ПИН № 371/807, отпечаток жука с плохо сохранившимися ногами и антеннами; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

**Описание.** Голова в полтора раза длиннее своей ширины, щеки и виски примерно равны длине глаз, затылок покатый, шеевидная перетяжка слабая, кили на темени невысокие. Глаза выпуклые, едва сдвинуты на спинную сторону головы. Антенны, по-видимому, не достигали основания переднегрудки. Переднеспинка в полтора раза короче ширины, в передней четверти сужена; ее передний край вырезан; задние углы слегка оттянуты в стороны и назад. Диск переднеспинки с продольной бороздкой спереди и широким плоским поперечным вдавлением сзади. Среднегрудка много короче заднегрудки, средние тазики конические. Поперечный шов делит среднегрудку почти пополам. Заднегрудка в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Поперечный заднегрудной и трохантинный швы сбоку сближены, но не слиты. Брюшко сужено с начала третьего стернита, вершина брюшка округлая. Задняя половина стернитов брюшка довольно резко приподнята над передней. Отношение длин стернитов брюшка 2:1:1:1:2,5. Ячей надкрылья овальные, эпиплевра без ячеей. В ряду 25 ячеей. Бугорки на выпуклых частях стернитов брюшка мельче, чем на вогнутых, но не сливаются. Длина жука 8,5—9 мм, ширина 3, длина надкрылья 6—6,5 мм.

**Сравнение.** По пропорциям стернитов брюшка похож на *N. excellens* Ponomarenko и *N. sogutensis* sp. nov., от которых отличается более длинной заднегрудкой.

**Материал.** Кроме голотипа из того же местонахождения — отпечаток жука без антенн и большей части ног, экз. № 371/1003 и изолированное надкрылье 371/845.

*Notocupes latus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. VI, фиг. 8; рис. 52, в

**Голотип** — ПИН № 371/649, отпечаток жука без головы, переднегрудки и ног; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

**Описание.** Среднегрудка заметно короче заднегрудки. Заднегрудка резко поперечная, ее длина более чем вдвое короче ширины на заднем крае, передний край вдвое уже заднего. Поперечный шов заднегрудки в латеральной половине трохантина слит с трохантинным. Постэпистерны вместе с трохантинами занимают треть расстояния между средними и задними тазиками. Основание трех задних стернитов брюшка с резким вдавлением, имеющим вид узкого ободка. Границы между стернитами изогнуты вперед. Отношение длин стернитов 2,5:1:1:1:2,5. Ячей надкрылья квадратные, в ряду 25—27 ячеей. Бугорки образуют поперечные морщинки на заднегрудке, на выпуклых частях стернитов брюшка они расположены густо, но не сливаются. Длина надкрылья 4,5 мм, полная длина жука около 6 мм.

<sup>1</sup> Название вида от Киргизии.

<sup>2</sup> Название вида от *latus* (лат.) — широкий.

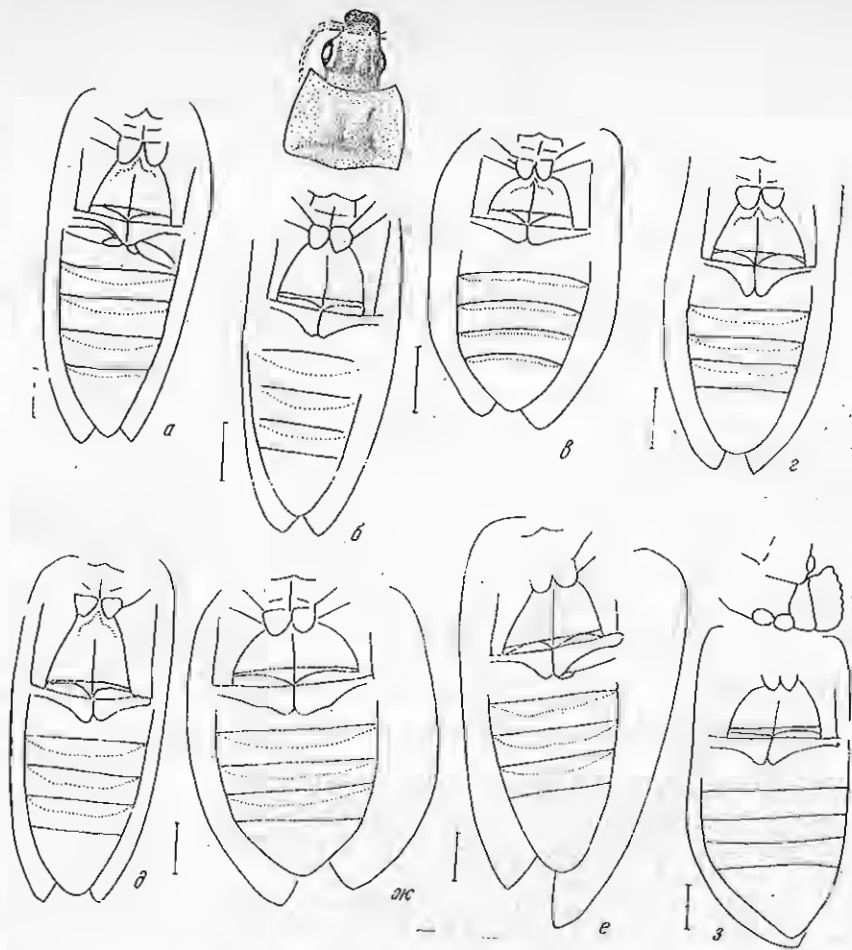


Рис. 52. Представители рода *Notocupes* Ponomarenko

а — *N. oxypterus* sp. nov., голотип, ПИН № 1240/616, нижняя юра; Восточный Казахстан, Кетмень;  
б — *N. kirghizicus* sp. nov., голотип, ПИН № 317/807, в — *N. latus* sp. nov., голотип, ПИН № 371/649,  
г — *N. issykkulensis* sp. nov., голотип, ПИН № 358/605, д — *N. sogutensis* sp. nov., голотип, ПИН № 371/751,  
е — *N. cellulosus* sp. nov., голотип, ПИН № 371/1689, нижняя юра; Средняя Азия, Исык-Куль,  
ж — *N. crassus* sp. nov., голотип, ПИН № 53/105, нижняя юра; Средняя Азия, Шураб, з — *N. cadichus* sp. nov., голотип, ПИН № 2284/7, верхний мел; Южный Казахстан, Кызыл-Джар

Сравнение. От всех видов рода резко отличается изогнутыми вперед границами стернитов брюшка и резкими узкими вдавлениями на их передних краях.

Материал. Голотип.

*Notocupes issykkulensis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. IV, фиг. 6; рис. 52, г

Голотип — ПИН № 358/605, отпечаток жука без головы, переднегрудки и ног; Средняя Азия, Исык-Куль; нижняя юра?

Описание. Среднегрудка втрое короче заднегрудки, ее поперечный шов прерван посередине. Средние тазики конические. Заднегрудка сильно сужена вперед, ее передний край в 2,5 раза уже заднего, длина равна ширине заднего края. Поперечный заднегрудной и трохантальный швы не соединяются. Брюшко сужено с основаниями третьего стернита,

<sup>1</sup> Название вида от оз. Исык-Куль.

задняя половина стернитов слабо приподнята над передней. Соотношение длин стернитов брюшка 2:1:1:1:2,5. Ячей надкрылья мелкие, квадратные, в ряду около 30 ячеек. Бугорки на стернитах брюшка гомономные. Длина надкрылья 5,5 мм, полная длина жука около 8 мм.

Сравнение. От других видов, имеющих то же соотношение стернитов брюшка, отличается более длинной заднегрудкой.

Материал. Голотип.

*Notocupes sogutensis* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Табл. IV, фиг. 9; рис. 52, д

Голотип — ПИН № 371/751, отпечаток жука без головы, переднегрудки и ног; Средняя Азия; Исык-Куль, нижняя юра?

Описание. Среднегрудка заметно короче заднегрудки, ее поперечный шов посередине прерван. Заднегрудка почти вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Поперечный заднегрудной и трохантальный швы касаются друг друга близ середины трохантина. Брюшко сужено с начала третьего стернита, его вершина округлая, задняя половина трех средних стернитов приподнята над передней. Отношение длин стернитов 2:1:1:1:2,5. Ячей надкрылий квадратные, некрупные, в ряду 25—27 ячеек. Ряд ячеек на эпиплевре доходит до вершины. Бугорки на стернитах брюшка гомономные, густые. Длина надкрылья 5,5 мм, полная длина жука около 8 мм.

Сравнение. По пропорциям заднегрудки и стернитов брюшка похож на *N. excellens* Ponomarenko, но отличается от него гомономными бугорками на стернитах брюшка и округлой вершиной последнего стернита.

Материал. Голотип.

*Notocupes cellulosus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. VI, фиг. 7; рис. 52, е

Голотип — ПИН № 371—1689, отпечаток жука без головы и переднегрудки; Средняя Азия, Исык-Куль; нижняя юра?

Описание. Среднегрудка примерно вдвое короче заднегрудки. Заднегрудка в 1,7 раза короче ширины заднего края, ее передний край вдвое уже заднего. Поперечный заднегрудной шов против середины трохантина касается трохантального шва. Брюшко сужено начиная с основания третьего стернита, задняя половина трех средних стернитов едва приподнята над передней. Вершина брюшка тупая, соотношение длин его стернитов 2:1:1:1:2,8. Ячей надкрылий крупные, в ряду около 30 ячеек. Бугорки на стернитах брюшка гомономные. Длина надкрылья 8 мм, полная длина жука около 11 мм.

Сравнение. Отличается от всех видов соотношением последнего и предпоследнего стернитов брюшка.

Материал. Голотип.

*Notocupes crassus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>3</sup>

Табл. VI, фиг. 10; рис. 52, ж

Голотип — ПИН № 53/105, отпечаток жука без головы, переднегрудки и ног; Средняя Азия, Шураб-2, слой Н; нижняя юра?

Описание. Среднегрудка вдвое короче заднегрудки. Заднегрудка втрое короче своей ширины на заднем крае, ее передний край почти вдвое уже заднего. Поперечный заднегрудной и трохантальный швы

<sup>1</sup> Название вида от урочища Согуты, где расположено местонахождение Исык-Куль.

<sup>2</sup> Название вида от *cellulosus* (лат.) — ячеистый.

<sup>3</sup> Название вида от *crassus* (лат.) — толстый.

расставленные. Брюшко сужено начиная с основания третьего стернига, ширина основания предпоследнего стернита больше длины четырех вершинных. Задние половины стернитов брюшка едва приподняты над передними. Отношение длин стернитов брюшка 2:1:1:1:2. Ячей надкрылья крупные, в ряду на надкрылье 25 ячеек. Длина надкрылья 5,5—6,0 мм, полная длина жука около 8 мм.

Сравнение. От других видов с коротким последним стернитом брюшка отличается очень широким телом, короткой заднегрудкой и короткими и широкими стернитами брюшка.

Материал. Голотип и изолированные надкрылья экз. № 166/28 и 1060/14 из Кызыл-Кии.

*Notocupes caducus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. VII, фиг. 4; рис. 52, в

Голотип — ПИН № 2284/7, отпечаток жука без ног и антенн; Южный Казахстан, Кызыл-Джар; верхний мел.

Описание. Голова длиннее своей ширины. Переднеспинка почти вдвое короче ширины, в передней четверти немного сужена вперед, бока вырезаны фестонами. Диск переднеспинки с сильным поперечным прямоугольным возвышением, разделенным продольной бороздой, и с плоским вдавлением позади. Вершина брюшка округлена. Стерниты брюшка в задней половине слабо приподняты над передней. Отношение длин стернитов 1,7:1:1:1:3,3. Ячей надкрылий крупные, округлые, в ряду 25 ячеек. Бугорки на выпуклых частях стернитов брюшка заметно мельче, чем на вогнутых. Длина жука 17 мм, ширина 7, длина надкрылья 12 мм.

Сравнение. Отличается от всех видов пропорциями стернитов брюшка и фестончатыми боками переднегрудки.

Материал. Голотип.

#### Род *Eurydictyon* Ponomarenko, gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *E. conspicuum* sp. nov.; нижняя юра; Средняя Азия, Кызыл-Кия.

Описание. Жуки довольно крупные. Голова длиннее ширины, очень мало сужена вперед; глаза большие, много длиннее щек и висков. Темя с невысокими киллями, несущими острые бугорки над передними концами глаз. Антенны не достигают основания переднегрудки, их первый членик сильно вздут, третий едва длиннее второго. Переднегрудь в полтора раза короче своей ширины, сильно сужена вперед, на переднем крае вырезана. Плевральные швы сливаются перед передним краем переднегрудки. Среднегрудь едва короче заднегрудки; средние тазики конические, вытянутые назад. Заднегрудка сильно поперечная, ее швы отчетливые. Задние тазики треугольные, много короче своей ширины. Задняя половина стернитов брюшка заметно приподнята над передней, первый стернит вдвое, последний более чем вдвое длиннее остальных. Передние бедра длиннее средних, средние длиннее задних. Голени немного длиннее бедер. Надкрылье на середине диска с девятью рядами ячеек. Передняя основная жилка не отличается от промежуточных, следующая — высокая только в вершинной трети, далее низкая, две задние очень высокие, соединяются перед вершиной надкрылья. Ячей надкрылья очень крупные, вдоль шовного края только 17 ячеек, наибольшее число ячеек в ряду 21. В радиальном поле два ряда ячеек только близ основания, дистальнее — один. Эпиплева с рядом ячеек.

Видовой состав. Род монотипический.

<sup>1</sup> Название вида от *caducus* (лат.) — не оставивший наследника.

<sup>2</sup> Название рода от *euryus* (греч.) — широкий и *dyction* (греч.) — сеть.

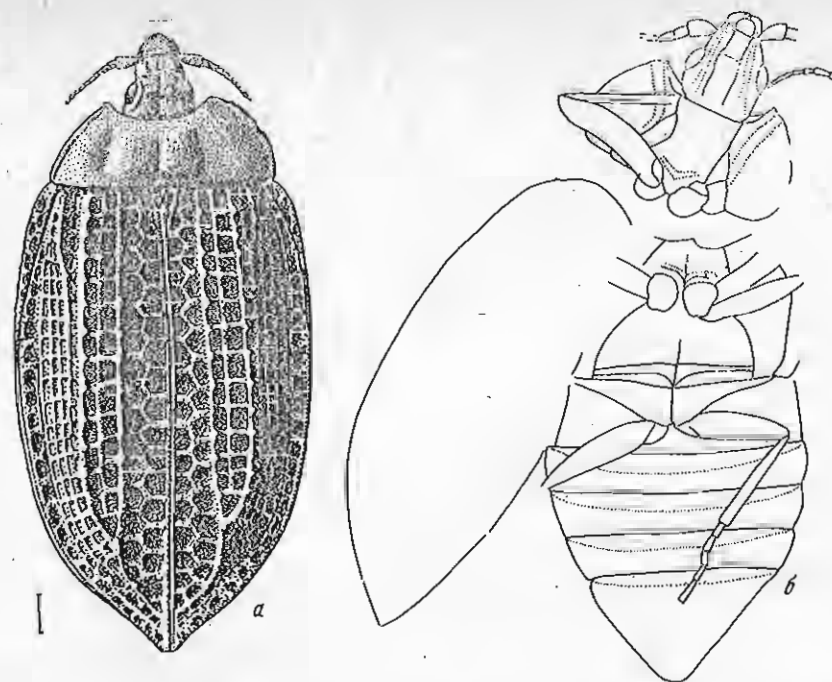


Рис. 53. *Eurydictyon conspicuum* sp. nov.

а — реконструкция, вид сверху; б — голотип ПИН № 1059/1, нижняя юра; Средняя Азия, Кызыл-Кия

Сравнение. Резко отличается от других родов жилкованием надкрылий с редуцированным радиальным полем и очень крупными ячейками у шовного края.

*Eurydictyon conspicuum* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. VII, фиг. 7, 8, 9; рис. 53

Голотип — ПИН № 1059/1, отпечаток почти полного жука очень хорошей сохранности; Средняя Азия, Кызыл-Кия; нижняя юра.

Описание. Голова в полтора раза длиннее ширины. Теменные кили с острыми бугорками над передними краями глаз и над их серединой. Виски немного, щеки значительно короче глаз. Первый членик антенн в полтора раза длиннее ширины, вдвое толще и более чем вдвое длиннее второго. Второй едва короче третьего, остальные равномерно уменьшаются к вершине антенны. Передний край переднегрудки почти вдвое уже заднего, ее передние углы не оттянуты в острия. Проплевры заметно сужаются вперед, вдвое длиннее ширины на заднем крае. Передние тазики большие, поперечные. Заднегрудка более чем вдвое короче ширины на заднем крае, передний край вдвое уже заднего. Задние тазики заходят за середину первого стернита брюшка. Брюшко сужено начиная с третьего стернита, вершина брюшка острая. Отношение длин стернитов брюшка 2,3:1:1:1:3. Вершина надкрылий оттянута в короткий «хвостик». Приподнятая часть стернитов брюшка в очень мелких и густых сливающихся бугорках, выглядит почти гладкой. Длина жука 18 мм, ширина 8, длина надкрылья 12—13 мм.

Материал. Голотип и изолированное надкрылье экз. № 1059/64 из того же местонахождения.

<sup>1</sup> Название вида от *conspicuum* (лат.) — видный, заметный.

# Триба Ommatini Sharp et Muir, 1912

Ommadidae: Aharp and Muir, 1912, стр. 521

Ommadinae: Crowson, 1962, стр. 151

Ommadini: Crowson, 1962, стр. 152

Tetraphalerini: Crowson, 1962, стр. 152

Описание. Жуки средней величины, редко крупные. Голова примерно равной длины и ширины или вытянутая перед глазами в короткий хоботок. Глаза боковые, выпуклые. Антенны прикреплены на щеках, нитевидные или слабо четковидные, их второй и третий членики всегда неравные, дистальные членики не уменьшаются равномерно к вершине антенны. Гулярные швы и шов между гулярной пластинкой и субментумом слабые, замаскированы бугорками. Переднегрудь без параноталий, с острым боковым краем или закругленная с боков. Плевральные швы сливаются перед передним краем переднегрудки. Передние тазики округлые. Стерниты брюшка плоские. Основные жилки надкрылья хорошо отличаются от промежуточных.

Состав. Два рода, появившиеся в нижней юре и дожившие доныне. Мезозойские представители найдены в Евразии, современные обитают в Южной Америке и Австралии.

Сравнение. От других триб отличается плоскими стернитами брюшка.

## Таблица для определения родов трибы Ommatini

1. Голова снизу с бороздами для вкладывания антенн, виски не короче диаметра глаза, бока переднеспинки с острым краем, задние бедра короткие, не выходят за боковые очертания тела *Tetraphalerus*
- Голова снизу без борозд для вкладывания антенн, виски не длиннее половины диаметра глаза, бока переднеспинки округленные, без острого края, задние бедра выходят за боковые очертания тела *Omma*

## Род *Tetraphalerus* Waterhouse, 1901

*Tetraphalerus*: Waterhouse, 1901, стр. 520; Heller, 1913, стр. 235—236; Monros, Monros, 1952, стр. 23—41; Crowson, 1962, стр. 152; Atkins, 1963, стр. 160—161; Пономаренко, 1964, стр. 51; 1966а, стр. 139; 1968, стр. 123

Типовой вид — *T. wagneri* Waterhouse, 1901; современный, тропическая Южная Америка.

Описание. Жуки средней величины, редко крупные или мелкие, вытянутые, уплощенные. Голова не короче, часто гораздо длиннее ширины. Ее нижняя поверхность с бороздами для вкладывания антенн, верхняя с четырьмя поперечными килями (рис. 54, а—в) или с сильно горчащими назад теменными буграми (рис. 54, г—е). Виски часто оттянуты назад. Антенны нитевидные, первый членик толще остальных, второй самый короткий, третий длиннее второго и четвертого, четвертый — одиннадцатый членики примерно равного размера. Мандибулы довольно длинные, торчащие; их средний зубец длиннее остальных. Молярная часть мандибул несет густые волоски. Переднеспинка с плоским бугром на диске, почти прямоугольной формы или слабо сужена вперед, бока ее уплощены, образуют острый кант. Проплевры сужены вперед и назад, плевральные швы слиты перед передним краем переднегрудки. Среднегрудка поперечная, примерно вдвое короче заднегрудки, и спереди с двумя вырезками и выступом между ними. Продольный шов среднегрудки выражен, поперечный явственный, постэпистерны занимают треть среднегрудки. Заднегрудка довольно длинная, ее швы отчетливые.

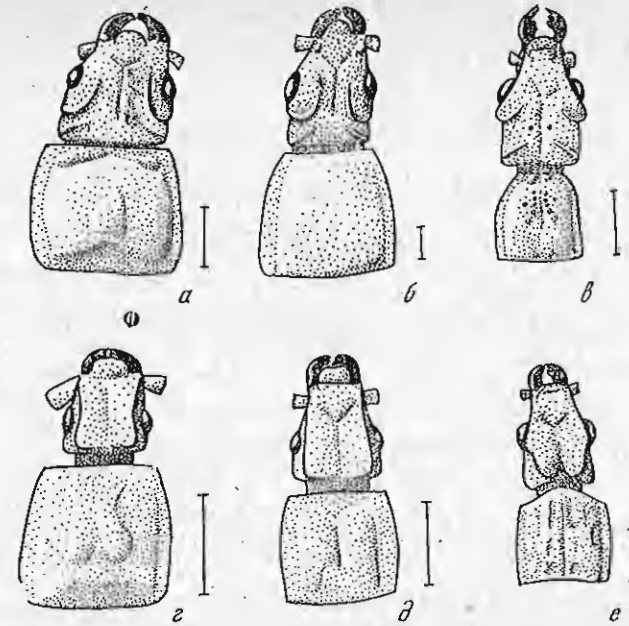


Рис. 54. Голова и переднеспинка представителей рода *Tetraphalerus* Waterhouse

а — *T. grandis* Ponomarenko; б — *T. maximus* Ponomarenko; в — *T. wagneri* Waterhouse, г — *T. antiquus* Ponomarenko, д — *T. verrucosus* Ponomarenko, е — *T. bruchi* Heller

Последний стернит брюшка редко более чем вдвое длиннее остальных. Ноги довольно слабые и короткие, задние бедра не доходят до боковых краев тела. Крылья с короткой RS, отходящей от R заметно дистальнее середины. Между CuA и CuP одна поперечная. A<sub>1</sub> простая, A<sub>2</sub> и A<sub>3</sub> имеют короткий общий ствол.

Видовой состав. 10 видов, из которых 2 вида — в нижней юре Средней Азии (Иссык-Куль и Кызыл-Кия), 5 — в юре Южного Казахстана (Каратау), 1 — в нижнем мелу Забайкалья (Байса) и 2 современных в Южной Америке (Аргентина и Бразилия).

Сравнение. Отличается от рода *Omma* Newman длинными висками, уплощенными в острый кант боками переднегрудки и короткими бедрами.

Замечание. Род был описан как монотипический (Waterhouse, 1901). Геллер (Heller, 1913) описал второй его современный вид. Кроузон (Crowson, 1962) описал из олигоцена Англии (остров Уайт) *Tetraphalerites oligocenicus*, который, судя по оригинальному описанию, сделанному по неполному экземпляру без головы и переднегрудки, отличается от *Tetraphalerus* только отсутствием явственного жилкования на надкрыльях. Этот признак вряд ли может иметь серьезное таксономическое значение, так как он, по-видимому, связан с тем, что слепок раскололся между надкрыльями и брюшком. В этом случае на надкрыльях, которые видны снизу, действительно почти невозможно рассмотреть жилкования. Точно такой же вид имеет обратный отпечаток *T. aphaleratus* sp. nov (см. табл. VIII, фиг. 1, 2), тогда как на прямом отпечатке жилкование надкрылий видно явственно. Поэтому представляется более правильным не выделять его в особый род, а считать *Tetraphalerus incertae sedis*, так как остатки недостаточно полные, чтобы сделать подробное описание. Нами описано пять видов из верхней юры Каратау (Пономаренко, 1964, 1968) и один вид из нижнего мела Байсы (1966а). Ниже описываются два вида из нижней юры Средней Азии.

Таблица для определения видов рода *Tetraphalerus*

1. Голова вдвое длиннее ширины, переднегрудь длиннее ширины . . . . . 2  
— Голова не более чем в полтора раза длиннее ширины, переднегрудь не длиннее ширины . . . . . 4
2. Переднеспинка не уже основания надкрылий, лишь немного длиннее ширины. Длина жука 26—28 мм (табл. VIII, фиг. 6). Верхняя? юра, Каратау . . . . . *T. maximus* Ponomarenko, 1968  
— Переднеспинка заметно уже основания надкрылий, много длиннее ширины . . . . . 3
3. Голова сверху с двумя парами поперечных килей. Длина жука 12—15 мм. Современный, Бразилия, Аргентина . . . . . *T. wagneri* Waterhouse, 1901  
— Голова сверху без килей. Длина 11—12 мм. Современный, Аргентина . . . . . *T. bruchi* Heller, 1913
4. Голова не длиннее ширины или едва длиннее ее . . . . . 1  
— Голова в полтора раза длиннее ширины . . . . . 2
5. Последний стернит брюшка более чем вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 7,7 мм. Юра, Каратау . . . . . *T. antiquus* Ponomarenko, 1964  
— Последний стернит брюшка не более чем в полтора раза длиннее предпоследнего . . . . . 6
6. Переднегрудь поперечная, последний стернит брюшка в 1,3 раза длиннее предпоследнего. Длина жука 7 мм. Нижняя юра?, Иссык-Куль . . . . . *T. incertus* sp. nov.  
— Переднегрудка равной длины и ширины, последний стернит брюшка в полтора раза длиннее предпоследнего. Длина жука 12 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *T. tenuipes* Ponomarenko, 1964
7. Переднегрудь в полтора раза короче своей ширины, не уже или едва уже основания надкрылий, голова сидячая . . . . . 8  
— Переднегрудь примерно равной длины и ширины, заметно уже основания надкрылий, голова с явственной шеевидной перетяжкой . . . . . 9
8. Первый стернит брюшка более чем вдвое длиннее второго, последний стернит менее чем в полтора раза длиннее предпоследнего, третий членик антенн вдвое длиннее второго. Длина жука 14,5 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *T. grandis* Ponomarenko, 1964  
— Первый стернит брюшка менее чем вдвое длиннее второго, последний стернит более чем в полтора раза длиннее предпоследнего, третий членик антенн в полтора раза длиннее второго. Длина жука 5,8—6,7 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *T. brevis* Ponomarenko, 1964
9. Последний стернит брюшка в 1,2 раза длиннее предпоследнего, голова не сужена вперед. Длина жука 18 мм. Нижняя юра, Кызыл-Кия . . . . . *T. aphaleratus* sp. nov.  
— Последний стернит брюшка в 1,4 раза длиннее предпоследнего, голова сильно сужена вперед. Длина жука 6,5 мм (табл. 7, фиг. 4, 5). Нижний мел?, Байса . . . . . *T. verrucosus* Ponomarenko, 1966

*Tetraphalerus aphaleratus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. VIII, фиг. 1, 2; рис. 55, а, б

Голотип — ПИН № 1059/74, отпечаток жука без антенн и большей части ног; Средняя Азия, Кызыл-Кия; нижняя юра.

Описание. Голова в полтора раза длиннее ширины, вперед не сужена, «эпикраниальный шов» хорошо заметен. Виски едва, щеки заметно длиннее диаметра глаза. Задние углы головы сглажены, перетяжка слабая. Глаза выпуклые, довольно крупные. Переднегрудь едва длиннее своей ширины, вперед слегка сужена, диск переднеспинки с гладкой продольной срединной линией и двумя вдавлениями по бокам от нее, неясно сходящимися назад. Среднегрудь со срединным продольным вдавлением и двумя поперечными перед средними тазиками. Заднегрудка немного короче ширины на заднем крае, ее передний край в 1,7 раза уже заднего. Брюшко равномерно сужено почти от основания, его вершина округлена, последний стернит более чем вдвое короче ширины на основании. Отношение длин стернитов брюшка 2:1:1:1:1,2. Ноги короткие, средние бедра не достигают боков тела, бедра утолщенные, короче голеней. Ячей надкрылий мелкие, округленные, в ряду около 40 ячеек. Эпиплевра широкая с рядом ячеек. Длина жука 18 мм, ширина 6,5, длина надкрылья 13 мм.

<sup>1</sup> Название вида от phalera (греч.) — пребень на шлеме воина.

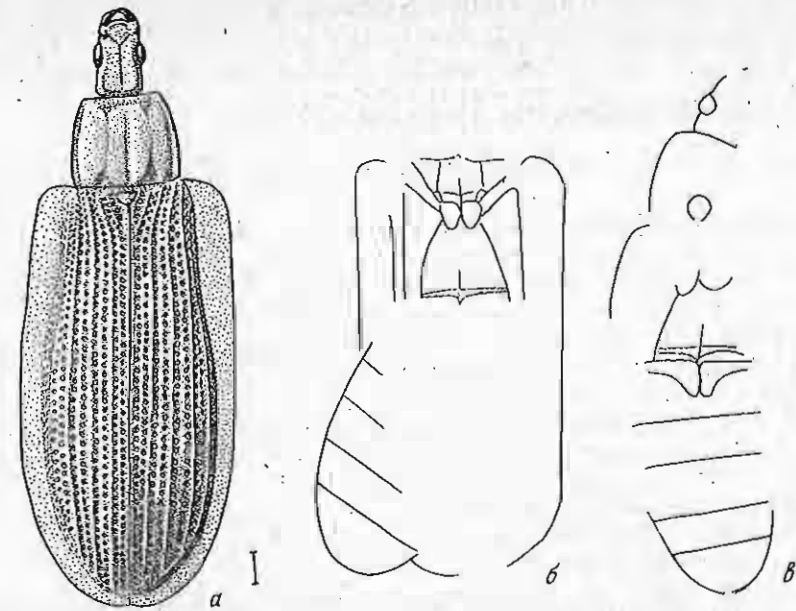


Рис. 55. Представители рода *Tetraphalerus* Waterhouse

а, б — *T. aphaleratus* sp. nov.: а — реконструкция, вид сверху, б — голотип ПИН № 1059/74, нижняя юра; Средняя Азия, Кызыл-Кия, в — *T. incertus* sp. nov., голотип ПИН № 381/101, нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль

Сравнение. Длинной головы, которая в полтора раза длиннее ширины, и почти квадратной переднеспинкой похож на *T. verrucosus* Ponomarenko, 1966, но отличается от него более коротким последним стернитом брюшка, не суженной вперед головой и менее резкой шеевидной перетяжкой.

Материал. Голотип.

*Tetraphalerus incertus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. VIII, фиг. 3, рис. 55, в

Голотип — ПИН № 381/101, отпечаток жука без антенн и большей части ног; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Голова заметно сужена вперед. Глаза довольно крупные, их диаметр не короче висков и щек. Переднегрудь, по-видимому, слабо поперечная. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Задние тазики почти равной длины и ширины. Соотношение длин стернитов брюшка 2:1:1:1:1,3. Последний стернит брюшка почти треугольный, менее чем вдвое короче своей ширины на основании. Длина жука 7 мм, ширина около 2,5, длина надкрылья 5 мм.

Сравнение. Выделяется среди видов рода наиболее крупными глазами. Короткими головой и последним стернитом брюшка похож на *T. tenuipes* Ponomarenko, 1964, но отличается от него поперечной переднеспинкой.

Материал. Голотип.

<sup>1</sup> Название вида от incertus (лат.) — неясный.

# Род *Omma* Newman, 1839

*Omma*: Newman, 1839, стр. 303; Macleay, 1871, стр. 2; Sharp, Muir, 1912, стр. 521; Neboiss, 1959, стр. 17; Atkins, 1958b, стр. 536; 1963, стр. 156—157; Crowson 1962, стр. 152—154; Пономаренко, 1966а, стр. 139—140; 1968, стр. 124  
*Ommatima*: Пономаренко, 1964, стр. 50; 1968, стр. 127; syn. nov.

Типовой вид — *O. stanleyi* Newman, 1839; современный, Австралия.

Описание. Жуки средних размеров или довольно крупные. Голова примерно равной длины и ширины, сверху без бугров или гребней, виски очень короткие, не менее чем вдвое короче диаметра глаза, борозд для вкладывания антенн нет. Антенны иногда достигают основания переднегруди, чаще короче, их третий членик длиннее первого и второго, взятых вместе. Переднегрудь не длиннее ширины, ее боковой край округленный, без острого канта. Проплевры без впадин для вкладывания передних ног. Поперечный шов среднегруди отчетливый, по бокам проходит в глубоком вдавлении, продольный отчетлив только между постэпистернами. Заднегрудка поперечная, ее швы хорошо видны. Последний стернит брюшка обычно менее чем вдвое длиннее предпоследнего, иногда короче его. Ноги относительно длинные, задние бедра заходят за боковые очертания тела.

Видовой состав. Семь видов, из них по одному виду в нижней юре Англии и Средней Азии (Иссык-Куль), три вида в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау), один вид в нижнем мелу? Забайкалья (Байса) и два современных вида в Австралии.

Сравнение. От рода *Tetraphalerus* Waterhouse отличается короткими висками, округленными боками переднегруди и более длинными ногами.

Замечания. Род был описан Ньюменом (Newman, 1839) как монотипический, затем Маклей (Macleay, 1871) описал второй его вид. Гестро (Gestro, 1910) перевел в этот род вид, описанный как *Cupes varians* Lea, 1902, но перевод был сделан неверно, и, как показано Небойсом (Neboiss, 1959), его систематическое положение в оригинальном описании определено правильно.

Кроусон (Crowson, 1962) описал первый вымерший вид рода — *O. liassica* из нижней юры Англии и, кроме того, отнес в этот же род найденного там же *Carabus elongatus* Brodie, 1845. Справедливость этого, однако, казалась сомнительной уже для Кроусона. Он заметил, что голотип *Carabus elongatus* «очень близок к *Omma*, но отличается от *O. stanleyi* и *O. mastersi* наличием почти равных второго и третьего члеников антенн, в то время как современные виды имеют третий членик много больше, чем второй» (стр. 154). Описанные нами вымершие виды также стойко отличаются по этому признаку от *Carabus elongatus* и близки к современным. Общие очертания *Carabus elongatus*, насколько можно судить по фотографии, также не характерны для представителей рода *Omma*. На этих основаниях вид исключается нами из рода *Omma*.

*Omma pilosum* (Ponomarenko, 1964) была описана как представитель особого рода *Ommotima* Ponomarenko, 1964 из-за расставленных тазиков с коротким треугольным отростком между ними. Изучение строения переднегруди *Omma stanleyi*, ставшее возможным уже после выхода описания *Ommotima* в свет, показало, что у *Omma* также имеется подобный короткий вырост, но нормально он скрыт соприкасающимися передними тазиками. То, что у голотипа *Omma pilosum* он оказался видным и тазики кажутся расставленными, связано, по-видимому, с тем, что левый тазик вырван из тазиковой впадины и лежит рядом, прямо на переднегруди.

В определительной таблице не указаны различия между современными *O. stanleyi* Newman и *O. mastersi* MacLeay, так как они сводятся исключительно к окраске и не сопоставимы с различиями между вымершими видами.

Название *Omma liassica* Crowson, 1962 изменено на *O. liassicum*, так как слово *omma* — среднего рода.

Таблица для определения видов рода *Omma*

1. Переднегрудь не менее чем в полтора раза короче своей ширины . . . . . 2  
— Переднегрудь не короче ширины или едва короче ее . . . . . 5
2. Шеевидная перетяжка вдвое уже головы на висках. Длина жука 15 мм. Нижняя юра, Англия . . . . . *O. liassicum* Crowson, 1962  
— Шеевидная перетяжка слабая, лишь немного уже головы . . . . . 3
3. Голова за глазами плавно сужена назад, виски не торчащие. Длина жука около 11 мм (табл. IX, фиг. 1; рис. 56, б). Нижняя юра, Иссык-Куль . . . . . *O. avus* sp. nov.  
— Перетяжка резкая, виски торчащие . . . . . 4
4. Последний стернит брюшка в полтора раза длиннее предпоследнего. Длина жука 8,3—8,5 мм (табл. VIII, фиг. 7). Верхняя? юра, Каратау . . . . . *O. pilosum* (Ponomarenko), 1964  
— Последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 9 мм (табл. VIII, фиг. 6; рис. 56, а). Верхняя? юра, Каратау . . . . . *O. jurassicum* Ponomarenko, 1968
5. Последний стернит брюшка не длиннее предпоследнего. Длина жука 11 мм (табл. VIII, фиг. 3). Верхняя юра, Каратау . . . . . *O. aberratum* Ponomarenko, 1968  
— Последний стернит брюшка в полтора раза длиннее предпоследнего . . . . . 6
6. Передние бедра сильно утолщены, лишь вдвое длиннее своей ширины, переднегрудь немного короче ширины. Длина жука 20 мм (табл. IX, фиг. 2). Нижний мел, Байса . . . . . *O. sibiricum* Ponomarenko, 1966  
— Передние бедра более чем втрое длиннее своей ширины, переднегрудь равной длины и ширины. Современные, Австралия. Длина жука 13—25 мм . . . . . *O. stanleyi* Newman, 1839  
Длина жука 7—11 мм . . . . . *O. mastersi* Macleay, 1871

*Omma avus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. IX, фиг. 1; рис. 56, б

Голотип — ПИН № 371/972, отпечаток жука без антенн и вершины брюшка; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Голова равной длины и ширины, перед глазами сужена, виски не торчат, затылок покаты, очень короткая шеевидная перетяжка лишь немного уже головы. Глаза большие, торчащие. Переднегрудь в полтора раза короче ширины, едва сужена к вершине и к основанию. Заднегрудка почти вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край в 1,7 раза уже заднего. Задние тазики лишь немного короче своей ширины. Соотношение длин трех передних стернитов брюшка 2:1:1. Бедра слабо утолщены, голени длиннее бедер. Передняя лапка немного короче голени, ее членики линейные, последний членик гораздо длиннее остальных. Ячей надкрылий мелкие, в ряду не менее 35 ячеей. Длина жука около 11 мм, ширина 5, длина надкрылья около 8 мм.

Сравнение. Поперечной переднегрудью и слабой шеевидной перетяжкой похож на *O. aberratum* Ponomarenko, но отличается мало утолщенными передними бедрами.

Материал. Голотип.

<sup>1</sup> Название вида от *avus* (лат.) — предок.

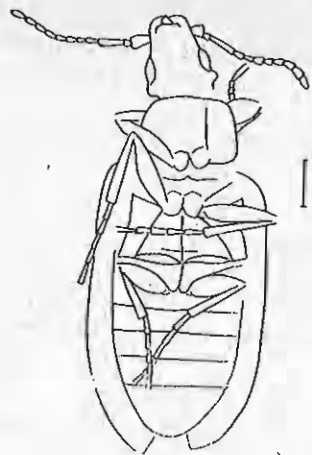


Рис. 56. Представители рода *Omta* Newman

а — *O. jurassicum* Ponomarenko, голотип, верхняя юра, Южный Казахстан, Каратау, б — *O. avis* sp. nov., голотип ПИН № 371/972, нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CUPEDINAE LACORDAIRE, 1857

Cupesides: Lacordaire, 1857, стр. 505—507

Cupedidae: Sharp, Muir, 1912, стр. 552

Cupedinae: Crowson, 1962, стр. 151—153; Пономаренко, 1968, стр. 126

Описание. Голова обычно поперечная, почти всегда сильно сужена вперед, сверху с буграми. Глаза обычно сдвинуты на спинную сторону головы, редко боковые, крупные, выпуклые. Антенны всегда длиннее головы и переднегруди вместе, часто длиннее половины туловища, нитевидные, редко пиловидные или слабо булавовидные; место их крепления более или менее сдвинуто на спинную сторону головы. Мандибулы небольшие, их зубы расположены в горизонтальной плоскости. Нижняя челюсть с щетковидной *galea* и несущей волоски *lacinia*. Нижняя губа с перепончатой лигулой. Гулярные швы могут сливаться назад. Переднеспинка обычно с резким рельефом, реже сглаженная. Параноталии редуцированы полностью, или от них остался лишь маленький выступ на боковой стороне позади видимого переднего угла. Переднегрудь снизу часто с ямками для вкладывания передних ног, проплевры небольшая, плевральные швы сливаются перед передним краем, иногда проплевры сильно сокращены. Переднегрудка образует между передними тазиками направленный назад отросток, который доходит по крайней мере до задних краев тазиков. Среднегрудка с слабо выраженными швами, постэпистерны маленькие, часто вообще превращены в бугорки, с которыми сочленяются средние тазики. Заднегрудка с хорошо выраженным продольным и поперечным швами. Брюшко с плоскими или выпуклыми черепицеобразными стернитами. Ноги слабые, членики лапок тонкие или расширенные, треугольные, иногда с вырезками на вершинах. Надкрылье с девятью-десятью рядами ячеек на диске. Эпиплевры узкая, всегда без ячеек. Основные жилки обычно хорошо отличаются от промежуточных, почти всегда тем или иным способом соединяются перед вершиной. R может ослабляться до уровня промежуточной, и тогда перед M только три ряда ячеек. На крыльях основание RS сдвинуто в дистальную половину, иногда оно расположено дистальнее поперечной gm. A<sub>1</sub> почти всегда двуветвистая.

Состав. Три трибы; одна (*Mesocupedini*) мезозойская, вторая (*Priacmini*) известна с юры доныне, третья (*Cupedini*) — с олигоцена доныне.

Сравнение. Отличается от других подсемейств передними тазиками, сближенными на ширину меньшую их диаметра и разделенными длинным отростком.

Замечание. Номинальное подсемейство семейства. В современном составе подсемейственный ранг впервые был придан Кроусоном (Crowson, 1962), он же разделил его на две трибы. Ниже описывается новая триба для трех мезозойских родов, отличающихся от остальных плоскими стернитами брюшка.

#### Таблица для определения триб подсемейства Cupedinae

1. Брюшко с плоскими стернитами, верх головы со слабо развитыми буграми . . . . . *Mesocupedini*
- Брюшко выпуклое, с черепицеобразными стернитами, верх головы с хорошо развитыми буграми . . . . . 2
2. Антенны короче половины длины тела, слабо сдвинуты на лоб, расстояние между местами их прикрепления много длиннее диаметра глаза, отросток переднегруди доходит лишь до задних краев передних тазиков . . . . . *Priacmini*
- Антенны длиннее половины тела, расстояние между местами их прикрепления много короче диаметра глаза, отросток переднегруди заходит за передние тазики . . . . . *Cupedini*

#### Триба Mesocupedini Ponomarenko, trib. nov.

Описание. Уплощенные мелкие или средних размеров жуки. Голова сверху с бугорками над основаниями антенн, плоским возвышением на темени и часто с маленькими бугорками на затылке. Места прикрепления антенн и глаза довольно сильно сдвинуты на спинную сторону головы. Шеевидная перетяжка резкая, но «шея» широкая, не уже  $\frac{3}{4}$  головы. Гулярные швы расставленные. Антенны заходят за основание переднеспинки, нитевидные, слабо пальчатые или с расширенным последним члеником. Переднегрудка поперечная, с параноталиями, редуцированными до двух шипов на боковом крае позади передних углов или полностью. Интеркоксальный отросток переднегруди доходит только до концов тазиков. Проплевры неширокие, плевральные швы слиты в передней четверти переднегруди. Средне- и заднегрудка обычно с хорошо заметными швами, их постэпистерны довольно длинные. Брюшко плоское или слегка крышевидно приподнятое, последний стернит не менее чем в полтора раза длиннее предпоследнего. Надкрылья с мелкими многочисленными квадратными или округлыми ячейками, основные жилки мало отличаются от промежуточных. Ноги довольно слабые, короткие, лапки длиннее голеней, их членики вытянутые, палочковидные.

Состав. 3 рода 1 (*Mesocupoides*) в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо), 2 других (*Mesocupes* и *Anaglyphites*) — в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау), последний, кроме того, в нижнем мелу? Забайкалья (Байса).

Сравнение. Отличается от других триб плоскими стернитами брюшка. По вооружению головы и строению антенн ближе к трибе *Priacmini*.

#### Таблица для определения родов трибы Mesocupedini

1. Голова сверху с хорошо видимым «эпикраниальным швом», переднеспинка прямоугольная с параноталиями, брюшко слабо крышеобразно приподнято вдоль средней линии . . . . . *Mesocupoides*
- Голова без «эпикраниального шва», переднеспинка не прямоугольная, без параноталий; брюшко плоское . . . . . 2
2. Голова сужена вперед от основания, второй членик антенн не более чем в полтора раза короче третьего, третий короче первого и второго вместе, затылочные бугорки

отсутствуют или слабые, последний стернит брюшка редко менее чем вдвое длиннее предпоследнего  
 — Голова сужена только перед глазами, третий членик антенн более чем вдвое длиннее второго, длиннее первого и второго вместе, затылочные бугорки хорошо заметны, последний стернит брюшка в 1,5—1,8 раза длиннее предпоследнего  
 . . . . .  
 . . . . .

*Mesocupes*  
*Anaglyphites*

#### Род *Mesocupoides* Ponomarenko, gen. nov.

Типовой вид — *M. proporeius* sp. nov.; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Голова примерно равной длины и ширины, треугольная, виски торчащие, немного короче диаметра глаза. Верхняя сторона головы с парой бугорков над основаниями антенн и парой на затылке за глазами и с вдавленным V-образным «эпикраниальным швом». Шеювидная перетяжка резкая. Нижняя сторона с бороздами для вкладывания антенн, гулярные и гуламентальные швы отчетливые, гулярная пластинка немного сужена вперед. Места прикрепления антенн и глаза слабо сдвинуты на спинную сторону головы. Все членики антенн почти равные, расширенные к вершине. Переднеспинка прямоугольная, поперечная, с неширокими параноталиями, на диске с продольным расширенным вперед возвышением в передней трети, заметно вдавленным вдоль средней линии. Переднегрудка сужена назад, интеркоксальный отросток тупой, трохантины передних тазиков треугольные, большие, проплевра сужена вперед, плевральные швы сливаются в передней трети переднегрудки. Заднегрудка со слабым продольным и отчетливым поперечными швами, заметно сужена вперед. Последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Две задние жилки надкрылий сливаются перед вершиной.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Отличается от других родов прямоугольной переднеспинкой с параноталиями и тупым коротким интеркоксальным отростком переднегрудки.

#### Таблица для определения видов рода *Mesocupoides*

- |                                                         |                                 |
|---------------------------------------------------------|---------------------------------|
| 1. Передний край заднегрудки в полтора раза уже заднего | <i>M. proporeius</i> sp. nov.   |
| — Передний край заднегрудки вдвое уже заднего           | <i>M. indistinctus</i> sp. nov. |

#### *Mesocupoides proporeius* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. IX, фиг. 3, 4; рис. 57, а, б

Голотип — ПИН № 2240/3, отпечаток почти полного жука; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова сильно сужена вперед, «эпикраниальный шов» отчетливый, первый членик антенн едва больше второго, второй немного короче третьего, остальные одинаковые. Длина переднеспинки составляет  $\frac{3}{4}$  ее ширины. Заднегрудка на переднем крае в полтора раза уже, чем на заднем, ее продольный шов слабый, но заметный. На надкрылье в ряду около 20 ячеей. Длина жука 5—5,6 мм, ширина 2, длина надкрылья 4—4,2 мм.

Сравнение. От второго вида отличается более длинной переднегрудью, слабее суженной вперед заднегрудкой и более заметным ее продольным швом.

<sup>1</sup> Название вида от *proporeius* (греч.) — идущий вперед.

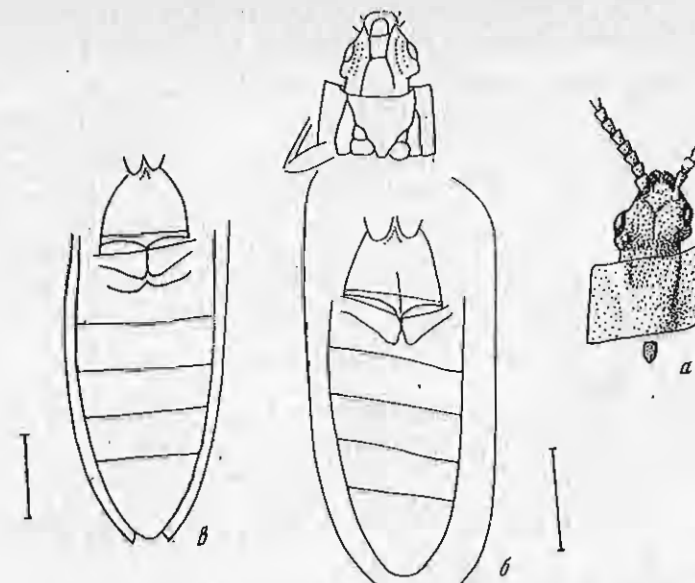


Рис. 57. Представители рода *Mesocupoides* Ponomarenko  
 а, б — *M. proporeius* sp. nov.: а — голотип ПИН № 2240/3, б — паратип ПИН № 2069/1034, в — *M. indistinctus* sp. nov., голотип ПИН № 2240/72, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения — отпечаток жука без ног и антенн — экз. № 2069/1053 и отпечатки жуков без головы и переднеспинки — экз. № 2069/1034, 2240/82, 104.

#### *Mesocupoides indistinctus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Рис. 57, в

Голотип — ПИН № 2240/72, отпечаток жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно сужена вперед, «эпикраниальный шов» слабый. Переднеспинка почти вдвое короче своей ширины, заднегрудка на переднем крае вдвое уже, чем на заднем, ее продольный шов почти не выражен. На надкрылье в ряду около 30 ячеей. Длина жука 7,5 мм, ширина 2, длина надкрылья 5,7 мм.

Сравнение. Отличается от типового вида более короткой переднеспинкой, сильнее суженной вперед заднегрудкой и почти незаметным ее продольным швом.

Материал. Голотип.

#### Род *Mesocupes* Martynov, 1926

*Mesocupes*: Мартынов, 1926, стр. 6; Пономаренко, 1964, стр. 58; 1968, стр. 127

Типовой вид — *M. primitivus* Martynov, 1926; верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова сильно сужена вперед, почти треугольная. Виски торчащие, шеювидная перетяжка резкая, но «шея» шире  $\frac{3}{4}$  головы. Голова сверху с острыми бугорками над основаниями антенн и плоским

<sup>1</sup> Название вида от *indistinctus* (лат.) — неотчетливый.

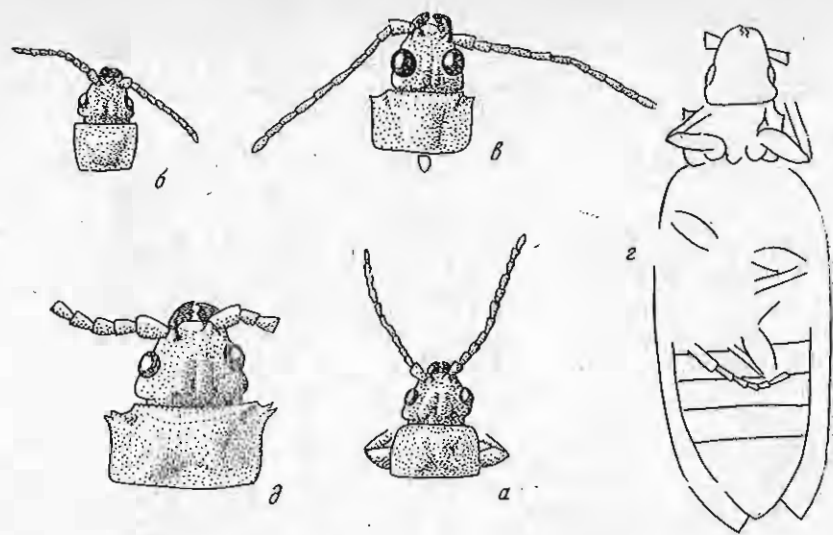


Рис. 58. Представители рода *Mesocupes* Martynov

а — *M. primitivus* Martynov, неотип, голова и переднеспинка, б — *M. minor* Ponomarenko, голотип, голова и переднеспинка, в, г — *M. spinosus* Ponomarenko, голотип, д — *M. bidens* Ponomarenko, голотип, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау

возвышением на темени, разделенным продольной бороздкой. Лишь у одного вида имеются очень слабые затылочные бугорки. Антенны заметно заходят за основание переднегруди, тонкие, нитевидные, реже слабо пильчатые, второй членик лишь немного короче третьего. Мандибулы довольно большие, торчащие. Переднеспинка поперечная на диске с небольшим возвышением, ее боковой край ровный или с одним-двумя шипами, передние углы округленные. Интеркоксальный отросток довольно широкий. Последний стернит брюшка редко менее чем вдвое длиннее предпоследнего. Ноги тонкие, лапки гораздо длиннее голеней.

Видовой состав. Четыре вида в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау).

Сравнение. По почти гомономным членикам антенн и форме головы похож на род *Mesocupoides* gen. nov., но отличается от него переднеспинкой без параноталей. От рода *Anaglyphites* Ponomarenko отличается более длинным последним стернитом брюшка.

Таблица для определения видов рода *Mesocupes*

1. Переднеспинка без шипов на боковом крае, второй членик антенн равен третьему, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего . . . . . 2
- Переднеспинка сбоку с одним-двумя шипами, третий членик антенн немного длиннее второго, последний стернит брюшка в 2,5 раза длиннее предпоследнего . . . . . 3
2. Переднеспинка вдвое короче ширины, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 6,6—7,5 мм (рис. 58, а) . . . . . *M. primitivus* Martynov, 1926
- Переднеспинка в полтора раза короче ширины, последний стернит брюшка в 1,7 раза длиннее предпоследнего. Длина жука 5,5 мм (рис. 58, б) . . . . . *M. minor* Ponomarenko, 1968
3. Глаза большие, расстояние между ними на темени меньше их диаметра, боковой край переднегруди с одним большим шипом. Длина жука 7,5 мм (табл. IX, фиг. 5; рис. 58, в, г) . . . . . *M. spinosus* Ponomarenko, 1964
- Глаза маленькие, расстояние между ними на темени меньше их диаметра, боковой край переднегруди с двумя маленькими шипами. Длина жука 8,4 мм (табл. IX, фиг. 6; рис. 58, д) . . . . . *M. bidens* Ponomarenko, 1964

## Род *Anaglyphites* Ponomarenko, 1964

*Anaglyphites*: Пономаренко, 1964, стр. 55; 1966а, стр. 140; 1968, стр. 127

Типовой вид — *A. clavatus* Ponomarenko, 1964; верхняя? юра Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова почти не сужена до переднего края глаз, отсюда резко сужена к основанию мандибул, сверху с бугорками над основаниями антенн и на затылке. Глаза небольшие, очень слабо сдвинуты на спинную сторону головы. Нижняя поверхность головы с бороздами для вкладывания антенн. Антенны заходят за основание переднегруди, нитевидные; их последний членик вздут; третий самый длинный, длиннее первого и второго вместе. Переднеспинка поперечная, интеркоксальный отросток довольно узкий. Передний край среднегруди почти ровный, постэпистерны длинные. Заднегрудка с хорошо выраженными швами, ее постэпистерны короткие, передний край заднегруди вдвое уже заднего, длина много меньше ширины. Последний стернит брюшка в 1,5—1,8 раза длиннее предпоследнего. Ноги слабые, лапки длиннее голеней.

Видовой состав. Три вида в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау) и один вид в нижнем мелу? Забайкалья (Байса).



Рис. 59. *Anaglyphites capitatus* Ponomarenko

Голотип, нижний мел?; Забайкалье, Байса

Сравнение. Отличается от других родов почти не суженной вперед головой и резкой гетерономией второго и третьего членика антенн.

Таблица для определения видов рода *Anaglyphites*

1. Голова в полтора раза длиннее переднегруди и своей ширины, переднегрудь вдвое короче своей ширины. Длина жука 5,8 мм (табл. IX, фиг. 7; рис. 59). Нижний мел?, Байса . . . . . *A. capitatus* Ponomarenko, 1966
- Голова не длиннее переднегруди, почти равной длины и ширины, переднегрудь не более чем в полтора раза короче ширины . . . . . 2
2. Переднегрудь заметно сужена к основанию, голова слабо поперечная, предпоследний стернит брюшка не длиннее предыдущего. Длина жука 3,8 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *A. paulus* Ponomarenko, 1964
- Переднегрудь не сужена к основанию, голова равной длины и ширины, предпоследний стернит брюшка заметно длиннее предыдущего . . . . . 4
3. Четвертый членик антенн в три раза короче третьего. Длина жука 5,5—6 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *A. clavatus* Ponomarenko, 1964
- Четвертый членик антенн в 2,5 раза короче третьего. Длина жука 8,5—10 мм. Верхняя? юра, Каратау . . . . . *A. admotus* Ponomarenko, 1964

Описание. Голова не длиннее своей ширины, вперед сильно сужена с острым бугром над основанием антенн и более тупым на темени. Основания антенн едва сдвинуты на спинную сторону головы. Глаза небольшие, почти боковые. Шеевидная перетяжка слабая, «шея» шире  $\frac{2}{3}$  головы. Антенны нитевидные или слабо пиловидные, короче половины длины тела. Переднегрудь поперечная, ее боковой край ровный, или передние углы оттянуты вперед и вбок. Отросток переднегрудки между тазиками доходит лишь до их заднего края. Плевральные швы сливаются в передней трети переднегрудки. Трохантин передних тазиков большие, треугольные. Среднегрудка примерно вдвое короче заднегрудки, с заметными продольными и поперечными швами, постэпистерны среднегрудки не короче средних тазиков. Заднегрудка заметно сужена вперед, ее швы отчетливые. Задние тазики довольно длинные, треугольные. Брюшко выпуклое, стерниты его в задней части слабо приподняты над передней, последний гораздо длиннее предпоследнего. Надкрылье с десятью рядами ячеек на диске, ячеек мелкие, в ряду бывает до 50 ячеек. Основные жилки заметно, но не сильно отличаются от промежуточных. На крыльях RS начинается близко за серединой крыла,  $A_1$  двуветвистая. Ноги тонкие, членики лапок немного расширены к вершине, четвертый членик вырезан на вершине. У современного рода *Priacma* тело густо покрыто чешуйками.

Состав. 3 рода, из которых 1 (*Cupidium*) в верхней юре Южного Казахстана (Каратау), 1 (*Priacmopsis*) в нижнем мелу? Забайкалья (Байса) и 1 современный род *Priacma* в западной части Северной Америки.

Сравнение. От трибы Mesocupedini отличается черепицеобразными стернитами брюшка, от Cupedini — короткими антеннами и переднегрудным отростком.

Таблица для определения родов трибы Priacmini

|                                                                                                      |                    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| 1. Второй членик антенны не короче третьего                                                          | <i>Cupidium</i>    |
| — Второй членик антенны в два-три раза короче третьего                                               | 2                  |
| 2. Стерниты брюшка слабо приподняты на заднем крае, передние углы переднегрудки сильно оттянуты      | <i>Priacma</i>     |
| — Стерниты брюшка довольно сильно приподняты на заднем крае, передние углы переднегрудки не оттянуты | <i>Priacmopsis</i> |

Род *Priacma* Leconte, 1861

*Cupes*: Leconte, 1861, стр. 351—352.

*Priacma*: Leconte, 1874, стр. 351; Barber, Ellis, 1920, стр. 197—208; Edwards, 1951, стр. 42—43; 1953a, стр. 1—8; 1953b, стр. 17—20; Atkins, 1957, стр. 214—219, 339—347; 1958b, стр. 532—537; 1963, стр. 158; Crowson, 1962, стр. 152.

Типовой вид — *Cupes serratus* Leconte, 1861; современный, Запад Северной Америки.

Описание. Довольно крупные жуки. Форма тела вытянутая, вальковатая (рис. 60). Голова не длиннее ширины, впереди глаз заметно сужена, виски в длину примерно равны глазам, шеевидная перетяжка отчетливая. Темя с невысоким бугром, разделенным продольной бороздкой. Глаза небольшие, выпуклые. Гулярные швы расставленные, гулярная пластинка намного длиннее субментума. Антенны в длину равны трети тела, их первый членик равен второму и третьему вместе, второй короче и заметно тоньше его, остальные членики расширены дистально, едва

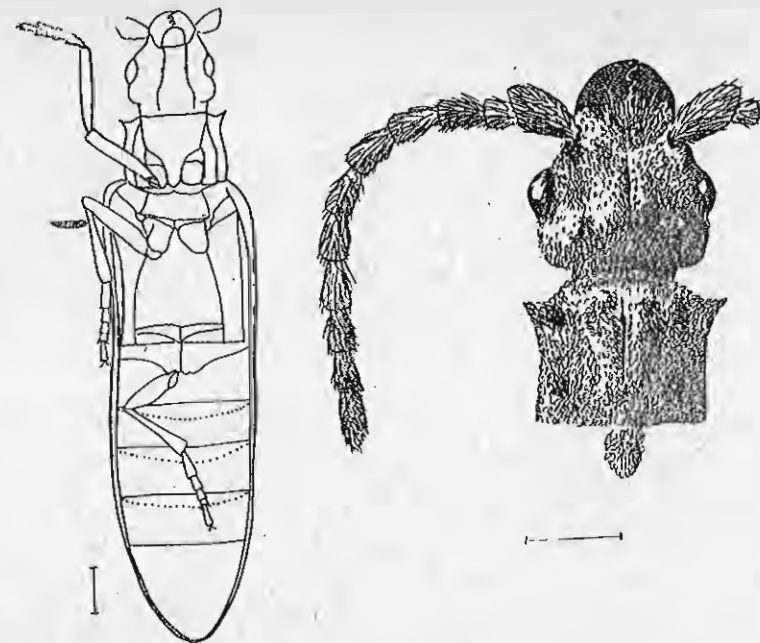


Рис. 60. *Priacma serrata* Leconte  
Современный; Восточная часть Северной Америки

уменьшаются к вершине антенны, последний вытянуто-овальный, немного длиннее предыдущего. Переднеспинка едва поперечная, ее передний край округло выступает вперед, передние углы остро оттянуты вбок, диск с расширенным вперед возвышением и слабой треугольной бороздой посередине, у углов с вдавливаниями. Задние углы прямые. Проплебра сужена вперед, за тазиками оттянута медиально, плевральные швы сливаются перед передним краем переднегрудки. Передние трохантин большие, треугольные, едва короче передних тазиков. Переднегрудный отросток сужен к вершине. Поперечный шов среднегрудки доходит до ее боков. Заднегрудка в полтора раза короче ширины, ее передний край в полтора раза уже заднего. Продольный шов заднегрудки почти не выражен, поперечный доходит до ее эпистерн. Стерниты брюшка слабо приподняты в задних  $\frac{2}{3}$  над передним краем, последний стернит несколько более чем вдвое длиннее предпоследнего. Эпиплебра в вершинной трети несет острые шипики. Две передние и две задние жилки надкрылья соединяются попарно, и потом общие стволы соединяются друг с другом. На крыле RS отходит от R сразу за серединой крыла, резко изогнута в месте впадения поперечной gm. Ячейка oblongum широкая. Между  $CuA$  и  $CuP$  одна поперечная, между  $CuP$  и  $A_1$  — две,  $A_1$  двуветвистая. Между  $A_1$  и  $A_2$  — две поперечных. Общий ствол  $A_2$  и  $A_3$  довольно длинный. Ноги слабые, бедра почти не утолщены, короче голеней, членики лапок расширены к вершине, предпоследний на вершине вырезан. Длина жука единственного вида: самцы — 10—17 мм, самки — до 20 мм.

Видовой состав. Единственный вид в горах западных штатов США: Калифорния, Орегон, Вашингтон, Айдахо, Монтана — и в канадской провинции Британская Колумбия.

Сравнение. По строению антенн и лапок близок к роду *Priacmopsis* Ponomarenko, 1966, но отличается от него почти квадратной переднеспинкой.

Типовой вид — *C. abavum* Ponomarenko, 1968; Верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова поперечная, вперед сильно суженная (табл. IX, фиг. 9). Основания антенн широко расставленные, едва сдвинуты на спинную сторону головы. Глаза маленькие, округлые, слегка сдвинуты на верхнюю сторону головы. Антенны втрое короче тела, заходят за основание переднегруди, второй и третий членики антенн равны. Переднегрудь почти вдвое короче ширины, сужена к основанию и к вершине, на основании несколько уже, чем на вершине, ее боковой край без шипов, округлый. Передние тазики довольно крупные, округлые, отросток между ними широкий, на вершине тупой. Переднегрудь перед тазиками короткая, не длиннее их. Проплевры треугольные, плевральные швы слиты в передней трети переднегруди. Среднегрудь вдвое короче заднегруди, средние тазики конические, соприкасающиеся. Заднегрудка поперечная. Стерниты брюшка черепицеобразные, заметно приподняты на заднем крае, первый и последний вдвое длиннее остальных. Основные членики передней и средней лапки слегка расширены на вершине, длиннее своей ширины, не двулопастные. Длина жука единственного вида 10 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов равными вторым и третьим члениками антенн.

# Род *Priactopsis* Ponomarenko, 1966

*Priactopsis*: Пономаренко, 1966а, стр. 142

Типовой вид — *P. adumbrata* Ponomarenko, 1966; Нижний мел?, Забайкалье, Байса.

Описание. Крупные жуки (табл. IX, фиг. 8; рис. 61). Голова с буграми над основанием антенн и на затылке. Глаза маленькие, выпуклые,



Рис. 61. *Priactopsis adumbrata* Ponomarenko  
голотип, нижний мел?, Забайкалье, Байса

диски не длиннее их. Первый членик антенн крупнее остальных, второй втрое короче третьего. Мандибулы большие, торчащие, их вершинный зубец оттянутый, острый. Переднегрудь вдвое длиннее ширины, ее перед-

ние углы округленные, не вытянуты в острые зубцы. Переднегрудка сильно сужена назад, интеркоксальный отросток тупой. Проплевры сужены только в передней трети. Среднегрудка с выступом на переднем крае, ее продольный шов неотчетливый, поперечный хорошо заметен, доходит до краев среднегрудки. Заднегрудка заметно короче ширины на заднем крае, ее передний край в 1,7 раза уже заднего. Продольный шов хорошо заметен только между постэпистернами, троханты довольно длинные. Стерниты брюшка слабо подняты в задних  $\frac{2}{3}$  над передней третью, последний стернит в полтора раза длиннее предпоследнего. Надкрылья с мелкими квадратными ячейками. Ноги слабые, бедра короче голени, членики лапок расширены дистально, предпоследний вырезан на вершине. Длина жука единственного вида 30 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По антеннам с гетерономными вторым и третьим члениками и вырезанным четвертым члеником лапок похож на род *Priactma* Lesconte, от которого отличается сильно поперечной переднегрудью.

# Триба Cupedini Lacordaire, 1857

Cupesides: Lacordaire, 1857, стр. 505—507

Cupedini: Crowson, 1962, стр. 152

Описание. Жуки вытянутые, вальковатые. Голова заметно сужена вперед, сверху с острыми буграми над основаниями антенн и обычно на затылке и на темени с продольным возвышением, разделенным срединной бороздкой. Виски торчащие, шеевидная перетяжка резкая, «шея» почти вдвое уже головы. Места прикрепления антенн сильно сдвинуты на спинную сторону головы, так что расстояние между ними много короче диаметра глаза. Глаза выпуклые, не короче висков, сдвинуты на спинную сторону головы. Антенны не короче половины длины тела, нитевидные или слабо пильчатые, их второй членик много короче первого и третьего. Гулярные швы могут сливаться сзади, и тогда гулярная пластинка превращается в маленький треугольный склерит. Переднегрудь слегка поперечная, ее боковой край с зубцевидным остатком параноталий или без него, диск переднеспинки с буграми и ямками. Плевры маленькие, часто с бороздами для вкладывания передних голеней и лапок, плевральные швы слиты в передней трети переднегруди. Интеркоксальный отросток заходит за передние тазики, много уже их. Среднегрудка без отчетливых швов, постэпистерны сильно сокращены, имеют вид бугорков, к которым прикрепляются средние тазики. Швы заднегрудки отчетливые, ее постэпистерны короткие, могут почти полностью исчезать латерально. Стерниты брюшка сильно приподняты в задней части над передней, черепицеобразные, последний стернит более чем вдвое длиннее предпоследнего. Ноги довольно сильные, лапки короче голеней, членики их расширены к вершине, на вершине вырезаны, предпоследний членик двухраздельный. Основные жилки надкрылий сильно отличаются от промежуточных, передняя может редуцироваться. Надкрылья с девятью-десятью рядами довольно мелких ячеек. На крыле RS отходит от R гораздо дистальнее середины крыла; поперечные, образующие oblongum, обычно соединяются перед впадением в CuA.  $A_1$  двуветвистая, но передняя ветвь часто кажется ветвью CuP. Тело часто покрыто волосками и чешуйками.

Состав. Три современных рода, два из которых (*Prolixocupes* Neboiss и *Paracupes* Kolbe) распространены в Америке, третий — *Cupes* F. — в Северной Америке, Южной Африке и на Мадагаскаре. Один вид этого рода найден в олигоцене Европы (балтийский янтарь).

Сравнение. Отличается от других триб более длинными антеннами со сближенными основаниями, сильной шеевидной перетяжкой и вооружением верха головы.

Таблица для определения родов трибы Cupedini

- |                                                                       |                     |
|-----------------------------------------------------------------------|---------------------|
| 1. Гулярные швы полностью расставленные                               | <i>Cupes</i>        |
| — Гулярные швы базально слиты или тесно сближены                      | 2                   |
| 2. Переднегрудь с вдавлениями для вкладывания ног, антенны пиловидные | <i>Prolixocupes</i> |
| — Переднегрудь без вдавлений для вкладывания ног, антенны четковидные | <i>Paracupes</i>    |

Род *Cupes* Fabricius, 1801

*Cupes*: Fabricius, 1801, стр. 66; Motschoulsky, 1856, стр. 27; Lacordaire, 1857, стр. 506; Lecint, Horn, 1883, стр. 229; Barber, Ellis, 1920, стр. 202, 204; Crowson, 1962, стр. 152—153; Atkins, 1963, стр. 145; Яблоков-Хнзорян, 1960, стр. 145  
*Priacma*: Peyerimhoff, 1909, стр. 57—60  
*Omma*: Gestro, 1910, стр. 2; quoad *C. varians*

Типовой вид — *C. capitatus* Fabricius, 1801; современный, восточная часть Северной Америки.

Описание. Жуки мелкие или средней величины. Голова поперечная, вперед суженная, сверху с крупными бугорками над основаниями

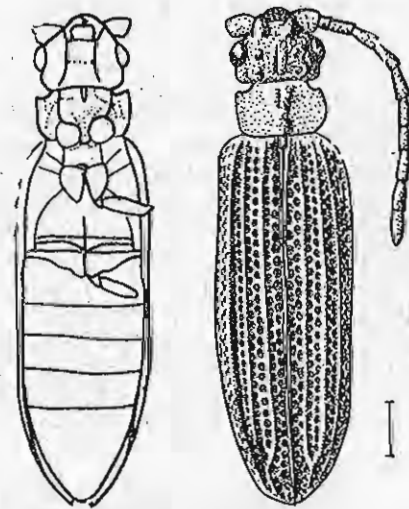


Рис. 62. *Cupes tessellatus* (Motschoulsky)  
 ПИН № 364/105, олигоцен; Прибалтика, балтийский янтарь

антенн, над глазами и на затылке. Темя с возвышением, часто разделенным глубокой продольной бороздкой, так что оно кажется двумя продольными бугорками. Затылочные бугры могут недоразвиваться. Антенны нитевидные или едва пильчатые, довольно толстые. Гулярные швы расставленные, гулярная пластинка широкая. Переднеспинка почти равной длины и ширины, ее боковой край с острым или тупым зубцом — сдвинутым назад передним углом параноталий. Переднегрудь снизу с ямками для вкладывания передних ног. Надкрылье с девятью рядами ячеек на диске, в поле перед М три, очень редко в основании четыре ряда ячеек. Тело покрыто чешуйками.

Видовой состав. 18—22 современных вида, система которых разработана еще недостаточно, распространенных в Северной Америке, Австралии, Юго-Восточной Азии, Юго-Восточной Африке и на Мадагаскаре; 1 вид найден в олигоцене Европы (балтийский янтарь).

Сравнение. Отличается от других родов широкой гулярной пластинкой и не слитыми сзади гулярными швами.

Замечание. Так как род включает большое число современных видов, представители большинства которых остались неизвестными автору, представляется более правильным ограничиться рассмотрением только групп видов, предложенных Кроусоном (Crowson, 1961). Полная определительная таблица видов рода *Cupes* была дана Аткинсом (Atkins, 1963). Ниже виды принимаются в предложенном им объеме. По этому же автору дано географическое распространение видов.

Таблица для определения групп видов рода *Cupes*

- |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |                                   |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
| 1. Передние концы переднегрудных борозд для вкладывания ног разделены широким выступом переднегрудки с продольной бороздкой на нем, бока переднегрудки без зубца, на надкрыльях М сливается с $ScA$ , а их общий ствол — с $A_2$ . Разделенное продольной бороздкой возвышение на темени сильно развито, выглядит как третья пара бугров | группа видов <i>C. capitatus</i>  |
| — Передние концы переднегрудных борозд для вкладывания ног близко сходятся, на переднегрудке между ними нет продольного вдавления                                                                                                                                                                                                        | 2                                 |
| 2. Боковой край переднеспинки с одним зубцом или без него, надглазничный бугор меньше бугра над основаниями антенн                                                                                                                                                                                                                       | группа видов <i>C. clathratus</i> |
| — Боковой край переднегрудки с двумя зубцами, надглазничный бугор крупнее бугра над основаниями антенн                                                                                                                                                                                                                                   | группа видов <i>C. lugubris</i>   |

Группа *C. capitatus* монотипическая. *C. capitatus* F., 1801 распространен в восточной части Северной Америки от Великих озер до штата Джорджия на юге и штата Канзас на западе. Ближе всего к представителям этой группы стоит и единственный найденный вымерший представитель рода *Cupes* — *C. tessellatus* Motschoulsky. Этот вид был описан Мотчульским (Motschoulsky, 1856) как *Cupoides tessellatus*. Затем Пейеримхов (Peyerimhoff, 1909) переопределил его, сравнивая его с типовым видом рода *Cupes* — *C. capitatus* F., который он почему-то называл «*Priacma capitata* F.». Род *Cupes* был описан в 1801 г., а *Priacma* — лишь в 1861, название *Cupes* не имеет старших омонимов, поэтому типовой вид рода *Cupes* никак не может быть отнесен к роду *Priacma*. Очевидно, что здесь произошло какое-то недоразумение. Сравнив *Cupoides tessellatus* Motschoulsky и *Cupes* (у него *Priacma*) *capitatus* Fabricius, Пейеримхов нашел, что они, несомненно, относятся к одному роду и близки между собой. После этого в литературе неоднократно указывалось, что в балтийском янтаре найдены представители двух родов *Cupes tessellatus* и *Priacma tessellata*, хотя эти указания основаны на одном и том же виде.

В 1960 г. Яблоков-Хнзорян описал по материалам Палеонтологического института еще один вид рода *Cupes* из балтийского янтара — *C. rohdendorfi* Jablokoff-Khnsorian. При описании отсутствует сравнение с *C. tessellatus* Motschoulsky, и по строению верха головы описываемый вид сближается с *C. clathratus* Solsky. Такое сближение не представляется достаточно обоснованным. Даже на оригинальном рисунке видно, что на голове имеются сильно развитые теменные бугры, что характерно для *C. capitatus* F., а не слабое возвышение, как у *C. clathratus* Solsky. Строение переднегрудки, не описанное Яблоковым-Хнзоряном, также сходно с таковыми *C. capitatus* F. Переднегрудные борозды для вкладывания ног у него широко расставлены на передних концах, а переднегрудь между ними с продольным вдавлением (см. рис. 62). Строение заднегрудки на оригинальном рисунке *C. rohdendorfi* изображено совершенно неверно. Метэпистерны на нем изображены не доходящими до впадин средних тазиков, т. е. отсутствует один из основных признаков жуков подотряда Archostemata. В действительности, они имеют нормальное для архостемат строение.

В то же время нельзя не отметить наличия у голотипа *C. rohdendorfi* сильно развитых затылочных бугров, что характерно для *C. clathratus*

и его группы. Следовательно, можно считать, что он занимает до известной степени промежуточное положение между этими группами, но явно больше тяготеет к группе *C. capitatus*. Такой признак, как присутствие на затылочных буграх еще маленьких округлых бугорков, как кажется, вообще не отмечен в роде *Cupes*.

Насколько можно судить по рисункам и описанию, данным Пейеримховым, между *C. tessellatus* Motschoulsky и голотипом *C. rohdendorfi* Jablokoff-Khnsorian нет каких-либо существенных различий, кроме того, что последний несколько крупнее. Размеры у купедид весьма изменчивы, и этот признак не может быть достаточным для систематического обособления этих видов. Представляется правильнее всего считать их синонимами и, следовательно, принять, что из балтийского янтаря известен лишь один вид купедид — *Cupes tessellatus* (Motschoulsky), наиболее близкий к группе видов *C. capitatus*, обитающей в восточной части Северной Америки.

Группа видов *C. clathratus* включает наибольшее число видов. Сюда относятся *C. clathratus* Solsky, 1871 (Дальний Восток, Япония, Корея, Северо-Восточный Китай); *C. anguliscutus* Kolbe, 1886 (Корея и Северо-Восточный Китай); *C. japonicus* Tamanuki, 1928 (Япония); *C. sibilla* Klapperich, 1950 (Южный Китай); *C. formosanus* Tamanuci, 1928 (остров Тайвань); *C. mucidus* Chevrolat, 1829 и *C. moultoni* Gestro, 1910 (Филиппинские острова); *C. varians* Lea, 1902; *C. mathesonae* Neboiss, 1959; *C. eumana* Neboiss, 1959; *C. yoanga* Neboiss, 1959 (Юго-Восточная Австралия), *C. concolor* Westwood, 1830 (восточная часть Северной Америки).

В последнюю, африканскую, группу видов входят *C. cretaceolinctus* Kolbe, 1897 (Мозамбик); *C. leucophaeus* Newman, 1839 (Южная Африка); *C. lugubris* Fairmaire, 1895 и *C. raffrayi* Fairmaire, 1884 (остров Мадагаскар).

#### Род *Prolixocupes* Neboiss, 1959

*Cupes*: Solier in Gay, 1849, стр. 466; Gestro, 1910, стр. 1; Monros, Monros, 1952, стр. 32—34

*Prolixocupes*: Neboiss, 1959, стр. 16; Crowson, 1962, стр. 152; Atkins, 1963, стр. 159

Типовой вид — *Cupes latreillei* Solier, 1849; современный; Южная Америка, Чили, Западная Аргентина.

Описание. Жуки средних размеров (рис. 63). Голова длиннее ширины, от глаз округло сужена вперед, сверху с двумя парами широких плоских бугров, разделенных лишь узкими бороздами. Виски заметно длиннее глаз. Гулярные швы тесно сближены или слиты почти на всем протяжении, гулярная пластинка маленькая, треугольная. Антенны равны половине длины тела, их первый членик сильно расширен, второй вдвое короче третьего, который в полтора раза короче первого, остальные примерно равны ему, пильчатые. Переднегрудь почти равной длины и ширины, с тупым выступом на боковом крае позади передних углов, диск переднеспинки с расширенным вперед возвышением. Заднегрудка в длину равна ширине на заднем крае, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. На надкрыльях две передние жилки (R и M) соединяются в вершинной половине надкрылья, две задние (CuA и A<sub>2</sub>) — перед вершиной, и их общие стволы соединяются перед выходом на край надкрылья.

Видовой состав. Два современных вида в южной части Северной и в Южной Америке.

Сравнение. От рода *Cupes* F. отличается сближенными или слитыми назади гулярными швами, отчетливой передней основной жилкой

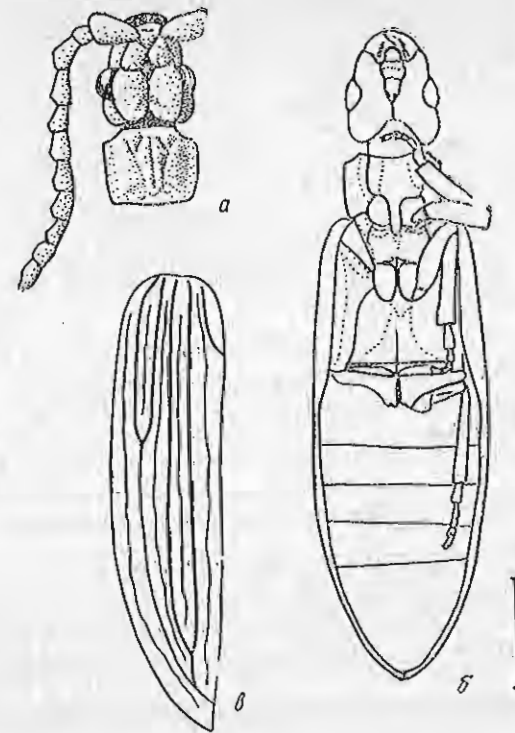


Рис. 63. *Prolixocupes latreillei* (Solier)

а — голова и переднеспинка; б — общий вид снизу (по Monros, Monros, 1952), в — схема жилкования надкрыльев (по Zeuner, 1933), современный; Южная Америка

надкрылья и тупыми буграми головы, от рода *Paracupes* Kolbe — присутствием задних бугорков на голове и бороздой для вкладывания ног.

Замечание. Типовой вид был выделен Небойсом из рода *Cupes* F. Кроусон (Crowson, 1968) изменил диагноз рода и перевел в него *C. lobiceps* Leconte. Аткинс (Atkins, 1963) показал, что *Cupes boycei* Parr, 1961 является синонимом *C. lobiceps*.

#### Таблица для определения видов рода *Prolixocupes*

1. Гулярные швы слиты, передние основные жилки надкрылий сливаются сразу за их серединой. Длина тела 11,5—12,2 мм. Чили, Аргентина *P. latreillei* Solier, 1849
- Гулярные швы лишь тесно сближены, передние основные жилки надкрылий слиты в вершинной трети. Длина тела 7,2—12 мм. Юго-запад США, штаты Калифорния и Аризона *P. lobiceps* Leconte, 1874

#### Род *Paracupes* Kolbe, 1898

*Paracupes*: Kolbe, 1898, стр. 179; Crowson, 1962, стр. 152; Atkins, 1963, стр. 157—158

Типовой вид — *P. brasiliensis* Kolbe, 1898; современный, Бразилия.

Описание. Жуки довольно крупные. Голова почти равной длины и ширины, вперед сужена слабо. Верх лишь с одной парой острых бугорков над основанием антенн. Антенны слабо четковидные. Гулярная пластинка маленькая, гулярные швы назади сливаются. Переднегрудь снизу без борозд для вкладывания передних ног. На надкрыльях CuA и A<sub>2</sub> сливаются в вершинной 1/5 части, и, кроме того, немного дистальнее середины они соединяются косым ребром (рис. 64). M сливается с общим стволом CuA и A<sub>2</sub>, R свободно выходит в вершину надкрылья. Длина жука единственного вида 15 мм.

Видовой состав. Род монотипический.



Рис. 64. *Paracupes brasillensis* Kolbe  
схема жилкования надкрылья (по неопубликованному рисунку Кроусона), современный, Южная Америка

Сравнение. Отличается от других родов присутствием лишь одной пары бугров на голове и отсутствием на переднегруди борозд для вкладывания ног, а также анастомозом между  $CuA$  и  $A_2$  на середине надкрылья.

#### СЕМЕЙСТВО TALDYCUPEDIDAE ROHDENDORF, 1961

Taldycupidae: Родендорф, 1961а, стр. 412

Описание. Жуки довольно мелкие, вытянутые, слабо уплощенные; их надкрылья с решетчатым жилкованием. Строение тела известно лишь для одного вида. Голова прогнатная, с очень узкой гулярной пластинкой. Антенны немного утолщены к вершине, число их члеников неизвестно. Переднегрудь с небольшими параноталиями. Средние тазики тесно сближены, почти соприкасаются. Заднегрудка заметно короче своей ширины на заднем крае, задние тазики поперечные, соприкасающиеся, полностью отделяют заднегрудь и брюшко. Заднегрудные швы и шов между заднегрудкой и задними трохантинами отчетливые. Брюшко с пятью сильно выпуклыми стернитами, налегающими друг на друга черепицеобразно. Надкрылье с десятью рядами ячеек, между которыми девять полных жилок и одна укороченная. Продольные и поперечные жилки одинаковой толщины, часто сильно утолщены, не уже ячеек. Номенклатура жилок дается по аналогии с таковой Permocupedidae: вторая от переднего края жилка — радиальная ( $R$ ), четвертая — медиальная ( $M$ ), шестая — передняя кубитальная ( $CuA$ ) и восьмая — передняя анальная ( $A_2$ ). Основание кубитального поля часто с четырьмя рядами ячеек, реже — с тремя или двумя, основание поля за  $A_2$  — с тремя.  $A_2$  обычно выходит в вершину надкрылья, реже — на его шовный край. Короткая  $A_3$  редко выходит на шовный край, обычно впадает в предыдущую.

Состав. Пять родов в верхней перми Евразии и триасе Австралии.

Сравнение. Отличается от других семейств надкрыльями с решетчатым жилкованием из толстых гомонимных жилок. От некоторых Cupedidae, имеющих мало отличающиеся основные и промежуточные продольные жилки, отличается присутствием более чем двух рядов ячеек в основании кубитального поля или впадающей в предыдущую жилку  $A_3$ .

Замечания. Из родов, описанных Родендорфом (1961а) в этом семействе, род *Iohthyocupes*, имеющий отличающиеся основные и промежуточные жилки надкрылья, переведен нами в семейство Permocupedidae, а роды *Schizotaldycupes* и *Carinicipes* соединены вместе и переведены в семейство Rhombocoleidae, так как они имели «щель» — зацепку на нижней стороне надкрылья и лишь три основные жилки.

Так как строение тела известно только для одного представителя, предлагаемая нами система Taldycupidae основывается на строении надкрылий и, следовательно, сильно паратаксономична.

#### Таблица для определения родов семейства Taldycupidae

1. Вдоль шовного края надкрылья идет составная жилка из  $A_3$ , дистального отрезка  $A_2$  и промежуточной между ними, проксимальная часть  $A_2$  косо подходит к этой жилке на середине надкрылья *Tychticupoides*
- $A_2$  доходит до вершины надкрылья, не образует составной с промежуточной за ней *Tychticupes* 2
2. Укороченная  $A_3$  выходит на шовный край надкрылья *Tychticupes* 3
- Укороченная  $A_3$  впадает в предыдущую жилку *Taldycupes*
3. Основание кубитального поля с четырьмя рядами ячеек *Taldycupes* 4
- В основании кубитального поля менее четырех рядов ячеек *Tecticipes*
4. Основание кубитального поля с тремя рядами ячеек *Simmondsia*
- Основание кубитального поля с двумя рядами ячеек

#### Род *Tychticupes* Rohdendorf, 1961

*Tychticupes*: Родендорф, 1961а, стр. 426; ф. ф. quoad *T. radtshenkoi*  
*Taldycupes*: Родендорф, 1961а, стр. 422; ф. ф. quoad *T. beljanini*

Типовой вид — *T. radtshenkoi* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

Описание. Надкрылье довольно широкое, выпуклое.  $R$  и  $M$  выходят на передний край надкрылья у вершины,  $CuA$  в вершину,  $A_2$  на шовный край в вершинной четверти.  $A_3$  явно впадает в шовный край надкрылья. Основание кубитального поля с четырьмя рядами ячеек, ряды по обеим сторонам  $CuP$  примерно одинаковой длины.

Видовой состав. Два вида в ерунаковской свите верхней перми Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Отличается от всех родов семейства выходящей на шовный край надкрылья  $A_3$ .

Замечание. Из рода *Tychticupes* Rohdendorf в его оригинальном понимании лишь один типовой вид обладает выходящей на шовный край надкрылья  $A_3$ , поэтому все остальные виды из этого рода нами исключены. Нам представляется, что особенности строения поверхности надкрылья, послужившие основой для их объединения, недостаточны, так как сильно зависят от фоссилизационных изменений. *Taldycupes beljanini* Rohdendorf, также имеющий подобное строение  $A_3$ , мы переводим в род *Tychticupes*.

#### Таблица для определения видов рода *Tychticupes*

1.  $A_2$  заметно длиннее промежуточной за ней, между их концами 5 ячеек. Длина надкрылья 2,5 мм (рис. 65) *T. radtshenkoi* Rohdendorf, 1961
- $A_2$  едва длиннее промежуточной за ней, между их концами 1—2 ячеек. Длина надкрылья 4 мм *T. beljanini* Rohdendorf 1961

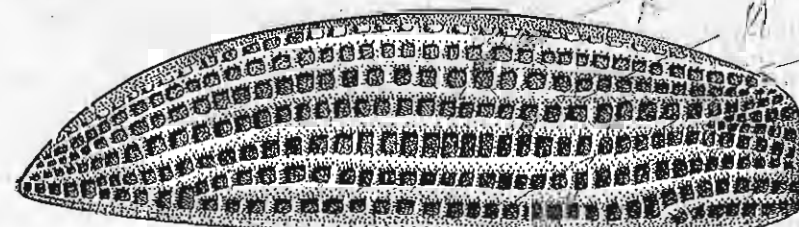


Рис. 65. *Tychticupes radtshenkoi* Rohdendorf  
голотип, верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II

# Род *Tychtipoides* Rohdendorf, 1961

*Tychtipoides*: Родендорф, 1961а, стр. 430.

Типовой вид — *T. grjasevi* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.



Рис. 66. *Tychtipoides grjasevi* Rohdendorf

голотип, верхняя пермь, ерунаковская свита, Кузнецкий бассейн, Соколова II

Описание. Надкрылье (рис. 66) длинное, параллельностороннее. Вдоль шовного края надкрылья проходит составная жилка, образованная  $A_3$  и дистальными отрезками трех предшествующих ей жилок. Проксимальные участки этих жилок косо впадают в эту составную:  $A_2$  близ середины, промежуточная перед ней немного дистальнее.  $A_3$  длинная, за ней не менее 7 ячеек. Ячейки прямоугольные, слегка вытянуты вдоль надкрылья. Длина надкрылья 4,5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Резко выделяется среди других родов косым положением проксимальных частей трех задних жилок надкрылья, впадающих в составную жилку, образованную их дистальными частями.

# Род *Taldycupes* Rohdendorf, 1961

*Taldycupes*: Родендорф, 1961а, стр. 421; excl. *T. chachlovi* et *T. beljanini*  
*Taldycupidium*: Родендорф, 1961а, стр. 424; syn. nov.

*Cryptocupes*: Родендорф, 1961а, стр. 425; syn. nov.

*Tychtipoides*: Родендорф, 1961а, стр. 429; p. p., quoad *T. vasuchitshevi*

Типовой вид — *T. khalfini* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

Описание. Надкрылье довольно широкое, маловыпуклое. Продольные жилки прямые или слабо зигзагообразные, в последнем случае ячейки шестиугольные. Возможно, что последнее представляет собой результат фоссилизационного изменения, так как зигзагообразные жилки встречаются только на надкрыльях, искаженных косым растяжением.  $R$  выходит на передний край надкрылья,  $M$  — в вершину надкрылья,  $CuA$  — на шовный край непосредственно перед вершиной,  $A_2$  — в вершинной четверти,  $A_3$  впадает в предыдущую промежуточную. Основание кубитального поля с четырьмя рядами ячеек. Ряд ячеек за  $CuP$  вдвое длиннее ряда ячеек перед ней.

Видовой состав. Четыре вида в ерунаковской свите верхней перми Кузнецкого бассейна и один вид в майчатской свите верхней перми Кендерлыкской мульды в хребте Саур.

Сравнение. Отличается от других родов свободной вершиной  $A_2$ , впадением  $A_3$  в предыдущую и четырьмя рядами ячеек в основании кубитального поля, из которых два средних сильно неравные.

Замечания. Два вида, описанные Родендорфом как *Taldycupes chachlovi* и *Taldycupes beljanini*, исключаются нами из состава рода. Первый из них имеет отличающиеся основные и промежуточные жилки и должен быть отнесен к семейству Pergosipedidae, второй из-за строения  $A_3$  переведен нами в род *Tychtipoides* Rohdendorf. Мы переводим в этот род *Taldycupidium bergi* Rohdendorf, так как приведенные в его ори-

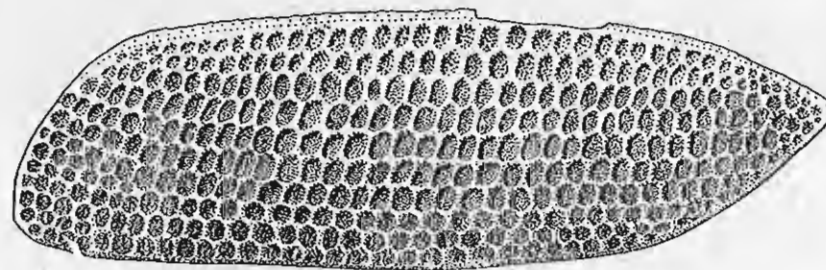


Рис. 67. *Taldycupes khalfini* Rohdendorf

Голотип, верхняя пермь, ерунаковская свита, Кузнецкий бассейн, Соколова II

гинальном описании отличия — мелкие ячейки и косая исчерченность надкрылья — представляются нам полностью связанными с постфоссилизационными изменениями. *Cryptocupes rjabini* Rohdendorf считается нами синонимом *Taldycupes bergi* (Rohdendorf), так как он отличается лишь неполной сохранностью надкрылья — субкостальное поле подогнуто, поэтому на надкрылье видно только восемь рядов ячеек. Мы переводим в этот род и *Tychtipoides vasuchitshevi* Rohdendorf, не похожий на тип своего рода по строению  $A_3$  и сходный с типом рода *Taldycupes* по этому признаку и строению кубитального поля. Кроме того, ниже мы описываем новый вид этого рода из верхней перми Кендерлыкской мульды.

## Таблица для определения видов рода *Taldycupes*

- Ряд ячеек за  $A_3$  длиннее третьего ряда ячеек в основании кубитального поля, продольные жилки прямые, ячейки прямоугольные . . . . . 2
- Ряд ячеек за  $A_3$  короче третьего ряда ячеек в основании кубитального поля, продольные жилки слабо зигзагообразные, ячейки шестиугольные . . . . . 4
- $A_2$  и промежуточная за ней независимо выходят на шовный край надкрылья, ячейки в основании кубитального поля не мельче ячеек в основаниях других полей. Длина надкрылья 4 мм . . . . . *T. reticulatus* sp. nov.
- $A_2$  и промежуточная за ней соединяются перед вершиной надкрылья, ячейки в основании кубитального поля заметно мельче, чем в основаниях других полей . . . . . 3
- Расстояние по шовному краю между основанием надкрылья и концом  $A_3$  меньше расстояния между концом  $A_2$  и вершиной надкрылья. Длина надкрылья 2,8 мм (табл. III, фиг. 10). Ерунаковская свита Кузнецкого бассейна . . . . . *T. moltshanovi* Rohdendorf, 1961
- Расстояние по шовному краю надкрылья между его основанием и концом  $A_3$  больше расстояния между концом  $A_2$  и вершиной надкрылья. Длина надкрылья 3,3 мм (табл. III, фиг. 12). Ерунаковская свита Кузнецкого бассейна . . . . . *T. vasuchitshevi* (Rohdendorf), 1961
- Крупнее. Длина надкрылья 2,9 мм (см. рис. 67). Ерунаковская свита Кузнецкого бассейна . . . . . *T. khalfini* Rohdendorf, 1961
- Мельче. Длина надкрылья 2 мм. Ерунаковская свита Кузнецкого бассейна . . . . . *T. bergi* (Rohdendorf), 1961

Голотип — ПИН № 2494/2, левое надкрылье; Восточный Казахстан, хребет Саур, Караунгур; верхняя пермь, майчатская свита.

Описание. Надкрылье параллельностороннее, перед вершиной равномерно сужено. Продольные жилки не уже ячеек, чуть шире поперечных, прямые, ячеи квадратные.  $A_2$  выходит на шовный край в вершинной  $1/5$ , расстояние между ее концом и вершиной надкрылья длиннее, чем  $A_3$ . Все жилки, кроме  $A_3$ , свободно выходят на край надкрылья. Ряд ячей перед  $CuP$  с 4, за ней — с 6 ячеями. За  $A_3$  5 ячей. Длина надкрылья 4 мм.

Сравнение. Отличается от других видов длиной  $A_3$ , не сливающимися перед вершиной жилками  $A_2$  и промежуточной за ней.

Материал. Голотип.

### Род *Tecticipes* Rohdendorf, 1961

*Tecticipes*: Родендорф, 1961а, стр. 417

*Stegocupes*: Родендорф, 1961а, стр. 418; syn. nov., p. p. excl. *S. fedotovi*

*Tychtipes*: Родендорф, 1961а, стр. 427; p. p. quoad *T. tshichatsheffi*

Типовой вид — *T. heckeri* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ильинская свита; Кузнецкий бассейн, Сурикова I.

Описание. Голова (рис. 68, а) едва длиннее своей ширины, сужена вперед от висков, глаза выпуклые. Гулярная пластинка узкая, в четыре

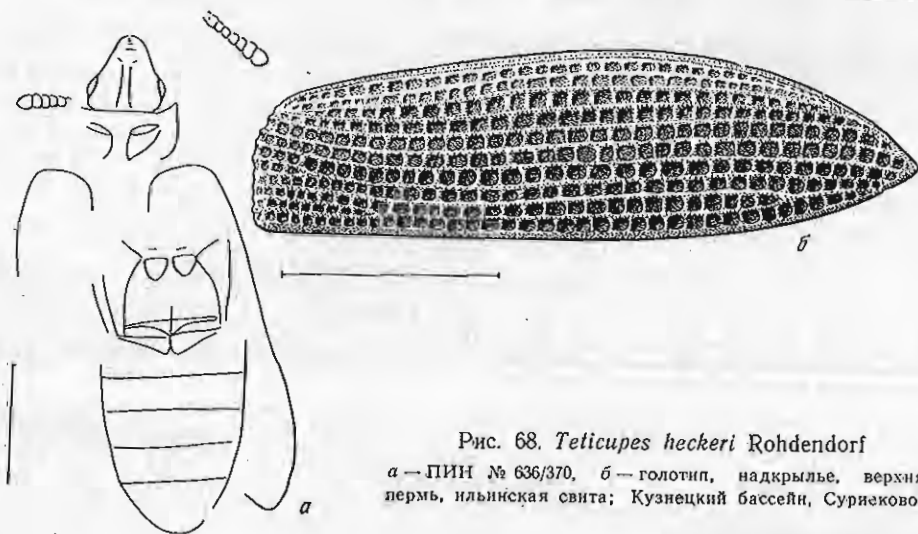


Рис. 68. *Tecticipes heckeri* Rohdendorf

а — ПИН № 636/370, б — голотип, надкрылье, верхняя пермь, ильинская свита; Кузнецкий бассейн, Сурикова I

раза длиннее своей ширины. Антенны булабовидные. Переднегрудь поперечная, ее передние углы заметно вытянуты вперед, задние округлены. Передние тазики торчащие, их трохантин отчетливые. Средние тазики слегка вытянуты назад, тесно сближенные. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед. Второй — четвертый стерниты брюшка почти равной длины, сильно приподняты в задней половине, последний вдвое длиннее их. Надкрылье выпуклое, немного расширено за серединой.  $R$  и  $M$  выходят на передний край надкрылья,  $CuA$  — в его вершину,  $A_3$  впадает в предшествующую жилку, между ними 8—9 ячей. В основа-

<sup>1</sup> Название вида от *reticulatus* (лат.) — сетчатый.

нии кубитального поля три ряда ячей, средний ряд короткий, в нем 3—4 ячей. Жилки заметно уже ячей, ячеи прямоугольные.

Видовой состав. Два вида в ильинской свите верхней перми Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Отличается от всех родов тремя рядами ячей в основании кубитального поля.

Замечание. Представляется, что *Stegocupes efremovi* Rohdendorf — синоним *Tecticipes heckeri* Rohdendorf, так как по оригинальному описанию род *Stegocupes* отличается от рода *Tecticipes* только плохо заметными ячеями. Это отличие не может считаться существенным из-за того, что различия между прямым и обратным отпечатком голотипа *Stegocupes efremovi* больше, чем между его обратным отпечатком и голотипом *Tecticipes heckeri*. *Tecticipes tshichatsheffi* Rohdendorf считается синонимом *Tecticipes indistinctus* Rohdendorf, так как последний, согласно оригинальному описанию, отличается только меньшим числом рядов ячей, что является просто результатом его неполной сохранности.

### Таблица для определения видов рода *Tecticipes*

1.  $A_2$  сливается перед вершиной с промежуточной за ней. Длина жука 4 мм (табл. III, фиг. 8, 9; рис. 68). Длина надкрылья 2,8—3,1 мм. *T. heckeri* Rohdendorf, 1961 —  $A_2$  и промежуточная за ней независимо выходят на шовный край надкрылья. Длина надкрылья 2,4—2,6 мм. *T. indistinctus* Rohdendorf, 1961

### Род *Simmondsia* Dunstan, 1924

*Simmondsia*: Dunstan, 1924, стр. 35

*Tychtipes*: Родендорф, 1961а, стр. 427; p. p. quoad *T. ragosini*

Типовой вид — *S. subpiriformis* Dunstan, 1924; верхний триас, Австралия, Квинсленд, Денмарк-Хилл.

Описание. Надкрылье довольно широкое, мало выпуклое. Выходит в вершину надкрылья,  $A_2$  — на шовный край близ нее,  $A_3$  впадает в промежуточную перед ней. Основание кубитального поля с двумя рядами ячей.

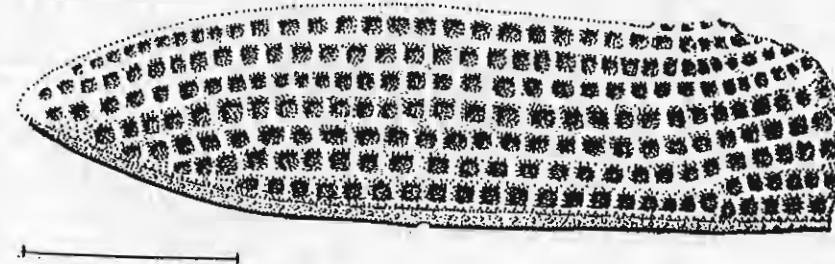


Рис. 69. *Simmondsia ragosini* (Rohdendorf)

голотип, верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II

Видовой состав. Два вида в верхнем триасе Австралии и один — в ерунаковской свите верхней перми Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Отличается от всех родов присутствием лишь двух рядов ячей в основании кубитального поля.

Замечания. В оригинальном описании рода *Simmondsia* Dunstan на надкрылье указано лишь восемь полных продольных жилок. На надкрылье *Simmondsia ragosini* (Rohdendorf) видно только семь жилок, но

по аналогии с остальными Taldycupedidae представляется весьма вероятным, что это — результат подгибания субкостального поля и полное надкрылье *Simmondsia* имело, как и у других Taldycupedidae, девять продольных жилок.

*Tychticupes ragosini* Rohdendorf отнесен нами в род *Simmondsia* Dunstan из-за присутствия лишь двух рядов ячеек в основании кубитального поля и вдающейся в промежуточную перед ней  $A_3$ .

Таблица для определения видов рода *Simmondsia*

1. Жилки медиального и кубитального полей близ основания дуговидно изогнуты 2  
— Жилки медиального и кубитального полей прямые. Длина надкрылья 5 мм. Верхний триас Австралии *S. cylindrica* Dunstan, 1924
2.  $A_2$  выходит на шовный край надкрылья в вершинной  $1/5$ . Длина надкрылья 4 мм (рис. 69). Брунаковская свита верхней перми Кузнецкого бассейна *S. ragosini* (Rohdendorf), 1961
- $A_2$  выходит на шовный край надкрылья у самой его вершины. Длина надкрылья 3 мм. Верхний триас Австралии *S. subpiriformis* Dunstan, 1924.

Taldycupedidae incertae sedis

Gen.? *ussovi* Rohdendorf, 1961

«*Tychticupes*» *ussovi*: Родендорф, 1961, стр. 427

Неполное надкрылье с сохранившимся только передним краем. Род определить невозможно.

Gen.? *Javorskyi* Rohdendorf, 1961

«*Uskaticupes*» *javorskyi*: Родендорф, 1961, стр. 431

Сильно деформированное растяжением в длину и подгибанием передних полей надкрылья. Род определить невозможно.

Gen.? sp.?

Два надкрылья без оснований и с подогнутыми передними полями. Жилки заметно уже ячеек. Ячей вытянуты вдоль надкрылья. Длина надкрылья 4 мм. Единственный остаток жуков семейства Taldycupedidae, найденный на территории Европейской части СССР. Верхняя пермь, казанский ярус; Южное Приуралье, Кузминовские отвалы Каргалинских медных рудников.

СЕМЕЙСТВО ADEMOSYNIDAE PONOMARENKO, 1968

Ademosynidae: Пономаренко, 1968, стр. 128

Описание. Жуки мелкие, реже средних размеров. Тело овальное или вытянутое. Голова направлена косо вперед — вниз, реже прогнатная или опистогнатная (рис. 70); мандибулы обычно небольшие, редко торчащие; антенны тонкие, нитевидные. Переднегрудь поперечная, часто наклонена вперед — вниз, плевральные швы отчетливые, свободные, параноталии отсутствуют или очень узкие. Передние тазики разделены отростком переднегрудки, их впадины назад открытые или слегка прикрыты с боков выростами проплевры. Среднегрудь очень короткая, среднегрудка без отчетливых продольного и поперечного швов. Средние тазики расставленные, средне- и заднегрудка между ними разделены отчетливым швом. Заднегрудка трапециевидная с продольным и поперечным швами, последний бывает малоотчетливым. Задние трохантеры

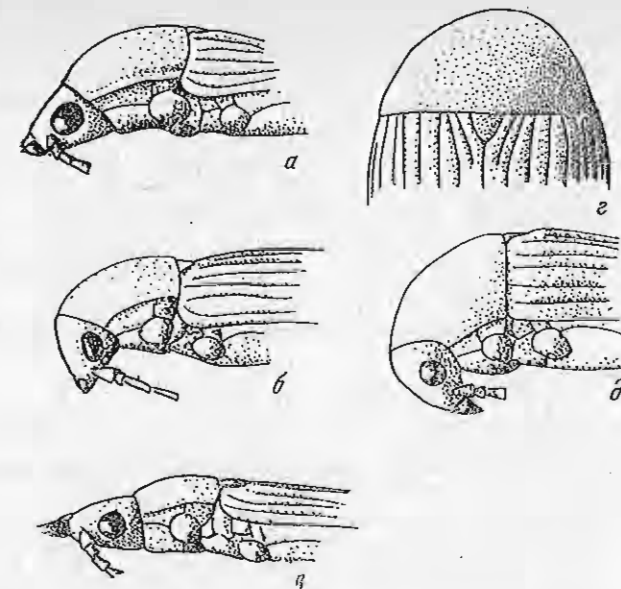


Рис. 70. Голова и переднегрудь различных представителей Ademosynidae, реконструкция

a — *Dolichosyne*, б — *Ademosyne*, в — *Gnathosyne*, г, д — *Sphaerosyne*

обычно хорошо заметны. Брюшко с пятью видимыми стернитами, соединенными очень подвижно, часто сегменты брюшка телескопически втягивались один в другой. Надкрылья с 9—10-точечными бороздками иногда точки заметны очень плохо. Строение крыльев достоверных адемосинид неизвестно, возможно, что представителю этого семейства принадлежали крылья, изображенные на рис. 18, ж—з. Ноги ходильные, членики лапок линейные. Яйцеклад довольно длинный, цилиндрический, на конце с двумя придатками. Тело гладкое, реже в некрупных бугорках.

Состав. Семь родов в мезозое Азии и Австралии. Представители этого семейства найдены также в раннем мезозое Западной Европы, но точное определение их систематического положения невозможно из-за неточных описаний и рисунков. Сходные по строению надкрылья найдены в верхней перми Азии и Австралии.

Сравнение. От всех семейств архостемат, кроме Rhombocoleidae, отличается надкрыльями с точечными бороздами, от Rhombocoleidae отличается отсутствием выступа на нижней стороне надкрылья и свободными передними тазиками.

Замечание. Представители этого семейства архостемат наиболее близки к подотряду Polyphaga и очень трудно отличимы от таких его представителей, как Hydrophilidae, Derodontidae и др. Более того, возможно, что некоторые из жуков, относимых нами к адемосинидам, следовало бы отнести не к Archostemata, а к Polyphaga. Надежной основой для их классификации могло бы послужить лишь строение задних крыльев и личинки, но первые еще не найдены, а нахождение последних вообще маловероятно. Нами (Пономаренко, 1968) эти жуки отнесены к архостематам на основании наличия плевральных швов переднегрудки и того, что эпистерны заднегрудки доходят до впадин средних тазиков. Следует, однако, сказать, что довольно отчетливые следы проплевральных швов можно видеть у Hydrophilidae, а эпистерны заднегрудки доходит до средних тазиков у Derodontus. Наиболее примитивные Polyphaga вполне могли иметь оба этих признака. Все же мы считаем наиболее правильным на современном уровне знаний относить их к Archostemata, хотя найденные вместе с ними в нижнетриасовом местонахождении Джайляучо жуки, у которых эпистерны заднегрудки не доходят до

средних тазиков и которые были отнесены к подотряду Lolyphaga, очень похожи на них по строению многих частей тела.

Семейство было установлено нами (Пономаренко, 1968) для рода *Ademosyne* Handlirsch, 1906 из верхнего триаса Австралии, и нового рода *Ranis* из юры Каратау. Ниже описываются два новых рода и новые виды рода *Ademosyne* из нижнего триаса Средней Азии (Джайляучо), новый род и новый вид рода *Ranis* из нижней юры Средней Азии (Иссык-Куль, Кызыл-Кия), новый род из нижней юры Восточного Казахстана (Кендерлык) и новый род из нижнего мела (?) Забайкалья (Байса).

Таблица для определения родов семейства Ademosynidae

- |                                                                                                                                                                              |                    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| 1. Заднегрудка не сужена вперед, прямоугольная . . . . .                                                                                                                     | <i>Petrosyne</i>   |
| — Заднегрудка заметно сужена вперед . . . . .                                                                                                                                | 2                  |
| 2. Голова prognathная, голова, переднеспинка и надкрылья образуют при взгляде сбоку прямую линию . . . . .                                                                   | 3                  |
| — Голова orthognathная или opisthognathная, переднеспинка и голова сильно отогнуты вниз по сравнению с надкрыльями . . . . .                                                 | 5                  |
| 3. Медиальные концы задних тазиков сдвинуты назад вдоль средней линии тела, задние троханты отчетливые. Голова поперечная . . . . .                                          | <i>Ranis</i>       |
| — Передний край задних тазиков образует с осью тела прямой угол, голова равной длины и ширины или длиннее . . . . .                                                          | 4                  |
| 4. Переднегрудь почти не сужена вперед, переднегрудка перед тазиками длиннее отростка, заднегрудка округло сужена вперед, так что ее бока образованы кривой линией . . . . . | <i>Gnathosyne</i>  |
| — Переднегрудь заметно сужена вперед, переднегрудка перед тазиками не длиннее, обычно заметно короче отростка, заднегрудка трапецевидная . . . . .                           | <i>Dolichosyne</i> |
| 5. Медиальные концы задних тазиков сдвинуты назад вдоль оси тела . . . . .                                                                                                   | <i>Ademosyne</i>   |
| — Задние тазики образуют с осью тела прямой угол . . . . .                                                                                                                   | 6                  |
| 6. Голова более чем вдвое уже основания переднегрудки, переднегрудка перед тазиками короче отростка . . . . .                                                                | <i>Sphaerosyne</i> |
| — Голова в полтора раза уже основания переднегрудки, переднегрудка перед тазиками длиннее отростка . . . . .                                                                 | <i>Cephalosyne</i> |

#### Род *Dolichosyne* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *D. confragosa* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие или средних размеров, вытянуто-овальные, переднегрудь не наклонена вниз, голова prognathная или очень слабо hypognathная. Глаза заметно сдвинуты на спинную сторону головы; мандибулы большие, торчащие; антенны тонкие, нитевидные. Переднегрудь сужена вперед, поперечная; диск ее сильно выпуклый; параноталии узкие, вперед сходят на нет. Переднегрудка перед передними тазиками короче отростка между ними, плевры узкие, плевральные швы свободные. Передние тазики шаровидные. Среднегрудка короче средних тазиков, тазики поперечные, расстояние между ними уже их. Заднегрудка трапецевидная, поперечная, с отчетливыми продольным и поперечным швами. Задние троханты отчетливые. Эпистерны заднегрудки мало расширены вперед. Задние тазики довольно длинные, на заднем крае вырезаны. Брюшко выпуклое, его сегменты сочленены очень подвижно, телескопически входят друг в друга. Задние бедра слабо утолщены, голени линейные, немного длиннее бедер. Надкрылья с 9 точечными бороздами, выходящими на его края у вершины, и короткой прищитковой бороздой.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии.

<sup>1</sup> Название рода от *dolichos* (греч.) — длинный и от рода *Ademosyne* Handlirsch.

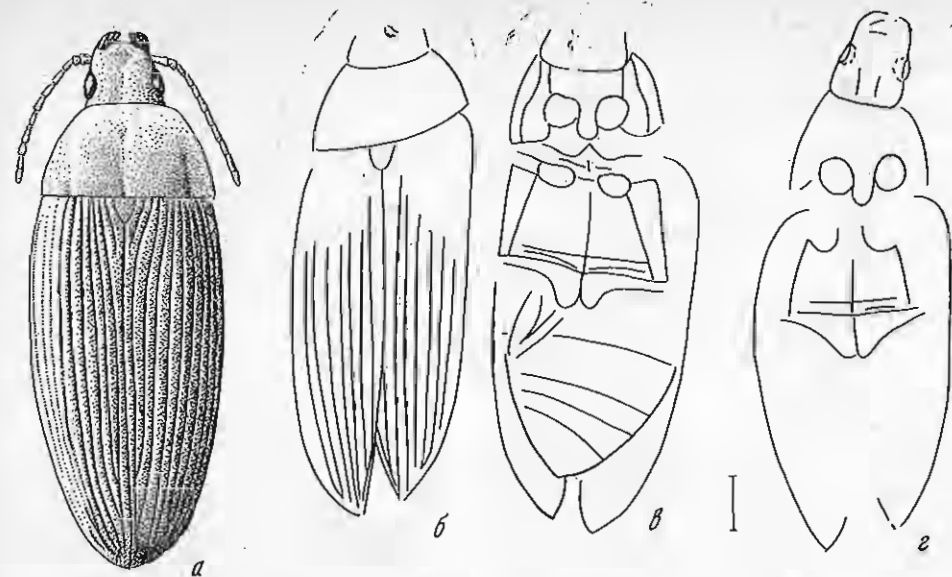


Рис. 71. *Dolichosyne confragosa* sp. nov.

a — реконструкция, б, в — голотип, ПИН № 2069/1336, z — паратип, ПИН № 2070/1551, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

Сравнение. По prognathной голове с большими челюстями, округлым передним и длинным задним тазиком близок к *Gnathosyne* gen. nov., но отличается от него суженной вперед переднегрудью с треугольными параноталиями, короткой переднегрудкой и формой заднегрудки.

Таблица для определения видов рода *Dolichosyne*

- |                                                                                                                               |                               |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| 1. Переднегрудь вдвое короче ширины на основании, отросток между передними тазиками уже их . . . . .                          | <i>D. confragosa</i> sp. nov. |
| — Переднегрудь самое большее в полтора раза короче ширины на основании, отросток между передними тазиками не уже их . . . . . | 2                             |
| 2. Голова перед глазами перетянута и отсюда вперед почти не сужена . . . . .                                                  | <i>D. rostrata</i> sp. nov.   |
| — Голова равномерно сужена вперед от затылка . . . . .                                                                        | <i>D. sulcata</i> sp. nov.    |

#### *Dolichosyne confragosa* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. X, фиг. 1; рис. 71

Голотип — ПИН № 2069/1336, остатки жука без головы и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова немного длиннее своей ширины на основании, глаза округлые, несколько сдвинутые на спинную сторону головы. Губные швы расставленные. Переднегрудь заметно сужена вперед, вдвое короче своей ширины на основании, ее передний край в полтора раза уже заднего. Переднегрудка перед тазиками немного короче тазиков, отросток в полтора раза длиннее их. Среднегрудка короче средних тазиков. Средние тазики поперечные. Заднегрудка более чем в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край почти вдвое уже заднего. Задние тазики вдвое короче своей ширины, назади с глубокой вырезкой. На надкрыльях 3-я и 4-я бороздки, считая от наружного края,

<sup>1</sup> Название вида от *confragosa* (лат.) — неровная.

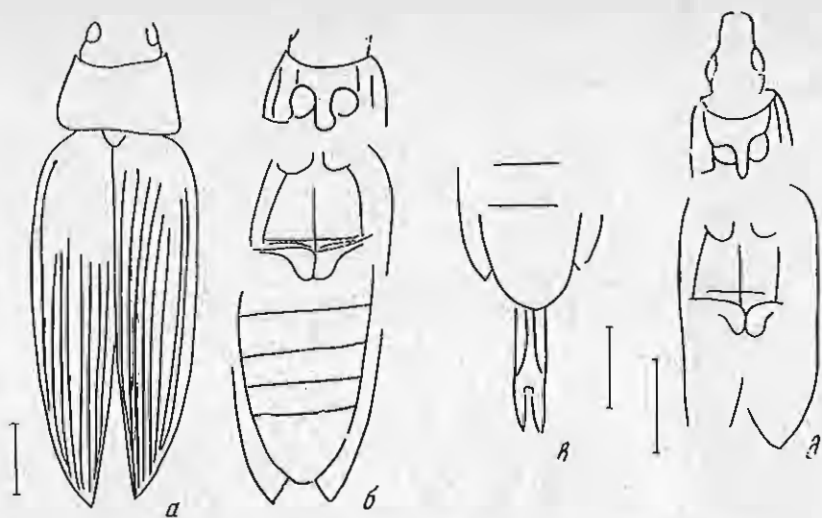


Рис. 72. Представители рода *Dolichosyne* gen. nov.

а — а — *D. sulcata* sp. nov.: а, б — голотип, ПИН № 2240/274; в — паратип, ПИН № 2240/191, конец брюшка, г — *D. rostrata* sp. nov., голотип, ПИН № 2555/1735, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

соединяются перед вершиной, 5-я и 6-я свободно выходят в нее, 7-я и 8-я впадают в 9-ю, обходящую шовный край, прищитковая бороздка довольно длинная. Тело снизу покрыто довольно крупными бугорками, сливающимися в неправильные морщинки. На стернитах брюшка большинство морщинок продольные. Переднеспинка в мелких негустых бугорках, надкрылья в слабых поперечных морщинках. Длина 9—10 мм.

Сравнение. Отличается от других видов более короткой переднегрудью, почти не суженной вперед головой и более короткой заднегрудкой.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 1725/925, 2069/1340 и 2070/1551 из того же местонахождения.

*Dolichosyne sulcata* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Рис. 72, а — г

Голотип — ПИН № 2240/274, остатки жука без передней части головы и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова примерно равной длины и ширины, не короче переднегрудки. Переднегрудь в полтора раза короче своей ширины на основании, ее передний край в полтора раза уже заднего. Переднегрудка перед передними тазиками короче тазиков, в полтора раза короче отростка. Плевры вперед почти не сужены. Заднегрудка едва короче своей ширины на заднем крае, ее передний край в полтора раза уже заднего. Эпистерны заднегрудки узкие, вперед почти не расширены. Первый стернит брюшка заметно, последний более чем вдвое длиннее остальных. На надкрылье первая и вторая бороздки выходят на наружный край, третья и четвертая соединяются перед вершиной, седьмая и восьмая впадают в девятую, обходящую шовный край надкрылья. Тело снизу в крупных бугорках, образующих спутанные морщинки. Переднеспинка в мелких разбросанных бугорках, надкрылья в тонких поперечных морщинках. Длина 7 мм.

<sup>1</sup> Название вида от *sulcata* (лат.) — бороздчатая.

Сравнение. Отличается равномерно суженной вперед головой и почти не суженными вперед проплеврами.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения еще экз. № 2240, 191, 234, 305.

*Dolichosyne rostrata* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. X, фиг. 2; рис. 72, б

Голотип — ПИН № 2555/1735, остатки жука без ног и антенн; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Тело вытянутое. Голова в полтора раза длиннее ширины на основании, перед глазами резко сужена. Переднегрудь менее чем в полтора раза короче своей ширины на основании, вперед почти не сужена, выпуклый диск переднеспинки сужен назад. Переднегрудка перед тазиками в длину примерно равна им, короче отростка. Заднегрудка мало сужена вперед, ее передний край менее чем в полтора раза уже заднего, длина примерно равна ширине заднего края. Задние тазики длинные, с сильной вырезкой по заднему краю. На надкрылье седьмая и восьмая жилки впадают в девятую. Низ в крупных бугорках, на заднегрудке и стернитах брюшка более густых и сливающихся в продольные морщинки. Надкрылья в тонких поперечных морщинках. Длина 5 мм.

Сравнение. Отличается более длинной головой и почти не суженными вперед переднегрудью и заднегрудкой.

Материал. Голотип.

Род *Gnathosyne* Ponomarenko, gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *G. akkolensis* sp. nov.; нижняя юра; Восточный Казахстан, Кендерлык.

Описание. Тело вытянутое, уплощенное; переднегрудь не отогнута вниз; голова прогнатная. Мандибулы большие, торчащие. Антенны четковидные, первый членик немного крупнее остальных, второй короче третьего. Глаза маленькие, почти боковые. Переднегрудь поперечная, переднегрудка перед тазиками длиннее их, отросток не заходит за тазики. Проплевра почти не сужена вперед, плевральные швы свободные. Среднегрудка спереди с острым выступом, немного короче средних тазиков. Передние и средние тазики округлые, несколько торчащие. Заднегрудка округло сужена вперед, ее продольный шов отчетливый лишь в задней половине, поперечный отчетливый. Задние трохантины хорошо видны. Задние тазики довольно длинные, их задний край не вырезан. Брюшко плоское.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. От других адемосинид с прогнатной головой отличается почти не суженной вперед переднегрудью, уплощенным телом и плоскими стернитами брюшка.

*Gnathosyne akkolensis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>3</sup>

Табл. X; фиг. 3; рис. 73

Голотип — ПИН № 2496/7, остатки жука без концов антенн, большинства ног и вершины брюшка; Восточный Казахстан, хребет Саур, Кендерлык; нижняя юра, толгойская свита.

<sup>1</sup> Название вида от *rostrata* (лат.) — имеющая птичий клюв.

<sup>2</sup> Название рода от *gnathos* (греч.) — челюсть и от рода *Ademosyne* Handlirsch.

<sup>3</sup> Название вида от р. Акколка.



Рис. 73. *Gnathosyne akkolensis*  
sp. nov.

голотип ПИН № 2496/7, нижняя юра;  
Восточный Казахстан, Кендырлык

Описание. Голова короче ширины ее основания, с мандибулами равна ему. Мандибулы сильно торчащие, лишь вдвое короче остальной части головы. Глаза в длину примерно равны вискам. Переднегрудь вдвое короче ширины, почти прямоугольная. Переднегрудка перед тазиками заметно длиннее их и отростка, отросток уже тазиков. Среднегрудка перед средними тазиками лишь немного короче их, Заднегрудка в длину равна ширине на основании, ее передний край в полтора раза уже заднего. Передние и средние бедра слабо утолщенные, голени едва расширены к вершине, первые четыре членика передней лапки поперечные, последний в длину почти равен им, вместе взятым, базальный членик средней лапки немного длиннее своей ширины. Голова снизу и переднегрудка в некрупных бугорках, сливающихся в продольные морщинки, остальной низ тела в более редких бугорках, верхняя сторона в редких разбросанных маленьких бугорках, кажется почти гладкой. Длина жука около 5 мм, длина сохранившейся части 4 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Ranis* Ponomarenko, 1968

*Ranis*: Пономаренко, 1968, стр. 129

Типовой вид — *Ranis ovalis* Ponomarenko, 1968; верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Тело довольно широкое, овальное или каплевидное. Голова, прогнатная, переднегрудь не отогнута вниз. Глаза немного сдвинуты на спинную сторону головы. Переднегрудь поперечная, вперед округло суженная. Переднегрудка перед тазиками длиннее их, отросток не заходит за тазики. Проплевры довольно широкие, суженные вперед. Передние тазики поперечные. Средние тазики поперечные, расстояние между ними уже их. Заднегрудка поперечная, вперед сужена слабо, продольный заднегрудной шов отчетливый лишь в ее задней половине, поперечный шов прямой, постэпистерны очень узкие, задние троханты неотчетливые. Задние тазики короткие, их медиальные концы сдвинуты назад по оси тела. Брюшко слабо выпуклое, стерниты не налегают один на другой, передний стернит длиннее остальных, последний едва длиннее предпоследнего. Надкрылье с 10 точечными бороздками.

Видовой состав. Два вида; один — тип рода из верхней? юры Южного Казахстана (Каратау), второй — из нижней юры? Средней Азии (Иссык-Куль).

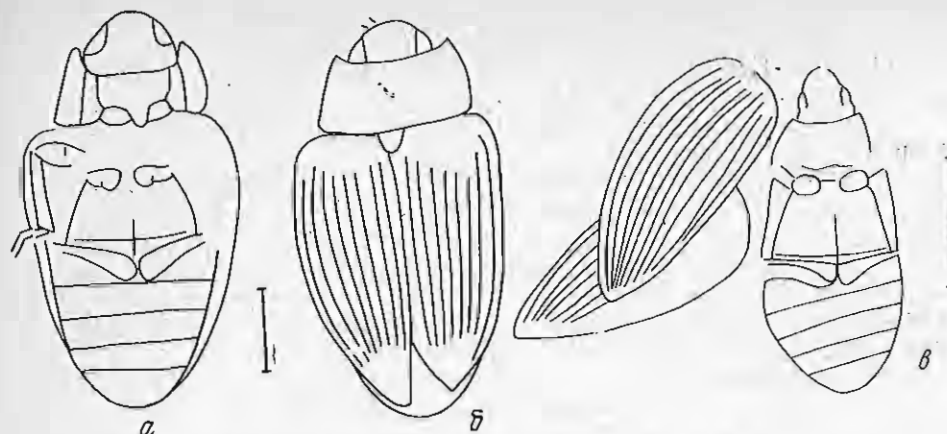


Рис. 74. Представители рода *Ranis* Ponomarenko

a, б — *R. ovalis* Ponomarenko, голотип, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау, в — *R. collevus* sp. nov., голотип ПИН № 371/1755, нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль

Сравнение. От других адемосниид с прогнатной головой отличается более широким овальным телом, поперечной головой, короткой, малосуженной вперед заднегрудкой и косыми задними тазиками.

#### Таблица для определения видов рода *Ranis*

1. Тело каплевидное, расстояние между средними тазиками более чем вдвое уже их, задние тазики доходят почти до заднего края первого стернита брюшка, последний стернит брюшка заметно длиннее предпоследнего. Длина 4,7 мм (рис. 74, a, б).  
*R. ovalis* Ponomarenko, 1968  
Верхняя? юра, Каратау
- Тело овальное, расстояние между средними тазиками лишь немного уже их, задние тазики доходят лишь до середины первого стернита брюшка, последний стернит не длиннее предпоследнего.  
*R. collevus* sp. nov.

#### *Ranis collevus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. X, фиг. 4; рис. 74, в

Голотип — ПИН № 371/1755, остатки жука с оторванными и лежащими рядом надкрыльями и не сохранившимися ногами и нижней стороной переднегрудки; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Тело овальное. Голова заметно короче своей ширины на основании, глаза большие, почти боковые. Переднегрудка более чем вдвое короче своей ширины на основании. Средние тазики в полтора раза короче своей ширины, расстояние между ними намного уже их. Заднегрудка трапециевидная, в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край в полтора раза уже заднего. Брюшко сужено с начала второго стернита, первый стернит примерно в полтора раза длиннее второго, последний не длиннее предпоследнего. Борозды надкрылья выходят на его наружный край перед вершиной. Тело в очень мелких бугорках, выглядит почти гладким. Длина жука 2,5 мм.

Сравнение. От *R. ovalis* Ponomarenko, 1968 отличается шире представленными средними тазиками и более коротким последним стернитом брюшка.

Материал. Кроме голотипа еще остатки жука без головы и переднегрудки экз. № 358/713 из того же местонахождения.

<sup>1</sup> Название вида от *collevus* (лат.) — сглаженный.

Типовой вид — *A. major* Handlirsch, 1906, верхний триас; Австралия, Денмарк-Хилл.

Описание. Мелкие жуки. Голова и переднеспинка косо направлены вперед — вниз. Голова ортогнатная. Переднегрудь заметно сужена вперед. Переднегрудка перед передними тазиками в длину примерно равна отростку. Плевры довольно узкие, плевральные швы, по-видимому, свободные. Передние тазики поперечные, их впадины сзади широко открытые. Среднегрудь узкая, спереди с выступом, средние тазики поперечные. Заднегрудка трапециевидная, поперечная. Швы заднегрудки отчетливые. Медиальные концы задних тазиков сдвинуты назад, так что тазики занимают косое положение. Трохантины задних тазиков незаметные. Задние тазики сильно поперечные, на задней стороне выдолбленные. Сегменты брюшка телескопически втягиваются один в другой, первый и последний длиннее остальных. Надкрылье с бороздками, входящими на его наружный край у вершины.

Видовой состав. Один вид в верхнем триасе Австралии и три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. От других адемсинид с ортогнатной головой отличается косыми задними тазиками.

Замечания. К этому же роду Гандлиршем (Handlirsch, 1906) и Дунстаном (Dunstan, 1925) отнесены по изолированным надкрыльям многочисленные виды из триаса Австралии. Родендорф (1961) описал один вид из верхней перми Кузнецкого бассейна также на основании изолированного надкрылья. Мы исключаем из состава рода все виды, за исключением типового, описанного по довольно полному остатку жука, так как все адемсиниды имеют сходное строение надкрылий и по изолированному надкрылью невозможно определить их род.

Таблица для определения видов рода *Ademosyne*

1. Заднегрудка не более чем в полтора раза короче своей ширины на заднем крае, поперечный заднегрудной шов угловидно выступает назад . . . . . 2
- Заднегрудка не менее чем вдвое короче своей ширины на заднем крае, поперечный заднегрудной шов прямой . . . . . 3
2. Расстояние между средними тазиками лишь немного уже их ширины. Длина 4,5 мм. Верхний триас Австралии . . . . . *A. major* Handlirsch, 1906
- Расстояние между средними тазиками в несколько раз уже их ширины . . . . . *A. kirghizica* sp. nov.
3. Тело широко-овальное, заднегрудка более чем вдвое короче своей ширины на заднем крае, расстояние между средними тазиками уже их . . . . . *A. bacca* sp. nov.
- Тело более длинное, заднегрудка вдвое короче своей ширины на заднем крае, расстояние между средними тазиками не уже их . . . . . *A. elliptica* sp. nov.

*Ademosyne kirghizica* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. 8, фиг. 5; рис. 75, а

Голотип — ПИН № 2069/1369, остатки жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Тело довольно вытянутое. Голова подогнута под переднеспинку. Переднегрудь слабо сужена вперед, переднегрудка перед передними тазиками едва короче отростка между ними. Передние тазики поперечные. Среднегрудка короткая. Средние тазики поперечные, расстояние между ними в три раза уже их. Заднегрудка менее чем в полтора раза короче своей ширины на заднем крае, ее передний край ме-

<sup>1</sup> Название вида от Киргизии.

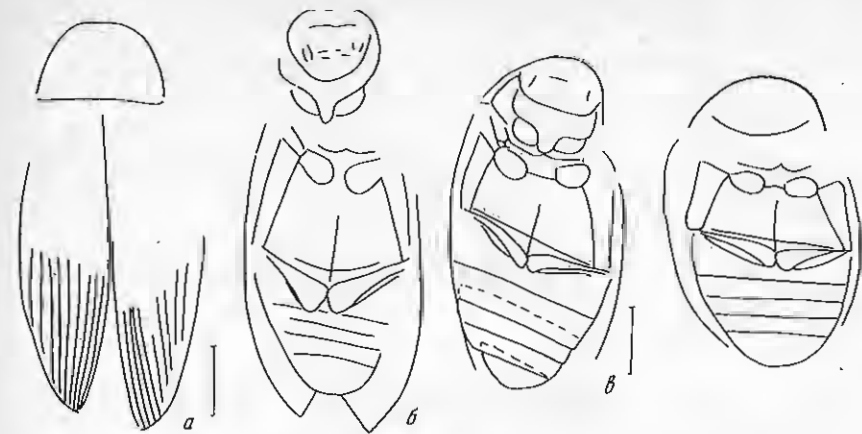


Рис. 75. Представители рода *Ademosyne* Handlirsch

а, б — *A. kirghizica* sp. nov., голотип ПИН № 2069/1369, в — *A. bacca* sp. nov., голотип ПИН № 2240/310; г — *A. elliptica* sp. nov., голотип ПИН № 2240/244, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

нее чем в полтора раза уже заднего. Заднегрудной шов угловидно выступает назад. Последний стернит брюшка примерно вдвое длиннее предпоследнего. Стерниты груди в крупных, остальное тело в мелких бугорках, на надкрыльях бугорки расставленные. Длина 6,3—6,5 мм.

Сравнение. Отличается от других видов сближенными средними тазиками и длинным последним стернитом брюшка.

Материал. Кроме голотипа еще экз. № 2555/1696 из того же местонахождения.

*Ademosyne bacca* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. X, фиг. 6; рис. 75, б

Голотип — ПИН № 2240/310, остатки жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова сильно подогнута под переднегрудь. Средние тазики вдвое шире своей длины, почти вдвое шире расстояния между ними. Заднегрудка очень широкая, заметно более чем вдвое короче своей ширины на заднем крае, ее передний край почти в два раза короче заднего. Заднегрудной шов прямой, медиальные концы задних тазиков очень мало сдвинуты назад. Последний стернит брюшка примерно в полтора раза длиннее предпоследнего. Тело снизу в мелких бугорках. Длина 4,5 мм.

Сравнение. Отличается от других видов более коротким и широким телом и слабо сдвинутыми задними тазиками.

Материал. Кроме голотипа еще экз. № 2240/294 из того же местонахождения.

*Ademosyne elliptica* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Рис. 75, в

Голотип — ПИН № 2240/224, остатки жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова сильно подогнута под переднегрудь. Переднегрудь несколько сужена вперед, переднегрудка перед передними тазиками

<sup>1</sup> Название вида от *bacca* (лат.) — бисеринка.

<sup>2</sup> Название вида от *elliptica* (лат.) — эллиптическая.

ками длиннее отростка между ними. Плевральные швы свободные. Среднегрудка очень короткая. Средние тазики в полтора раза короче своей ширины, расстояние между ними не уже их. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край менее чем в полтора раза уже заднего, поперечный заднегрудной шов прямой. Медиальные концы задних тазиков довольно сильно оттянуты назад. Последний стернит брюшка лишь немного длиннее предпоследнего. Стерниты груди в довольно крупных, брюшко — в более мелких бугорках. Длина 5 мм.

Сравнение. Отличается от других видов очень широко расставленными средними тазиками и коротким последним стернитом брюшка. Материал. Голотип.

#### Род *Cephalosyne* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *C. capitata* sp. nov.; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки мелкие. Тело овальное, вытянутое. Переднегрудь направлена вперед — вниз, голова сильно подогнута под нее, ортогнатная. Голова лишь немного уже переднегрудки. Антенны тонкие, нитевидные, довольно длинные, их членики цилиндрические, много длиннее своей ширины. Переднегрудь мало сужена вперед. Передние тазики поперечные, отросток между ними едва заходит за них, переднегрудка перед тазиками короче отростка. Проплевры на заднем крае широкая, вперед сужена. Среднегрудка короткая, трапецевидная, средние тазики поперечные. Заднегрудка поперечная, слабо сужена вперед. Продольный заднегрудной шов отчетливый лишь в задней половине заднегрудки, поперечный прерван посередине. Задние трохантины заметные. Задние тазики короткие, назади выдолблены, латерально сильно сужены, их передний край образует с осью тела прямой угол. Брюшко плоское, экземпляры с заходящими друг на друга стернитами неизвестны, последний стернит вдвое длиннее предпоследнего. Надкрылья с 9 точечными бороздами, выходящими на наружный край близ вершины, и короткой прищитковой бороздкой.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. От других родов с ортогнатной головой отличается большей головой и коротким переднегрудным отростком.

#### *Cephalosyne capitata* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. X, фиг. 8; рис. 76

Голотип — ПИН № 2240/302, остатки жука без ног; Средняя Азия; Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова едва уже вершины переднегрудки и лишь в полтора раза уже ее основания. Антенны заходят за основание переднегрудки, их членики более чем в четыре раза длиннее своей толщины. Переднегрудной отросток короче переднегрудки, лишь едва длиннее своей ширины. Расстояние между средними тазиками немного уже их. Заднегрудка в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край в полтора раза уже заднего. Низ в довольно крупных густых, верх в более мелких расставленных бугорках. Длина 6 мм.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения еще экз. № 2069/1342, 2240/130, 273 и 2555/1732.

<sup>1</sup> Название рода от *cephale* (греч.) — голова и от рода *Ademosyne* Handlirsch.

<sup>2</sup> Название вида от *capit* (лат.) — голова.

#### Род *Sphaerosyne* Ponomarenko gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *S. globosa* sp. nov.; нижний мел; Забайкалье, Байса.

Описание. Жуки мелкие, тело широко-овальное, почти округлое, сильно выпуклое. Переднегрудь направлена вперед — вниз, голова опистогнатная. Антенны слабо четковидные. Переднегрудь сильно сужена вперед. Переднегрудка перед тазиками очень короткая, вдвое короче ширины переднегрудного отростка. Отросток широкий, расширенный к вершине, на вершине прямо обрубленный. Среднегрудка перед средними тазиками в несколько раз короче их, на середине с заостренным вперед выступом. Шов между средне- и заднегрудью резкий. Заднегрудка сильно поперечная, заметно сужена вперед, продольный заднегрудной шов виден только в ее задней половине, поперечный шов и трохантины неотчетливые. Задние тазики очень короткие. Брюшко выпуклое, стерниты его налегают один на другой, швы между тремя последними на середине округло изогнуты вперед. Надкрылья со слабыми бороздами сверху и рядами ячеек снизу. Тело покрыто некрупными бугорками и редкими довольно длинными волосками.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов очень короткой переднегрудкой и тупым на вершине интеркоксальным отростком.

#### *Sphaerosyne globosa* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. X, фиг. 9; рис. 77

Голотип — ПИН № 1989/2952, остатки жука без ног; Забайкалье, Байса; нижний мел?

Описание. Длина жука лишь немного больше ширины. Переднегрудь сильно сужена вперед, ее передний край вдвое уже заднего. Переднегрудка перед тазиками более чем вдвое короче тазиков и отростка. Отросток немного длиннее своей ширины, на вершине тупой. Среднегрудка втрое короче средних тазиков, расстояние между тазиками вдвое уже их. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, вперед округло сужена, ее передний край почти вдвое уже заднего. Брюшко сужено от основания. Длина 6 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Petrosyne* Ponomarenko gen. nov.<sup>3</sup>

Типовой вид — *P. liassica* sp. nov.; нижняя юра, Средняя Азия, Кызыл-Кия.

Описание. Жуки довольно крупные. Переднегрудь поперечная, направлена косо вперед — вниз. Переднегрудка перед передними тазиками короче отростка между ними, отросток заметно заходит за тазики. Проплевры неширокие, вперед не сужены, плевральные швы свободные, их эпимер образует медиальный выступ, частично закрывающий сзади впадину переднего тазика. Среднегрудка короткая, с килевидно приподнятым заостренным вперед выступом. Средние тазики поперечные, расстояние между ними много уже их. Заднегрудка и эпистерны заднегрудки прямоугольные. Продольный заднегрудной шов резкий, проходит во вдавленной борозде, поперечный шов и трохантины малозаметные. Задние тазики очень короткие. Брюшко почти плоское, последний стернит

<sup>1</sup> Название рода от *sphaera* (греч.) — шар и от рода *Ademosyne* Handlirsch.

<sup>2</sup> Название вида от *globosa* (лат.) — шарообразный.

<sup>3</sup> Название рода от *petros* (греч.) — камень и от рода *Ademosyne* Handlirsch.

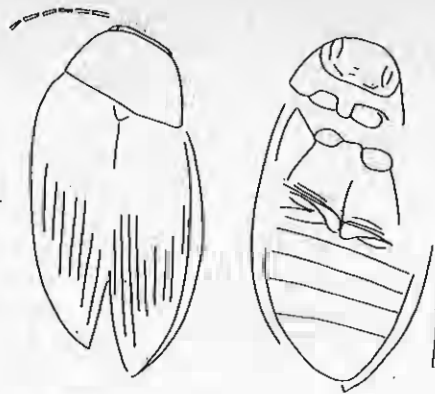


Рис. 76. *Cephalosyne capitata* sp. nov.

голотип ПИН № 2240/302, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

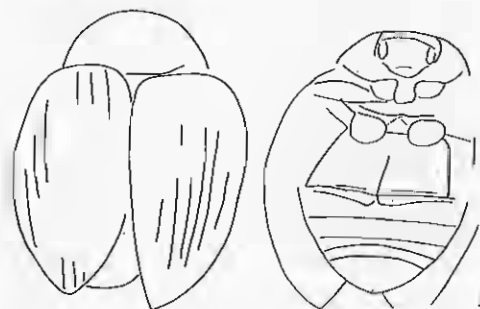


Рис. 77. *Sphaerosyne globosa* sp. nov.

голотип ПИН № 1989/2952, нижний мел; Забайкалье, Байса



Рис. 78. *Petrosyne liassica* sp. nov.

голотип ПИН № 166/39, нижняя юра, Средняя Азия, Кызыл-Кия

заметно длиннее предпоследнего. Надкрылье с 10 бороздами, свободно выходящими в вершину.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Единственный род семейства с не суженной вперед заднегрудкой. По строению переднегрудки похож на род *Ademosyne* Handlirsch, по строению брюшка — на *Cephalosyne* gen. nov.

*Petrosyne liassica* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. X, фиг. 10; рис. 78

Голотип — ПИН № 166/39, остатки жука без головы и ног; Средняя Азия, Кызыл-Кия; нижняя юра.

Описание. Переднегрудь поперечная, вперед не суженная. Переднегрудка перед передними тазиками узкая, не шире отростка между ними. Передние тазики округлые, отросток далеко заходит за них. Среднегрудка менее чем вдвое короче средних тазиков. Средние тазики поперечные, почти соприкасаются. Заднегрудка примерно равной длины и ширины. Задние тазики не менее чем вчетверо короче своей ширины. Брюшко сужено с начала второго стернита, первый и второй стерниты примерно вдвое длиннее остальных. Переднегрудка в крупных бугорках, образующих поперечные морщинки, остальное тело в очень мелких бугорках. Длина 19 мм.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО ASIOCOLEIDAE ROHDENDORF, 1961

Asiocoleidae: Родендорф, 1961а, стр. 396

Описание. Известно только строение надкрылий. Надкрылья с жилкованием из хорошо различающихся основных и промежуточных жилок, жилки явно уже ячеей. Основных жилок семь: пять полных ( $SC$ ,  $RS$ ,  $M$ ,  $CuA$ ,  $A_2$ ) и две укороченные ( $CuP$  и  $A_3$ ). Эпиплевра с рядом ячеей.  $R$  не выделяется среди промежуточных, субкостальное и радиальное поля слиты, основание общего поля не менее чем с четырьмя рядами ячеей.  $RS$  не имеет выраженных ветвей, но в поле до пяти рядов ячеей. Общий ствол  $M+CuA$  достигает середины надкрылья.  $CuP$  короткая. Поле между общим стволом  $M+CuA$  и  $A_2$  с семью рядами ячеей.  $CuA$  косо идет к шовному краю надкрылья;  $A_2$  параллельна краю, впадает в развилку  $M$  и  $CuA$ . Позади короткой  $A_3$  один ряд ячеей.

Состав. Один род в верхней? перми (кузнецкая свита) Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Легко отличается от других семейств крестообразной фигурой, образованной на надкрылье основными жилками. По жилкованию надкрылий ближе всего к семейству *Tshekardocoleidae*, от которого отличается отсутствием явственной  $R$  и одним рядом ячеей позади  $A_3$ , и *Tricoleidae*, от которого отличается большим числом рядов ячеей в двух полях надкрылья и впадением  $A_2$  в развилку  $M+CuA$ .

Род *Asiocoleus* Rohdendorf, 1961

*Asiocoleus*: Родендорф, 1961а, стр. 396

Типовой вид — *A. novojilovi* Rohdendorf, 1961; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Жуки довольно мелкие. Надкрылье (табл. XI, фиг. 1; рис. 79) выпуклое, вытянутое, неширокое, его края почти прямые.

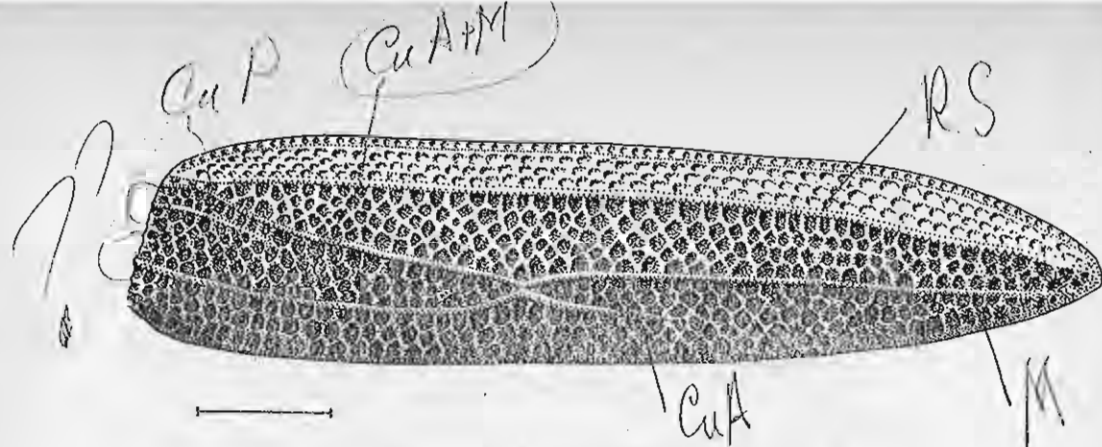


Рис. 79. *Asiocoleus novojilovi* Rohdendorf  
голотип, верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

Эпиплевра и шовная кайма узкие. Основные жилки толстые, лишь немного уже ячеек, промежуточные зигзагообразные. Субкостальное поле на основании с четырьмя, за серединой с тремя рядами ячеек. RS параллельна переднему краю, за ней у перекреста пять рядов ячеек. M выходит в вершину надкрылья, CuA идет к шовному краю, CuP в длину равна 9 ячейм. Поле  $A_2$  при основании с двумя, дистальнее с тремя рядами ячеек.  $A_3$  явственная, короткая, за ней 6 ячеек. Длина надкрылья единственного вида 7,4 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

#### СЕМЕЙСТВО TRICOLEIDAE PONOMARENKO, fam. nov.

Описание. Известно только строение надкрылья. Надкрылья с сетчатым жилкованием, жилки довольно высокие, основные хорошо отличаются от промежуточных, ячейки не бывают уже жилок. Основных жилок три, по-видимому, это RS, M+CuA и  $A_2$ . Характерной особенностью семейства является то, что во всех полях надкрылья почти по всей его длине три ряда ячеек. Лишь на основании надкрылья и в его вершине поля могут содержать иное число рядов ячеек. Имеется короткая  $A_3$ , за ней один ряд ячеек. Эпиплевра узкая, не несет ячеек.

Состав. Два рода в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо) и один род в лейасе Восточного Казахстана (Кетмень).

Сравнение. От всех семейств архостемат отличается жилкованием надкрылья, состоящим из трех основных жилок с тремя рядами ячеек в середине каждого из полей. По характеру жилкования похоже на некоторых Rhombocoleidae, но отличается от них сетчатым жилкованием и отсутствием выступа на нижней стороне надкрылья.

#### Таблица для определения родов семейства Tricoleidae

- |                                                                                                      |                    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| 1. Все основные жилки надкрылья свободно выходят в его вершину или на шовный край                    | <i>Tricoleus</i>   |
| — По крайней мере две жилки соединяются перед вершиной                                               | 2                  |
| 2. Две наружные жилки надкрылья впадают в третью, обходящую его шовный край                          | <i>Tricoleodes</i> |
| — Две наружные жилки соединяются перед вершиной надкрылья, внутренняя свободно впадает в его вершину | <i>Sogdelytron</i> |

#### Род *Tricoleus* Ponomarenko, gen. nov.

Типовой вид — *T. punctatus* sp. nov.; нижняя юра, Восточный Казахстан, Кетмень.

Описание. Жуки мелкие. Надкрылье выпуклое, его вершина оттянута в довольно широкий «хвостик». Все основные жилки свободные, передняя выходит в вершину надкрылья, средняя близ нее в шовный край, задняя — в вершинной четверти. Переднее поле с двумя рядами ячеек в основной и вершинной пятых, второе — с двумя рядами лишь перед самой вершиной, третье — с пятью рядами при основании, остальные части полей и четвертое поле — с тремя рядами ячеек. За  $A_3$  5—6 ячеек.

Видовой состав. Два вида в нижней юре Восточного Казахстана (Кетмень).

Сравнение. Отличается от других родов свободными жилками надкрылья.

#### Таблица для определения видов рода *Tricoleus*

- |                                                                                                    |                              |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|
| 1. Средний ряд ячеек в переднем поле оканчивается на уровне конца задней основной жилки            | <i>T. punctatus</i> sp. nov. |
| — Средний ряд ячеек в переднем поле оканчивается заметно проксимальнее конца задней основной жилки | <i>T. incertus</i> sp. nov.  |

#### *Tricoleus punctatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XI, фиг. 2; рис. 80

Голотип — ПИН № 1361/34, правое надкрылье; Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра.

Описание. Надкрылье примерно в 2,5 раза длиннее своей ширины, эпиплевра немного шире ячеек, ячей округлые. Средний ряд ячеек в

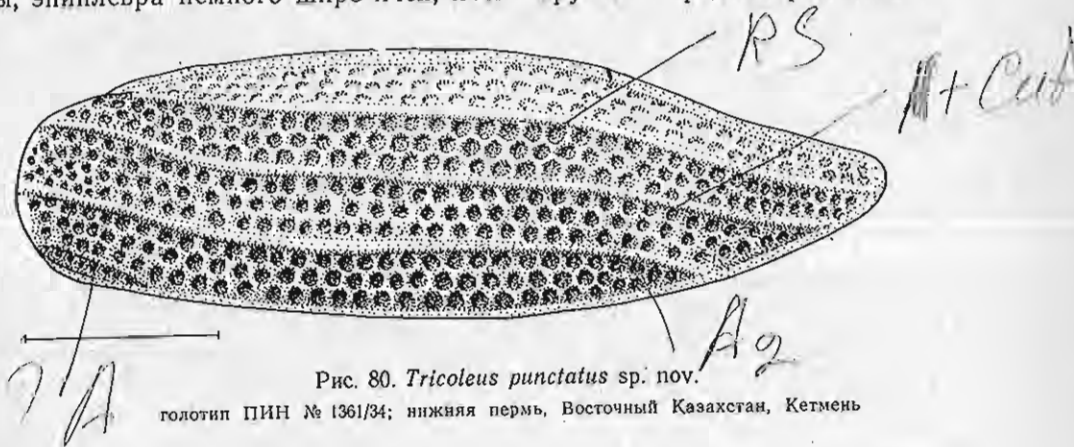


Рис. 80. *Tricoleus punctatus* sp. nov.

голотип ПИН № 1361/34; нижняя пермь, Восточный Казахстан, Кетмень

переднем поле доходит до конца задней основной жилки  $A_2$ , дистальнее его конца в двух остальных рядах по 10 ячеек. В следующем поле средний ряд оканчивается немного дистальнее среднего ряда в переднем поле; дистальнее его конца в других рядах по 8 ячеек. Средняя основная жилка перед вершиной несильно изогнута вдоль шовного края надкрылья, задняя перед вершиной изогнута к краю. Длина надкрылья 4,5 мм.

<sup>1</sup> Видовое название от *punctatus* (лат.) — точечный.

Сравнение. Отличается от другого вида меньшими размерами и более длинным средним рядом ячеек в переднем поле.  
Материал. Голотип.

*Tricleus incertus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XI, фиг. 3

Голотип — ПИН № 1361/41, левое надкрылье без вершины; Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра.

Описание. Надкрылье примерно в три раза длиннее своей ширины, ячеек округлые. Средний ряд ячеек в переднем поле заметно не доходит до конца задней основной жилки  $A_2$ , дистальнее его конца в двух остальных рядах более 10 ячеек. Средняя основная жилка прямая, задняя очень полого изогнута к шовному краю надкрылья. Длина надкрылья 9 мм.

Сравнение. Отличается большими размерами и более коротким средним рядом ячеек в переднем поле.

Материал. Голотип.

### Род *Tricleodes* Ponomarenko, gen. nov.

Типовой вид — *T. acutus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров. Надкрылье маловыпуклое, неширокое, вершина оттянута в узкий и довольно длинный «хвостик». Передняя и средняя основные жилки впадают в заднюю, идущую вдоль шовного края надкрылья до основания «хвостика», здесь изогнутую и дистальнее идущую по его оси. В месте изгиба в нее впадает передняя и несколько проксимальнее — средняя. Переднее поле на «хвостике» с двумя-тремя рядами ячеек, третье при основании — с шестью рядами ячеек, вершинная треть четвертого поля — с двумя рядами, в остальных местах три ряда ячеек. За  $A_3$  8 ячеек.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Отличается от других родов передней и средней основными жилками, впадавшими в заднюю.

#### Таблица для определения видов рода *Tricleodes*

1. Средний ряд ячеек в заднем поле не доходит до места впадения средней жилки в заднюю на 6 ячеек, в переднем поле на «хвостике» три ряда ячеек — *T. acutus* sp. nov.
- Средний ряд ячеек в заднем поле не доходит до места впадения средней жилки в заднюю на 10 ячеек, в переднем поле на «хвостике» два ряда ячеек — *T. longus* sp. nov.

*Tricleodes acutus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XI, фиг. 4, 5; рис. 81

Голотип — ПИН № 2069/1194, правое надкрылье; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Надкрылье в 3,5 раза длиннее своей ширины, почти параллельно крайнее, на диске уплощенное. Все переднее поле с тремя рядами ячеек, вершинная треть заднего поля с двумя, третий ряд в нем

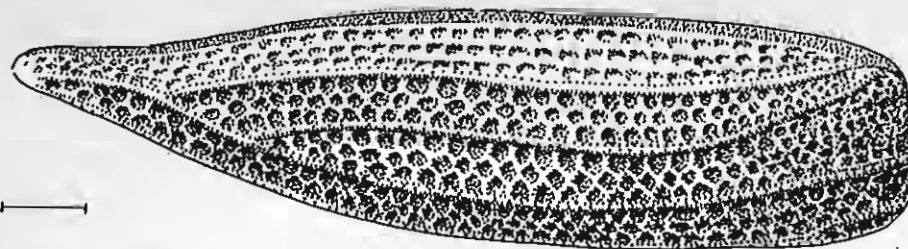


Рис. 81. *Tricleodes acutus* sp. nov.

голотип ПИН № 2069/1194, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

не доходит на 6 ячеек до места впадения средней основной жилки. На «хвостике» в ряду 8 ячеек. Длина надкрылья 10—11 мм.

Сравнение. Отличается от другого вида тремя рядами ячеек по всему переднему полю и более длинным средним рядом ячеек в заднем поле.

Материал. Кроме голотипа надкрылье экз. № 2069/1196 из того же местонахождения.

*Tricleodes longus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XI, фиг. 6

Голотип — ПИН № 2344/257, левое надкрылье без основания; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Надкрылье вчетверо длиннее своей ширины, почти равномерно суженное к вершине, перетяжка у основания «хвостика» слабо выражена. Переднее поле на «хвостике» и вершинная треть заднего поля — с двумя рядами ячеек. Третий ряд ячеек в заднем поле не доходит до места впадения средней жилки в заднюю на 10 ячеек. На «хвостике» в ряду 6 ячеек. Длина надкрылья 13,5 мм.

Сравнение. Отличается от *T. acutus* sp. nov. двумя рядами ячеек в переднем поле на «хвостике» и более коротким средним рядом ячеек в заднем поле.

Материал. Голотип.

### Род *Sogdelytron* Ponomarenko, gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *S. latum* sp. nov.; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно мелкие. Надкрылье широкое, вершина слабо оттянута в широкий «хвостик». Передняя и средняя жилки сливаются перед вершиной, задняя свободно впадает в нее. Между средней и задней жилками примерно на середине надкрылья косая поперечная жилка. Основание предпоследнего поля с шестью, вершина его и заднего поля с двумя рядами ячеек, остальные поля с тремя рядами ячеек.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов сливающимися перед вершиной передней и средней жилками.

<sup>1</sup> Название вида от *longus* (лат.) — длинный.

<sup>2</sup> Название рода от древнего названия Таджикистана — Согдиана.

<sup>1</sup> Название вида от *incertus* (лат.) — неясный.

<sup>2</sup> Название вида от *acutus* (лат.) — острый.

Голотип — № 2070/912, правое надкрылье; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Надкрылье в 2,5 раза длиннее своей ширины, уплощенное, ячеи округло-многоугольные. Средние ряды в предпоследнем и

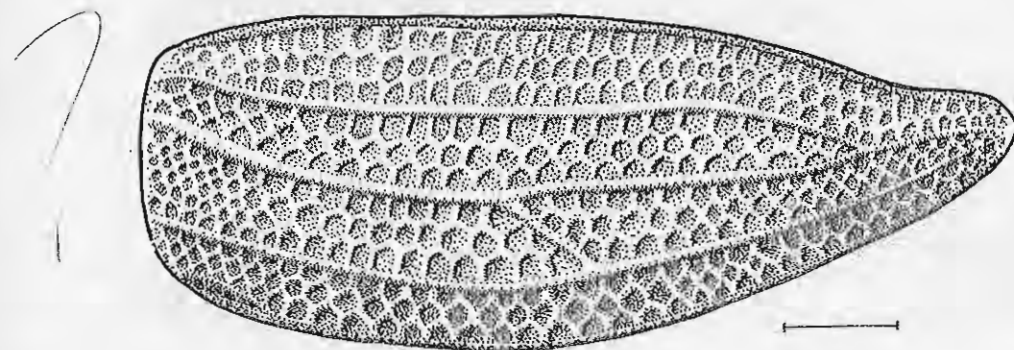


Рис. 82. *Sogdelytron latum* sp. nov.

голотип ПИН № 2070/912, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

заднем полях не доходят до уровня слияния передней и средней жилок на 8 ячей. На «хвостике» в ряду 5 ячей. Длина надкрылья 8 мм.

Материал. Голотип.

\* \* \*

Возможно, что к семейству Tricoleidae относится также *Willcoxia magnopunctata* Dunstan, 1924, изолированное надкрылье; верхний триас; Австралия, Квинсленд, Денмарк-Хилл.

#### СЕМЕЙСТВО RHOMBOCOLEIDAE ROHDENDORF, 1961

Curculopseidae: Родендорф, 1956, стр. 615; 1958, стр. 859; nom. nud.

Taldycupidae: Родендорф, 1961, стр. 412; p. p. quoad *Schizotaldycupes* et *Carinicipes*

Rhombocoleidae: Родендорф, 1961, стр. 432

Schizocoleidae: Родендорф, 1961, стр. 436; p. p. excl. *Aenigmocoleus*, *Schizocoleus* et *Uskatocoleus*

Permocupedidae: Пономаренко, 1963, стр. 79; p. p. quoad ic. 6 a

Описание. Жуки мелкие. Строение тела известно лишь для одного представителя «*Rhombocoleites*» *adumbratus* sp. nov., для которого, однако, неизвестны детали строения надкрылий и который, следовательно, неопределим ближе, чем до семейства. Голова большая, prognatная, сверху невооруженная, глаза боковые, гулярная пластинка широкая, субментум не включен в состав головной капсулы, задние тензориальные ямки расположены на ее переднем крае. Антенны 13-члениковые. Переднегрудь поперечная, с очень узкими параноталиями, плевральные швы свободные, впадины передних тазиков сзади замкнуты.

<sup>1</sup> Название вида от *latum* (лат.) — широкий.

Средние тазики не соприкасаются, среднегрудка с продольным и поперечным швами. Заднегрудка поперечная, с продольным и поперечным швами, впереди резко сужена к средним тазикам. Задние тазики поперечные, отделяют метаплевру от первого стернита брюшка. Трохантин всех тазиков видны. Брюшко, по-видимому, с пятью видимыми стернитами.

Надкрылья с сильно развитыми жилками, полностью или почти полностью вытеснившими ячеи, превратившиеся в точечные борозды. Лишь в одном случае (*Schizotaldycupes*) точки крупные, округлые, ячееобразные. Деление жилок на основные и промежуточные, позволяющее гомологизировать жилки, можно различить лишь у *Schizotaldycupes*. Три полные основные жилки здесь, как и у Tricoleidae, по-видимому, RS, CuA и A<sub>2</sub>. Имеются укороченные CuP и A<sub>3</sub>. У остальных представителей семейства жилки сильно утолщены и основные неотличимы от промежуточных. Эпиплевра и шовный кант узкие, обычно не орнаментированы, реже с неясными ямками. Переднее поле надкрылья с четырьмя — шестью рядами ячей, второе — почти всегда с тремя, редко с двумя, третье — с двумя — десятью в основании и двумя-тремя на середине надкрылья, заднее поле с двумя-тремя рядами. Ряд ячей за короткой A<sub>3</sub> редко ясно выражен. Нижняя сторона надкрылья с выступом позади RS.

Состав. Пять родов в верхней (вместе с кузнецкой свитой) перми кузнецкого бассейна и европейской части СССР. Возможно, что представители семейства найдены в верхнем триасе Австралии, но установить точно это не удается из-за несовершенных описаний.

Сравнение. Отличается от всех семейств надкрыльями с рядами ямок или точечными бороздами на верхней стороне и выступом для их сцепления с брюшком на нижней. Строение головы и груди сходно с таковым Tshekardocoleidae и Permocupedidae. Жилкование надкрылий ближе всего к таковому Asiocoleidae и Tricoleidae.

Замечания. Кроме жуков, отнесенных к этому семейству Родендорфом (1916) в оригинальном описании, мы помещаем в него многих жуков из его семейства Schizocoleidae, существенно сходных с ними по характеру жилкования надкрылий. Некоторые отличия между ними в четкости выраженности жилкования и особенно точечности борозд в дистальной и проксимальной частях надкрылья, вряд ли могут считаться достаточным семейственным признаком. Более того, это различие вообще может быть фоссилизационным. В семейство также нами переведены из семейства Taldycupidae Rohdendorf 1961 два рода — *Schizotaldycupes* и *Carinicipes*, объединенные в один. По жилкованию надкрылий и присутствию выступа на его нижней стороне они не имеют ничего общего с другими Taldycupidae, но очень близки по обоим этим признакам к другим Rhombocoleidae, отличаясь от них более крупными ячеями и лучше сохранившимся жилкованием.

#### Таблица для определения родов семейства Rhombocoleidae

- |                                                                                                                                                            |                         |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|
| 1. Надкрылье с крупными ямками, жилкование отчетливое                                                                                                      | <i>Schizotaldycupes</i> |
| — Надкрылье с точечными бороздами, иногда почти гладкое, ясно выраженное, основные жилки отсутствуют                                                       | 2                       |
| 2. Верхняя поверхность надкрылья с отчетливыми точечными бороздами                                                                                         | 3                       |
| — Верхняя поверхность надкрылья без отчетливо выраженных точечных борозд, жилкование можно установить только по правильно расположенным крупным колумеллам | <i>Rossocoleus</i>      |
| 3. Переднее поле надкрылья с пятью рядами ячей                                                                                                             | <i>Rhombocoleus</i>     |
| — В переднем поле надкрылья не более четырех рядов ячей                                                                                                    | 4                       |
| 4. Основание третьего от переднего края поля надкрылья с шестью рядами ячей                                                                                | <i>Karakanocoleus</i>   |
| — Основание третьего поля с четырьмя рядами ячей                                                                                                           | <i>Erunakicipes</i>     |

## Род *Schizotaldycupes* Rohdendorf, 1961

*Schizotaldycupes*: Родендорф, 1961а, стр. 414

*Carinicupes*: Родендорф, 1961а, стр. 416; syn. nov.

Типовой вид — *S. ananjevi* Rohdendorf, 1961а; верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан.

Описание. Надкрылье выпуклое, назад равномерно суженное, плечо резко выдается. Эпиплевра с рядом неясных ямок. Основные жилки толстые, низкие; ячеи имеют вид округлых ямок. Переднее поле надкрылья на его середине с четырьмя—шестью рядами ячей, второе поле с тремя, третье при основании с десятью, в дистальных  $\frac{2}{3}$  — с двумя рядами ячей, четвертое в базальной половине с тремя, дистальнее — с двумя рядами ячей. В основании второго поля короткая CuP. Явственная  $A_2$  отсутствует, но в основании заднего поля имеется вдоль шовного края надкрылья короткий четвертый ряд ячей, обычно расположенный за этой жилкой.

Видовой состав. Два вида в верхней? перми (кузнецкая свита).

Сравнение. Отличается от всех родов крупными ячеообразными ячеями, явственным жилкованием и самым большим (10) числом рядов ячей в основании третьего поля надкрылья.

Замечания. Мы относим в этот род и *Carinicupes beckerigdisovae* Rohdendorf, 1961, очень сходный с ним по характеру жилкования. Отличия, указанные в оригинальном описании, — ребро, слабая выраженность ячей, отсутствие щели — есть лишь результат фоссилизации, а остальные признаки, это результат его худшей сохранности.

### Таблица для определения видов рода *Schizotaldycupes*

1. Переднее поле надкрылья с шестью рядами ячей, длина надкрылья 7,6 мм (табл. XI, фиг. 8; рис. 83) *S. ananjevi* Rohdendorf, 1961
- Переднее поле надкрылья с четырьмя рядами ячей, длина надкрылья 4,7 мм *S. beckerigdisovae* (Rohdendorf), 1961

## Род *Rhombocoleus* Rohdendorf, 1961

*Rhombocoleus*: Родендорф, 1961а, стр. 432

Типовой вид — *Rh. andreae* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

Описание. Надкрылье (табл. XI, фиг. 9; рис. 84) с бороздами, на которых расположены крупные точки. Эпиплевра гладкая. Переднее поле надкрылья с пятью бороздами, второе — с тремя, в третьем на середине надкрылья две борозды, это поле почти не расширено вперед, строение его основания неизвестно. Шовная кайма гладкая. Длина надкрылья единственного вида 5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается пятью рядами ячей в переднем поле надкрылья.

## Род *Karakanocoleus* Rohdendorf, 1961

*Erunakicupes*: Родендорф, 1961а, стр. 436; p. p. quoad *E. venjukovi*

*Karakanocoleus*: Родендорф, 1961а, стр. 451; p. p. quoad *K. major* et *K. lebedevi*

*Karakanocoleodes*: Родендорф, 1961а, стр. 455; syn. nov.

Типовой вид — *Karakanocoleus lebedevi* Rohdendorf, 1961 = *Erunakicupes venjukovi* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

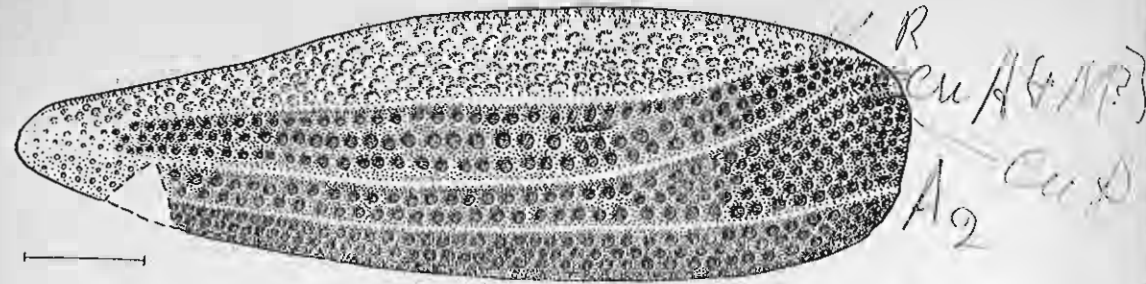


Рис. 83. *Schizotaldycupes ananjevi* Rohdendorf

Голотип, верхняя? пермь, кузнецкая свита; Кузнецкий бассейн, Калтан

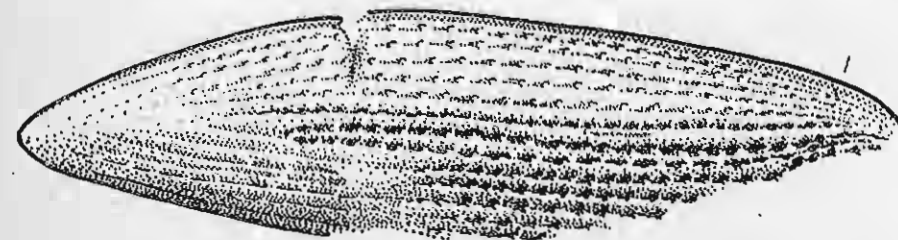


Рис. 84. *Rhombocoleus andreae* Rohdendorf

Голотип; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

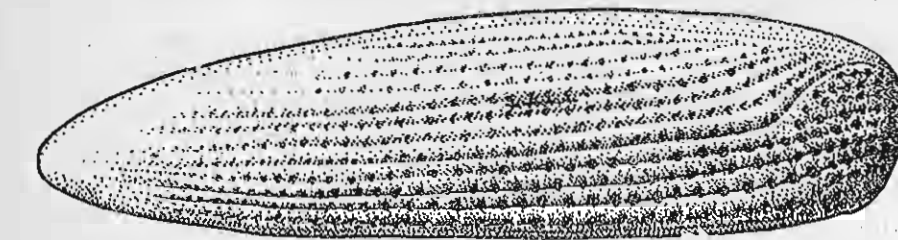


Рис. 85. *Karakanocoleus venjukovi* (Rohdendorf)

Голотип; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II

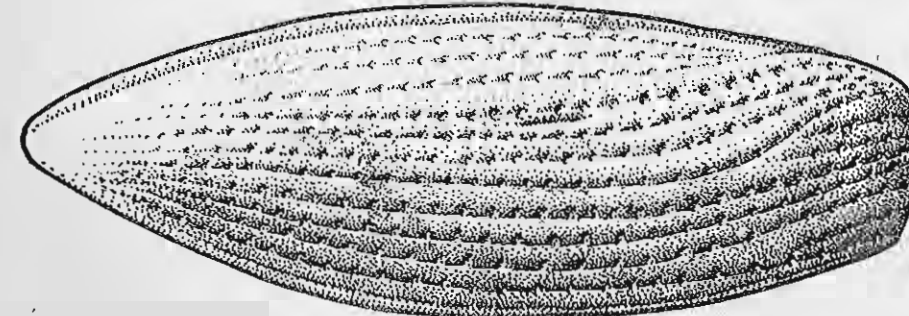


Рис. 86. *Erunakicupes krishtofovichii* Rohdendorf

Голотип; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II

Описание. Надкрылье вытянутое, равномерно заострено в вершинной трети. Верх с бороздами, в которых расположены крупные точки. Переднее поле надкрылья с четырьмя рядами ячеек, второе — с тремя, третье в основании — с шестью, на середине надкрылья — с двумя, заднее поле у основания — с тремя, дистальнее — с двумя рядами ячеек.

Видовой состав. Два вида в ерунаковской свите верхней перми Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Выделяется среди других родов семейства четырьмя рядами ячеек в первом и шестью рядами в основании третьего поля.

Замечания. Из рода *Karakanocoleus* Rohdendorf, 1961 в его оригинальном понимании мы оставляем лишь типовой вид и *K. major* Rohdendorf, 1961 с сильно расширенными основаниями третьего поля надкрылья. Мы считаем далее, что *Karakanocoleus lebedevi* Rohdendorf, 1961 и *Erunakicipes venjukovi* Rohdendorf, 1961 относятся к одному и тому же виду, а различия между их надкрыльями, сводящиеся к меньшей выраженности ячеек и большей заметности щели у первого, объясняются исключительно особенностями захоронения. Так как *Karakanocoleus lebedevi* Rohdendorf, 1961 является младшим синонимом *Erunakicipes venjukovi* Rohdendorf, 1961, то название типового вида рода *Karakanocoleus* Rohdendorf, 1961 должно быть изменено на *Karakanocoleus venjukovi* Rohdendorf, 1961. *Karakanocoleodes latissimus* Rohdendorf, 1961 считается нами относящимся к тому же виду, что и *Karakanocoleus major* Rohdendorf, 1961, так как и большая относительная ширина его надкрылья и превращение точек борозд в поперечные черточки есть, по-видимому, лишь результат его посмертного поперечного растяжения.

Таблица для определения видов рода *Karakanocoleus*

1. Первый ряд ячеек в основании третьего поля надкрылья изгибается очень резко, так что его проксимальная часть почти перпендикулярна к продольной оси надкрылья. Длина надкрылья 2,7—2,9 мм (табл. XI, фиг. 10; рис. 85) *K. venjukovi* Rohdendorf, 1961
- Первый ряд ячеек в основании третьего поля изгибается полого, не образуя резкого угла с продольной осью надкрылья. Длина надкрылья 4,4—4,6 мм *K. major* Rohdendorf, 1961

#### Род *Erunakicipes* Rohdendorf, 1961

*Erunakicipes*: Родендорф, 1961а, стр. 433; р. р. excl *E. fomitshevi* et *E. venjukovi*  
*Schizocipes*: Родендорф, 1961а, стр. 450, syn. nov.

Типовой вид — *E. kryshstofovich* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ерунаковская свита; Кузнецкий бассейн, Соколова II.

Описание. Надкрылье на середине с 10 бороздами, в которых расположены некрупные точки. Переднее и второе поля с 3 бороздами, третье при основании — с 4, дистальнее — с 2, заднее — с тремя рядами при основании и двумя дистальнее. Ребро, соответствующее жилке  $A_3$ , впадает в предыдущее.

Видовой состав. Один вид в ильинской и два вида в ерунаковской свитах верхней перми Кузнецкого бассейна.

Сравнение. Отличается от других родов семейства 3 бороздами в переднем поле и 4 — в основании третьего.

Замечания. Из четырех видов, помещенных в этот род Родендорфом в оригинальном описании, мы оставляем лишь два, тип рода и *E. schmalhauseni* Rohdendorf, 1961, имеющих сходное расположение борозд на надкрыльях. В этот же род нами помещается в *Schizocipes obrutshevi* Rohdendorf, 1961, сходный с ними по этому же признаку.

Таблица для определения видов рода *Erunakicipes*

1. Вторая борозда в основании третьего поля надкрылья (шесть точек) вдвое длиннее третьей (три точки). Длина надкрылья 3,2 мм. Ильинская свита *E. obrutshevi* (Rohdendorf), 1961
- Обе средние борозды в основании третьего поля надкрылья почти равной длины или 3-я немного длиннее второй *E. schmalhauseni* Rohdendorf, 1961
2. Третье поле надкрылья почти не расширено проксимально, средние борозды в его основании более длинные (5—6 точек) *E. schmalhauseni* Rohdendorf, 1961
- Третье поле надкрылья проксимально заметно расширено, средние борозды в его основании короче (3—4 точки). Длина 3,3 мм (табл. XI, фиг. 11; рис. 86). Ерунаковская свита *E. kryshstofovich* Rohdendorf, 1961

#### Род *Rossocoleus* Rohdendorf, 1961

*Rossocoleus*: Родендорф, 1961а, стр. 456

Типовой вид — *R. grandia* Rohdendorf, 1961; верхняя пермь, ильинская свита; Кузнецкий бассейн, Сурникова.

Описание. Надкрылье почти гладкое, с едва заметными точечными бороздами. Жилкование можно установить только по колумеллам, имеющим на отпечатках вид довольно крупных бугорков. Однако и они обычно видны лишь в средней части надкрылья вблизи шовного края. Здесь можно различить 6 борозд между щелевидным отпечатком выступа нижней стороны и шовным краем надкрылья, что соответствует характеру расположения борозд в семействе Rhombocoleidae.

Видовой состав. Родендорфом в оригинальном описании (1961а) установлено в роде восемь видов из верхней перми Кузнецкого бассейна (один вид в кузнецкой и семь в ильинской свитах).

К сожалению, все признаки, предложенные для их различения, не пригодны для этого, так как подвержены очень сильным посмертным изменениям. В то же время разнообразие размеров не позволяет сомневаться, что мы имеем здесь дело с разными видами. Нам также не удалось найти достоверных отличительных признаков на надкрыльях жуков этого рода, построение же определительной таблицы по одним лишь размерам кажется бессмысленным, поэтому определительная таблица их здесь не дается.

Сравнение. Отличается от всех родов семейства отсутствием ясно выраженных рядов ячеек или точечных борозд.

Rhombocoleidae incertae sedis  
 Gen.?

*Rhombocoleites adumbratus* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 13; рис. 87

*Kaltanicupes kargalensis*: Пономаренко, 1963а, quoad № 199/201

Голотип — ПИН № 199/201, отпечаток нижней стороны жука без большей части брюшка; Южное Предуралье, Каргала; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание. Голова длиннее ширины, щеки и виски в длину примерно равны глазам. Глаза сильно выпуклые. Гулярная пластинка вдвое длиннее своей ширины, переднегрудь примерно в два раза короче ширины, вперед не сужена, параноталии узкие, едва шире проплевр. Расстояние между передними тазиками и между тазиками и задним краем переднегруды примерно равно тазикам. Среднегрудка немного длиннее средних тазиков, ее поперечные швы изгибаются вдоль тазиков. Средние тазики большие, округлые. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, сужена лишь перед самым передним краем, ее передний край в

полтора раза уже заднего. Поперечный заднегрудной шов более резкий, чем продольный и шов между заднегрудкой и трохантиними. Задние тазики вдвое длиннее ширины, заметно укорочены вбок, на заднем крае почти не вырезаны. Брюшко несильно равномерно выпукло, его стерниты не налегают черепицеобразно один на другой. Тело покрыто бугорками, особенно крупными на нижней стороне стернитов груди. На единственном отпечатке невозможно подробно рассмотреть строение надкрылья, не видно, что оно имело борозды с довольно крупными ямками



Рис. 87. «*Rhombocoleites*» *adumbratus* sp. nov.

Голотип, ПИН № 199/201, верхняя левая, казанский ярус; Южное Предуралье, Казгала

и выступ-зацепку на нижней стороне. Длина сохранившейся части отпечатка 9 мм, полная длина жука около 10 мм.

З а м е ч а н и е. Уникальность остатка заставляет описать его, в то время как невозможность полностью изучить надкрылье не позволяет сопоставить его с другими представителями семейства. Ранее (Пономаренко, 1963а) этот жук был отнесен к *Kaltanicupes kargalensis* (семейство Pergosipedidae), вместе с представителями которого он был найден. Более внимательное изучение его строения показало, что он должен быть отнесен в семейство Rhombocoleidae.

#### СЕМЕЙСТВО SCHIZOPHORIDAE PONOMARENKO, 1968

Schizophoridae: Пономаренко, 1968, стр. 130

О п и с а н и е. Средних размеров, реже крупные или мелкие жуки. Тело уплощенное, овальное, редко вытянутое. Голова обычно не длиннее своей ширины, гипогнатная, иногда прогнатная, частично прикрыта переднеспинкой. Голова сверху никогда не вооружена, снизу может иметь борозды для вкладывания антенн. Антенны 11-члениковые, довольно длинные, нитевидные; их членики гомотомные. Глаза большие, чаще боковые, иногда сдвинуты на спинную сторону головы. Мандибулы трехзубчатые, обычно небольшие, почти совсем не выступают из-под верхней губы, редко очень большие, торчащие. Гулярные швы отчетливые, гулярная пластинка широкая, обычно заметно больше субментума. Переднеспинка поперечная, с приподнятым диском и уплощенными параноталиями, их передние концы могут быть сильно вытянуты вперед, доходя до глаз. Переднегрудка короче переднеспинки, сзади образует направленный назад между передними тазиками отросток, который обычно полностью разделяет их или, по крайней мере, доходит до их середины. В последнем случае тазики сильно вытянуты назад. Плевральные швы отчетливые, свободно выходят на передний край переднегрудки, плевры

обычно неширокие. Шов между передним трохантиним и переднегрудкой слабый, часто может быть замаскирован рельефом переднегрудки. Среднегрудка поперечная, иногда очень короткая, лентовидная; ее швы обычно отчетливые; постэпистерны короткие. Средние тазики расставленные, редко сближены, но не соприкасаются. Заднегрудка поперечная, обычно сильно сужена вперед, ее швы могут быть малоотчетливыми, шов между постэпистернами и задними трохантиними обычно плохо заметен. Эпистерны заднегрудки довольно сильно расширены вперед, лишь немного касаются впадин средних тазиков. Задние тазики поперечные, полностью отделяют заднегрудку от брюшка. Брюшко маловыпуклое, с пятью видимыми стернитами, возможно, что иногда тазики прикрывали второй истинный стернит брюшка не полностью. Ноги обычно слабые, очень редко бедра сильно утолщены, голени тонкие, лапки с длинными гомотомными члениками, обычно не короче голеней. Надкрылье сверху без следов жилок и ячеек, снизу с выступом-зацепкой. Крылья хорошо развиты; RS отходит от R дистальнее середины крыла, образует с R прямой угол, вблизи основания параллельна поперечной gm. RS одно- или двухветвистая. Анальная область широкая, все четыре анальные жилки представлены. Тело покрыто густыми бугорками, иногда очень грубыми.

С о с т а в. 10 родов в нижнем триасе и 7 родов в юре Средней Азии и Восточного Казахстана.

С р а в н е н и е. От всех семейств, кроме близкого семейства Catiniidae, отличается надкрыльями, не имеющими на верхней стороне жилкования и рядов ячеек или точек и снизу несущим выступ-зацепку. От семейства Catiniidae отличается передними тазиками, разделенными отростком переднегрудки по крайней мере до середины.

З а м е ч а н и я. Семейство описано по четырем родам из верхней юры Казгала. Ниже нами описываются 10 родов из нижнего триаса Джайлаучо, 1 род из нижней юры Восточного Казахстана (Кетмень) и 2 рода из нижней юры? Средней Азии (Иссык-Куль).

Признаки различных родов распространены настолько мозаично, что нам кажется более правильным не выделять в настоящее время таксонов ранга, промежуточного между родом и семейством.

#### Таблица для определения родов семейства Schizophoridae

- |                                                                                                          |                       |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| 1. Края переднеспинки выступают вперед, ее передний край вырезан                                         | 2                     |
| — Передний край переднеспинки прямой, ее боковые углы не выступают вперед                                | 13                    |
| 2. Интеркоксальный отросток переднегрудки сужен назад, передние тазики сзади сближены или соприкасаются  | 3                     |
| — Интеркоксальный отросток переднегрудки с параллельными краями, передние тазики расставленные           | 5                     |
| 3. Интеркоксальный отросток доходит только до середины передних тазиков, соприкасающихся за его вершиной | <i>Hadeocoleodes</i>  |
| — Интеркоксальный отросток доходит до вершины передних тазиков                                           | 4                     |
| 4. Передние тазики сильно вытянуты назад, задние тазики с зубчиками по заднему краю                      | <i>Hadeocoleus</i>    |
| — Передние тазики поперечные, задние тазики без зубчиков на заднем крае                                  | <i>Pesius</i>         |
| 5. Мандибулы большие, торчащие, не короче головы                                                         | <i>Catabrycus</i>     |
| — Мандибулы небольшие, едва выступают из-под верхней губы                                                | 6                     |
| 6. Голова очень большая, ее основание менее чем в полтора раза уже основания переднегрудки               | <i>Praesagus</i>      |
| — Голова нормальная, ее основание более чем вдвое уже основания переднегрудки                            | 7                     |
| 7. Переднегрудка с продольным плоским широким килем                                                      | 8                     |
| — Переднегрудка гладкая                                                                                  | 10                    |
| 8. Глаза сильно сдвинуты на спинную сторону головы                                                       | <i>Parathnesidius</i> |
| — Глаза боковые                                                                                          | 9                     |
| 9. Переднегрудка с округлыми плоскими возвышениями по бокам от кила                                      | <i>Xyphosternum</i>   |
| — Переднегрудка без таких возвышений                                                                     | <i>Thnesidius</i>     |

10. Плевры переднегруди узкие, прямоугольные, много уже своей длины *Schizophoroides*  
 — Плевры переднегруди сильно расширены назад, не длиннее своей ширины на заднем крае 11  
 11. Заднегрудка сужена вперед начиная от заднего края, бугорки по всей ее площади одинаковые, средние тазики поперечные, поперечный заднегрудной шов не изогнут вперед посередине *Schizophorus*  
 — Заднегрудка резко сужена в передней четверти, бугорки в ее передней половине много крупнее, чем в задней, поперечный заднегрудной шов оттянут вперед посередине 12  
 12. Поперечный заднегрудной шов посередине прерван, его медиальные концы сильно оттянуты вперед, доходят до середины заднегрудки *Tersoides*  
 — Поперечный заднегрудной шов цельный, не выходит из задней трети заднегрудки *Tersus*  
 13. Переднегрудка с плоским продольным килем, ее интеркоккальный отросток не сужен назад 14  
 — Переднегрудка гладкая, интеркоккальный отросток назад сужен 15  
 14. Среднегрудка перед средними тазиками заметно длиннее их *Lethocoleus*  
 — Среднегрудка перед средними тазиками короче их *Schizophorinus*  
 15. Голова большая, поперечная, менее чем в полтора раза уже основания переднегрудки, среднегрудка сильно поперечная, втрое шире длины сбоку *Salebrocoleus*  
 — Голова более чем вдвое уже основания переднегрудки, среднегрудка довольно длинная, лишь вдвое короче ширины 16  
 16. Первый членик антенны длиннее второго и третьего вместе, бока переднегрудки с двойной вырезкой, бугор на диске переднеспинки не доходит до ее переднего края *Salebroferus*  
 — Первый членик антенны короче третьего, боковой край переднегрудки выпуклый или с одинарной вырезкой, бугор на диске переднеспинки доходит до ее переднего края *Triassocoleus*

#### Род *Hadeocoleus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *H. gigas* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Крупные и средних размеров жуки. Тело выпуклое, не сильно вытянутое, голова и переднеспинка направлена вперед — вниз. Мандибулы довольно большие, торчащие; их зубцы короткие. Глаза большие, боковые; щеки и виски короче глаз. Гулярная пластинка широкая, вперед не суженная. Антенны тонкие, слабо четковидные; их первый членик очень слабо увеличен. Переднегрудь сильно поперечная, с широкими вытянутыми вперед параноталиями, передние концы которых заходят в переднюю половину глаз. Переднегрудка сужена назад, ее отросток много уже тазиков. Проплевра расширена назад, плевральные швы свободно выходят на передний край переднегрудки, интерплевральный шов отчетливый, проэпимеры сильно расширены по направлению к оси тела, почти замыкают сзади впадины передних тазиков. Передние тазики небольшие, вытянутые назад, торчащие, их троханты узкие. Среднегрудь узкая, поперечная, ее передний край на середине с выступом, продольный шов среднегрудки незаметен, поперечный отчетливый. Эпимеры среднегрудки лишь немного короче ее эпистерн. Средние тазики шаровидные, слабо выпуклые; их троханты маленькие, почти незаметные. Заднегрудка поперечная, слабо сужена вперед; ее продольный и поперечный швы слабо выражены. Задние троханты полные, но шов между ними и постэпистернами очень слабый. Задние тазики недлинные, на задней поверхности выдолблены, образуют маленькие бедренные покрывки, задний край которых несет зубчики. Брюшко выпуклое; его первый и последний стерниты длиннее остальных. Ноги довольно длинные, бедра заметно утолщены.

<sup>1</sup> Название рода от Hades (греч.) — Анд.

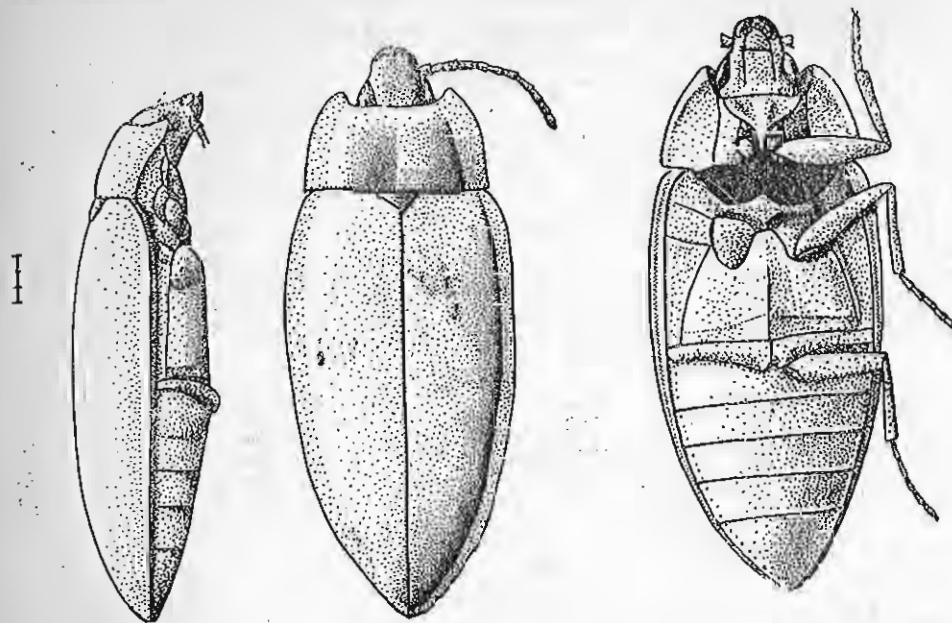


Рис. 88. *Hadeocoleus gigas* sp. nov., реконструкция

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Отличается длинными вытянутыми назад передними тазиками, суженным назад интеркоккальным отростком, доходящим до их вершины.

#### Таблица для определения видов рода *Hadeocoleus*

1. Переднегрудка перед тазиками почти вдвое длиннее их, поперечный шов заднегрудки вдоль оси тела заметно оттянут вперед *H. gigas* sp. nov.  
 — Переднегрудка перед тазиками самое большее едва длиннее их, поперечный заднегрудной шов прямой 2
2. Среднегрудка сильно сужена вбок, так что ее боковой край почти втрое короче ее длины посередине *H. pelopius* sp. nov.  
 — Среднегрудка вбок почти не сужена, ее боковой край лишь в полтора раза короче длины посередине *H. calachtonius* sp. nov.

#### *Hadeocoleus gigas* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1; рис. 88

Голотип — ПИН № 2240/322, отпечаток жука без передних лапок, средних и задних ног, правой антенны и вершинной половины левой, отпечаток сильно искажен растяжением в длину; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова не длиннее ширины на основании, слабо сужена вперед, виски в полтора раза короче диаметра глаз. Антенны, по-видимому, заходили за основание переднегрудки; их третий членик крупнее первого; второй, четвертый и пятый почти равные, в полтора раза короче третьего, шестой немного больше пятого. Переднеспинка сужена вперед, не короче своей ширины на переднем крае, переднегрудка много короче ее. Проплевры треугольные, переднегрудка перед передними тазиками почти вдвое длиннее их, отросток не менее чем вчетверо уже тазиков. Среднегрудка ромбовидная, сильно сужена вбок; ее боковой край более чем втрое короче длины на середине. Передний край заднегрудки шире

$\frac{3}{4}$  заднего. Продольный шов заднегрудки виден лишь в ее задней половине, поперечный вдоль него немного оттянут вперед, на боках заднегрудки мало заметен. Задние тазики довольно сильно укорочены вбок, их боковой край более чем вдвое короче медиального. Задний край бедерных покрывок с маленькими зубчиками. Первый стернит брюшка в полтора раза, последний — вдвое длиннее остальных. Голова в мелких густых бугорках, расстояние между ними уже их; диск переднеспинки и надкрылья в расставленных некрупных бугорках; параноталии в крупных, тесно расположенных, низ в довольно крупных бугорках, особенно на передне- и заднегрудке. Длина жука около 40 мм.

Сравнение. Отличается от других видов более длинной переднегрудкой и оттянутым вперед на середине поперечным заднегрудным швом, по строению среднегрудки похож на *H. pelopius* sp. nov.

Материал. Кроме голотипа, в том же местонахождении собраны четыре почти полных отпечатка жуков — экз. № 2240/151, 2026, 2555/1698, 1700 и несколько изолированных надкрылий. Все остатки сильно искажены растяжением, у двух голова и переднегрудь подогнуты.

*Hadeocoleus pelopius* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XII, фиг. 2; рис. 90

Голотип — ПИН № 2240/174, отпечаток верхней стороны жука и передней части нижней ноги и антенны отсутствуют; отпечаток искажен растяжением в длину; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.



Рис. 89. *Hadeocoleus pelopius* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2240/174, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Описание. Голова примерно равной длины и ширины, виски почти вдвое короче диаметра глаз. Переднегрудь довольно сильно сужена вперед, ее передний край почти вдвое уже заднего, не длиннее своей ширины на переднем крае. Проплевры треугольные, переднегрудка перед тазиками едва длиннее их, отросток втрое уже тазиков. Среднегрудка сильно сужена вбок, ее боковой край почти втрое короче длины посередине. Передний край заднегрудки лишь немного уже заднего, ее поперечный шов прямой, продольный, заметен почти до конца средних тазиков. Задние тазики сильно сужены вбок, их боковой край почти втрое короче медиального. Первый и последний стерниты брюшка почти вдвое длиннее остальных. Голова, диск переднеспинки, и надкрылья в некрупных, не слишком густых бугорках; параноталии в гораздо более крупных и густых; на нижней стороне бугорки на заднегрудке заметно крупнее, чем на остальном теле. Длина жука около 30 мм.

Сравнение. Ромбовидной формой среднегрудки похож на *H. gigas* sp. nov., но отличается от него более короткой переднегрудкой и прямым поперечным заднегрудным швом. По последним признакам похож на *H. catachtonius* sp. nov.

<sup>1</sup> Название вида от *pelopius* (греч.) — ужасный.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения два отпечатка жуков без ног и антенн (экз. № 2555/1701 и 1719). У первого из них голова и переднеспинка подогнуты. Возможно, что жуку этого вида принадлежат и разорванные на отдельные склериты остатки жука экз. № 2555/1699.

*Hadeocoleus catachtonius* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XII, фиг. 3; рис. 90

Голотип — ПИН № 2240/172, разорванный скелет жука, голова, переднегрудь, среднегрудь и надкрылья захоронены вместе, заднегрудка и брюшко оторваны и лежат рядом с ними, из-под надкрылья видна вершина левого крыла; отпечаток искажен растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

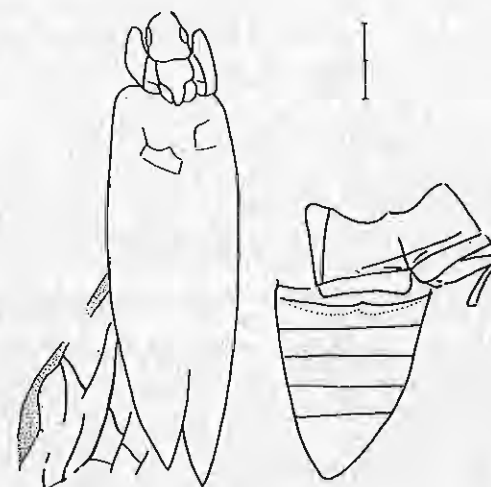


Рис. 90. *Hadeocoleus catachtonius* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2240/172, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

Описание. Голова короче ширины на основании. Переднеспинка мало сужена вперед, короче своей ширины на переднем крае. Переднегрудка перед передними тазиками немного длиннее их. Среднегрудка почти прямоугольная, ее боковой край не более чем в полтора раза короче длины на середине. Заднегрудка мало сужена вперед; ее передний край составляет  $\frac{5}{6}$  заднего; поперечный шов заднегрудки прямой, продольный явственный до заднего края средних тазиков. Задние тазики несильно укорочены вбок, их длина на боковом крае вдвое меньше длины на медиальном. Первый стернит брюшка в полтора раза, последний — вдвое длиннее остальных. Тело довольно равномерно покрыто бугорками, бугорки на параноталиях лишь немного крупнее, чем на диске переднеспинки. Длина жука около 12 мм.

Сравнение. Отличается от других видов малосуженной вбок среднегрудкой, менее сильно укороченными вбок задними тазиками и более равномерной бугорчатостью.

Материал. Голотип, два растянутых в ширину остатка (экз. № 2070/1017 и 2555/1704) и один с косым растяжением (экз. № 2070/1298).

Род *Hadeocoleodes* Ponomarenko gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *H. calus* sp. nov.; нижняя юра; Восточный Казахстан, Кетмень.

<sup>1</sup> Название вида от *catachtonius* (греч.) — подземный

<sup>2</sup> Название от рода *Hadeocoleus* gen. nov.

Описание. Жуки средних размеров. Тело довольно плоское, мало-вытянутое, голова и переднегрудь слабо отогнуты вниз. Глаза боковые, небольшие, несильно выпуклые. Гулярная пластинка широкая, шов между гулой и субментумом отчетливый. Нижняя поверхность головы с бороздами для вкладывания антенн. Переднегрудь сильно поперечная, параноталии широкие, доходят до переднего края глаз. Переднегрудка сужена назад, отросток между тазиками лишь немного заходит за их середину. Плевры переднегрудки сильно расширены назад. Передние тазики довольно большие, сильно вытянуты назад. Среднегрудь поперечная, на переднем крае с двойной вырезкой и острым выступом посередине; ее швы малоотчетливы, поперечный на середине оттянут назад. Средние тазики довольно крупные, слегка поперечные, их трохантины небольшие, но явственные. Эпистерны среднегрудки длиннее ее эпимер. Заднегрудка поперечная, сильно суженная вперед; ее продольный шов отчетливый, поперечный и шов между постэпистернами и трохантинами малозаметны. Задние тазики недлинные, вбок сильно сужены и в боковой половине более чем вдвое короче, чем на медиальном конце. Ноги недлинные, бедра равномерно утолщены, голени тонкие, лапки не короче голеней, с тонкими длинными члениками.

Видовой состав. Род описывается по единственному виду из лейаса Восточного Казахстана (Кетмень). Кроме того, здесь же, а также в других местонахождениях найдены сходные с ним по внешнему виду жуки, но их точное систематическое положение не может быть установлено из-за плохой сохранности.

Сравнение. По внешнему виду и строению переднегрудки близок к роду *Hadeocoleus* gen. nov., но отличается от него более коротким переднегрудным интеркоксальным отростком и сильно суженной вперед заднегрудкой.

*Hadeocoleges calus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XII, фиг. 4; рис. 91

Голотип — ПИН № 1361/120, отпечаток жука без антенн, передних и средних лапок; Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра.

Описание. Голова поперечная, виски и щеки более чем вдвое короче диаметра глаза. Переднеспинка почти в три раза короче своей ширины на основании, вперед округло сужена, так что передний край в полтора раза уже заднего. Прозэпистерн прямоугольный, проэпимер сильно расширен медиально, но далеко не доходит до интеркоксального отростка. Переднегрудка перед тазиками немного короче их, интеркоксальный отросток треугольный. Передние тазики почти вдвое длиннее своей ширины. Среднегрудка перед средними тазиками вдвое короче их, ее боковой край вдвое короче длины посередине. Передний край заднегрудки вдвое уже заднего, ее длина равна ширине переднего края. Первый стернит брюшка лишь немного длиннее второго, второй и третий равные, четвертый едва короче третьего, пятый вдвое длиннее четвертого. Передние бедра утолщены к вершине, много толще голеней; задние лишь немного толще голеней; членики задней лапки равной длины, тонкие, расширенные на вершинах. Голова и диск переднеспинки в правильно расположенных округлых бугорках; промежутки между ними примерно равны бугоркам; на параноталиях бугорки в несколько раз крупнее и почти сливаются; нижняя сторона в густых довольно крупных бугорках, образующих на заднегрудке поперечные морщины. Длина жука 6,5—7,5 мм, ширина 3,5; длина надкрылья 5—6 мм.

<sup>1</sup> Название вида от *calus* (греч.) — прекрасный.

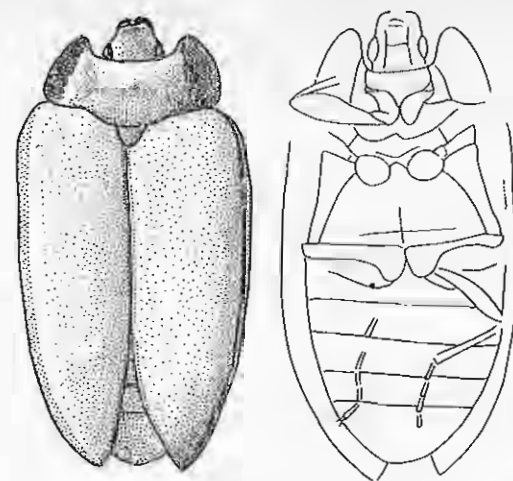


Рис. 91. *Hadeocoleodes calus* sp. nov.

Голотип. ПИН № 1361/120 нижняя юра: Восточный Казахстан, Кетмень

Материал. Голотип и изолированные надкрылья экз. № 1361/59, 101 из того же местонахождения.

#### Род *Pesus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *P. prognathus* sp. nov.; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров. Тело довольно широкое, уплощенное, переднеспинка направлена вперед, голова прогнатная, почти полностью втянута под переднеспинку. Переднегрудь поперечная, с сильно вытянутыми вперед неширокими, спереди заостренными параноталиями. Проплевры слабо расширены назад, узкие. Плевральные швы свободные. Переднегрудка назад суженная, плавно переходит в треугольный интеркоксальный отросток. Передние тазики крупные, поперечные, не торчащие. Среднегрудка узкая, спереди с двумя вырезками и выступом посередине; ее продольный шов короткий, поперечный — прямой, отчетливый. Заднегрудка поперечная, вперед сильно суженная, ее швы отчетливые, шов между постэпистернами и трохантинами слабо заметен. Задние тазики короткие, слабо сужены вбок. Ноги довольно короткие, бедра слабо утолщены.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов крупными поперечными передними тазиками и треугольным отростком переднегрудки.

*Pesus prognathus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Рис. 92

Голотип — ПИН № 2344/262, отпечаток жука без антенн и большей части ног, несильно искаженный косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова поперечная. Переднегрудь очень мало сужена вперед, вдвое короче своей ширины на основании. Переднегрудка заметно длиннее тазиков и отростка между ними. Среднегрудка на боках примерно вдвое короче, чем на середине, более чем вдвое короче средних тазиков. Передний край заднегрудки вдвое уже заднего, продольный заднегрудной шов не доходит до средних тазиков, поперечный вдоль него

<sup>1</sup> Название рода от *pesos* (греч.) — труп.

<sup>2</sup> Название вида от *pro* (греч.) — перед и *gnathos* (греч.) — челюсть.

заметно вытянут вперед. Задние тазики на боковом конце вдвое короче, чем на медиальном, в медиальной трети с вырезкой. Бедра несильно утолщены, примерно втрое уже длины, голени слегка расширены к вершине. Первый стернит брюшка в полтора раза длиннее второго и



Рис. 92. *Pesus prognathus* sp. nov.

Голотип. ПИН № 2344/262, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

третьего. Тело сверху в разбросанных, снизу в более густых и более крупных бугорках, образующих на заднегрудке поперечные морщинки. На параноталиях бугорки крупные, густо расположенные. Длина жука около 7 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Triassocoleus* Ponomarenko, gen. nov.

Типовой вид — *T. sulcatus* sp. nov.; нижний триас. Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров, слабо вытянутые, с большими головой и переднеспинкой, переднеспинка почти не прикрывает голову. Щеки довольно длинные, виски короткие. Гулярная пластинка широкая. Глаза боковые, маловыпуклые. Антенны длинные, нитевидные, в два раза короче тела; их первый членик маленький, короче третьего и лишь немного толще его. Гулярные швы расставленные, гулярная пластинка много длиннее субментума. Переднегрудь поперечная, ее передний край прямой. Диск переднеспинки приподнят по всей длине, боковой край переднеспинки прямой или с одинарной вырезкой. Проплевры заметно расширены назад, на заднем крае примерно вдвое длиннее, чем на переднем. Задний край переднегрудки прямой, плавно переходит в отросток. Интеркоксальный отросток узкий, суженный назад, много уже проплевр. Передние тазики поперечные, в полтора раза шире проплевр на заднем крае. Среднегрудка примерно в два раза короче своей ширины; ее передний край почти прямой, с очень маленьким выступом посередине; выступ несет короткий высокий продольный киль. Швы среднегрудки отчетливые, ее постэпистерны довольно длинные. Средние тазики едва вытянуты назад, заметно короче среднегрудки, расстояние между ними не менее чем вдвое уже тазиков. Заднегрудка поперечная, в передней четверти резко округло сужена, ее отросток между средними тазиками образует приподнятую трапециевидную площадку, эпистерн заднегрудки сильно расширен в передней четверти, его наименьшая ширина на заднем крае. Швы заднегрудки и шов между постэпистернами и трохантисами слабые, но заметные. Задние тазики короткие, доходят до заднего

края первого стернита брюшка, довольно сильно укорочены вбок, так что их боковой край не менее чем в два раза короче медиального. Первый стернит брюшка самый короткий, последний самый длинный. Тело в очень грубой структуре.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. По строению переднегрудки, длинной среднегрудке, короткому первому стерниту брюшка и очень грубой скульптуре покровов близок к роду *Salebroferus* gen. nov., но отличается маленьким первым члеником антенн, формой переднегрудки и бугра на ее диске и более сильно укороченными в сторону задними тазиками.

#### Таблица для определения видов рода *Triassocoleus*

1. Голова длиннее ширины, боковой край переднеспинки без вырезки, задние тазики более чем в три раза короче своей ширины, их боковой край вдвое короче медиального *T. sulcatus* sp. nov.
- Голова не длиннее своей ширины, боковой край переднеспинки с вырезкой, задние тазики вдвое короче своей ширины, их боковой край в три раза короче медиального *T. tortulosus* sp. nov.

#### *Triassocoleus sulcatus* Ponomarenko, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 5; рис. 93

Голотип — ПИН № 2240/145, отпечаток жука без средних и задних ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова немного длиннее своей ширины, виски втрое, щеки вдвое короче глаз. Первый членик антенн в полтора раза длиннее

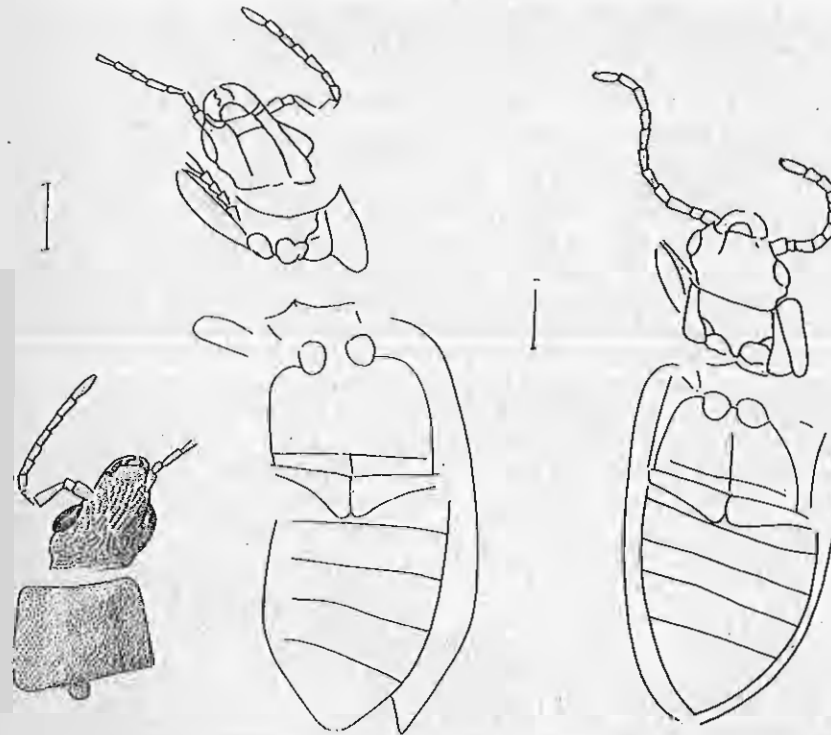


Рис. 93. *Triassocoleus sulcatus* sp. nov.  
Голотип. ПИН № 2240/145, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо



Рис. 94. *Triassocoleus tortulosus* sp. nov.  
Голотип. ПИН № 2240/209, нижний триас. Средняя Азия, Джайляучо

второго, немного толще его, второй длиннее своей ширины, вдвое короче третьего, четвертый — десятый в длину равны первому, одиннадцатый — третьему. Переднеспинка едва сужена вперед, в полтора раза короче своей ширины; ее диск с квадратным возвышением, достигающим до ее переднего края. Щиток маленький, полукруглый. Шов, отделяющий передний трохантин, незаметен. Интеркоксальный отросток переднегруди не менее чем вчетверо уже тазиков. Расстояние между средними тазиками вдвое уже их. Заднегрудка в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Продольный заднегрудной шов хорошо заметен только между постэпистернами. Задние тазики вдвое короче ширины, их задний край вырезан, боковой втрое короче медиального. Первый стернит брюшка едва короче второго, третий и четвертый равные, пятый в полтора раза длиннее четвертого. Ноги довольно длинные, передние бедра не утолщены, членики лапок дистально сильно расширены. Бугорки на голове сливаются в довольно длинные продольные морщинки, переднеспинка густо покрыта крупными бугорками, надкрылья в более мелких бугорках, нижняя сторона в крупных бугорках, особенно крупные бугорки в передней части заднегрудки. Длина жука 9,5—10 мм.

**Сравнение.** Отличается от другого вида более длинными головой и задними тазиками.

**Материал.** Кроме голотипа, к этому же виду относится, по-видимому, и сильно вытянутый в длину экз. № 2240/242 из того же местонахождения.

*Triassocoleus tortulosus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XII, фиг. 6; рис. 94

**Голотип** — ПИН № 2240/209, отпечаток полного жука, лишь строение лапок рассмотреть не удастся; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

**Описание.** Голова не короче ширины, виски и щеки вдвое короче глаза. Первый членик антенн едва короче третьего, второй цилиндрический, примерно вдвое короче первого, третий немного длиннее первого, остальные в длину равны первому, немного тоньше его, последний едва длиннее предпоследнего. Переднеспинка на переднем крае заметно уже, чем на заднем, ее боковой край вырезанный, задний выпуклый. Задний край переднегрудки угловидно выступает назад к отростку, не образуя в основании отростка резкого перегиба. Шов, отделяющий передний трохантин, явственный. Интеркоксальный отросток втрое уже тазиков. Щиток маленький, треугольный. Расстояние между средними тазиками втрое уже их. Продольный заднегрудной шов заметен почти до средних тазиков. Заднегрудка вдвое короче своей ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Задние тазики втрое короче ширины, на боковом крае вдвое короче, чем на медиальном. Первый стернит брюшка заметно короче второго, едва короче третьего и четвертого, пятый вдвое длиннее четвертого. Бедра слабо утолщены, голени линейные. Голова сверху в сливающихся, довольно крупных бугорках; бугорки на переднеспинке вытянутые, расположены вдоль концентрических окружностей; надкрылья в равномерных правильных бугорках; нижняя сторона в очень крупных бугорках. Длина жука около 8 мм.

**Сравнение.** Отличается от *T. sulcatus* sp. nov. более короткой головой, формой переднегруди и более короткими задними тазиками.

**Материал.** Голотип и экз. № 2555/1708 из того же местонахождения.

<sup>1</sup> Название вида от *tortulosus* (лат.) — бугорчатый.

Род *Salebroferus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

**Типовой вид** — *S. confragosus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

**Описание.** Жуки средних размеров, маловытянутые, уплощенные, с большими головой и переднеспинкой; переднеспинка почти не прикрывает голову. Голова равной длины и ширины, виски короткие, щеки немного длиннее. Глаза сдвинуты на спинную сторону головы, выпуклые. Антенны нитевидные, довольно толстые, втрое короче тела; их первый членик гораздо толще и длиннее третьего. Переднегрудь поперечная, ее боковые края с двойной вырезкой, задний край выпуклый посередине, диск ее в задних  $\frac{2}{3}$  с резким округленным спереди бугром, несущим посередине продольную бороздку, перед ним с плоским вдавлением. Проплевры сильно расширены назад, широкие. Задний край переднегрудки плавно переходит в суженный назад интеркоксальный отросток. Передние тазики косые, довольно сильно оттянуты назад. Интеркоксальный отросток узкий, много уже тазиков и проплевр. Среднегрудка примерно вдвое короче ширины, заметно длиннее тазиков, спереди посередине с небольшим выступом, несущим короткий киль. Швы среднегрудки отчетливые, ее постэпистерны довольно длинные, составляют почти треть среднегрудки. Заднегрудка поперечная, в передней четверти резко округло сужена, ее отросток между средними тазиками образует приподнятую трапециевидную площадку с резкими краями. Эпистерн заднегруди сильно расширен в передней четверти, его наименьшая ширина в задней трети. Заднегрудные швы отчетливые, продольный не доходит до средних тазиков. Задние тазики короткие, доходят до заднего края первого стернита брюшка, мало укорочены вбок, так что их боковой край не более чем в полтора раза короче медиального. Первый стернит брюшка не длиннее второго, почти полностью скрыт под тазиками, последний самый длинный. Тело в очень грубой скульптуре.

**Видовой состав.** Два вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

**Сравнение.** Близок к роду *Triassocoleus* gen. nov., но отличается от него крупным первым члеником антенн, формой переднеспинки и бугра на ее диске и малоукороченными вбок задними тазиками.

Таблица для определения видов рода *Salebroferus*

1. Голова перед глазами сильно сужена, треугольная, расстояние между глазами более чем вчетверо шире глаз, последний стернит брюшка в полтора раза длиннее предпоследнего. *S. confragosus* sp. nov.
- Голова перед глазами почти не сужена, расстояние между глазами на темени менее чем втрое шире глаз, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. *S. asper* sp. nov.

*Salebroferus confragosus* sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XII, фиг. 7; рис. 95

**Голотип** — ПИН № 2555/1692, отпечаток жука без голеней и лапок, несколько искаженный косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

**Описание.** Голова треугольная, глаза заметно сдвинуты на спинную сторону головы, расстояние между глазами более чем в четыре раза длиннее ширины глаза. Первый членик антенн длиннее второго и третьего вместе, почти вдвое толще их, третий в полтора раза длиннее второго, едва длиннее четвертого, четвертый — десятый гомоморфные,

<sup>1</sup> Название рода от *salebrus* (лат.) — бугорок и *fero* (лат.) — нести.

<sup>2</sup> Название вида от *confragosus* (лат.) — неровный.

одиннадцатый немного длиннее их. Переднеспинка вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край в полтора раза шире заднего. Проплевры сильно расширены назад, переднегрудка перед тазиками короче их. Щиток небольшой, заметно длиннее ширины. Расстояние между средними тазиками втрое уже их. Заднегрудка вдвое короче ширины на

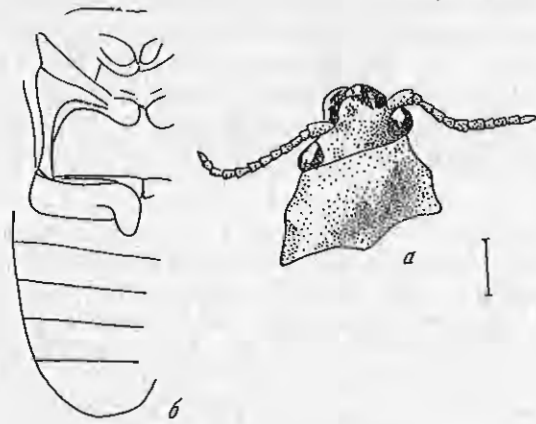


Рис. 95. *Salebroferus confrago* sp. nov.

а — голотип, ПИН № 2555/1692, б — паратип, ПИН № 1725/785, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

заднем крае, ее передний край в 2,5 раза уже заднего. Задние тазики вдвое короче ширины, их задний край почти прямой, медиальный едва длиннее бокового. Первые четыре стернита брюшка примерно равной длины, последний в полтора раза длиннее предпоследнего. Ноги довольно длинные, бедра слабо равномерно утолщены. Тело густо покрыто крупными бугорками; бугорки на заднегрудке крупнее, чем на остальных частях тела, на стернитах брюшка сливаются в продольные морщинки. Длина жука около 7 мм.

Сравнение. Отличается сильно суженной головой, сильнее представленными глазами и менее длинным последним стернитом брюшка.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения отпечаток жука без ног (экз. 2240/276) и два отпечатка жуков без ног и головы (экз. № 1725/785 и 2070/2295).

*Salebroferus asper* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XII, фиг. 8; рис. 96

Голотип — ПИН № 2555/1707, отпечаток жука без брюшка, средних и задних ног, нижняя сторона переднегрудки не сохранилась; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова почти не суженная вперед; глаза сильно сдвинуты на ее спинную сторону, расстояние между ними менее чем втрое шире глаз. Первый членик антенн не длиннее второго и третьего вместе, почти вдвое толще их. Третий членик в полтора раза длиннее второго, равен четвертому и пятому. Переднеспинка мало сужена вперед, вдвое короче ширины на заднем крае. Щиток полукруглый. Расстояние между средними тазиками менее чем вдвое длиннее их. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, ее последний край в 2,5 раза уже заднего. Задние тазики почти в три раза короче ширины, их медиальный край едва длиннее бокового. Последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Верхняя сторона в очень грубых густых бугорках, на диске переднеспинки они более расставленные, низ в несколько

<sup>1</sup> Название вида от *asper* (лат.) — негладкий.

более мелких бугорках, бугорки на передней части заднегрудки крупнее. Длина жука около 11 мм.

Сравнение. Отличается не суженной головой, сближенными на темени глазами и более длинным последним стернитом брюшка.

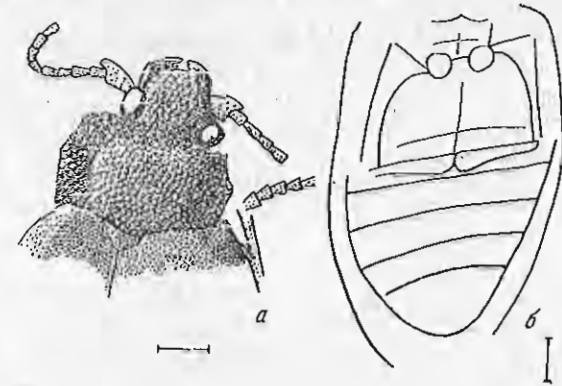


Рис. 96. *Salebroferus asper* sp. nov.

а — голотип, ПИН № 2555/1707, б — паратип, ПИН № 2555/1693, нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо

Материал. Кроме голотипа, отпечаток нижней стороны жука без головы, переднегрудки и ног (экз. № 2240/1693) из того же местонахождения.

Род *Salebrocoleus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *S. megacephalus* sp. nov.; нижняя юра?, Средняя Азия, Иссык-Куль.

Описание. Жуки довольно мелкие, уплощенные, маловытянутые. Голова большая, треугольная, длиннее переднегрудки и лишь немного короче своей ширины. Гулярные швы расставленные. Переднеспинка сильно поперечная, несколько суженная вперед, проплевры почти не расширены назад, переднегрудка очень короткая, короче тазиков. Среднегрудка поперечная, спереди с острым выступом, несущим на своей вершине короткий киль. Средние тазики немного оттянуты назад и внутрь. Заднегрудка поперечная, перед передним краем резко, но плавно сужена; ее швы малозаметные, поперечный оттянут вперед вдоль оси тела. Задние тазики довольно длинные, сильно укорочены вбок, заходят за середину первого стернита брюшка; их задний край вырезан, несет мелкие зубчики. Последний стернит брюшка едва длиннее остальных. Бугорки на заднегрудке значительно крупнее, чем на других частях тела.

Сравнение. По большой голове и короткой переднегрудке похож на род *Praesagus* gen. nov., но отличается от него сдвинутыми на спинную сторону головы глазами, резко суженной перед передним краем заднегрудкой и покрытым крупными бугорками телом.

Видовой состав. Два вида в нижней юре? (Иссык-Куль) Средней Азии.

Таблица для определения видов рода *Salebrocoleus*

1. Среднегрудка в четыре раза шире длины сбоку, боковой край задних тазиков более чем вдвое короче медиального *S. megacephalus* sp. nov.
- Среднегрудка в три раза шире ее длины сбоку, боковой край задних тазиков вдвое

<sup>1</sup> Название рода от *salebrus* (лат.) — бугорок.

*S. sternalis* sp. nov.

*Salebrocoleus megacephalus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIII, фиг. 1; рис. 97, а

Голотип — ПИН № 371/1627, отпечаток нижней стороны жука без антенн и дистальных частей ног; Средняя Азия, Иссык-Куль, нижняя юра?

Описание. Голова немного короче своей ширины, расстояние между глазами на темени в полтора раза шире их. Переднеспинка втрое короче своей ширины на заднем крае, округло сужена вперед, передние

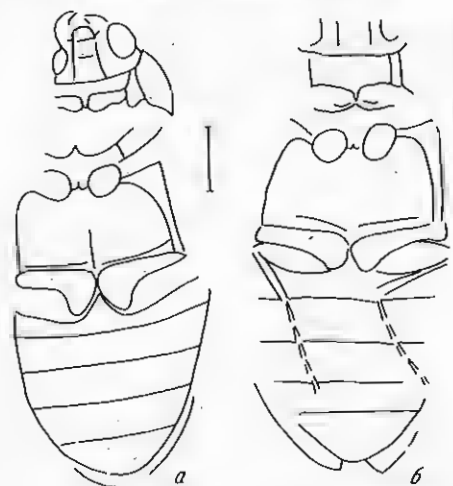


Рис. 97. Представители рода *Salebrocoleus* gen. nov.

а — *S. megacephalus* sp. nov., голотип, ПИН № 371/1627; б — *S. sternalis* sp. nov., голотип, ПИН № 381/83; нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль

тазики сильно поперечные, интеркоксальный отросток довольно широкий, заметно суженный назад. Среднегрудка спереди с двойной вырезкой и острым выступом посередине, вдвое короче средних тазиков, ее длина на боковом крае в четыре раза меньше ширины. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край менее чем в два раза уже заднего. Задние тазики вдвое короче ширины, их боковой край в четыре раза длиннее медиального. Длина жука 9,5 мм.

Сравнение. Отличается от другого вида более короткой среднегрудью и более длинными задними тазиками.

Материал. Голотип.

*Salebrocoleus sternalis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIII, фиг. 2; рис. 97, б

Голотип — ПИН № 381/83, отпечаток нижней стороны жука; антенны, передние и средние ноги не сохранились, контур тела плохо виден; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Глаза мало сдвинуты на темени, расстояние между ними не менее чем вдвое шире их. Переднеспинка, по-видимому, лишь немного более чем вдвое короче ширины на основании, слабо сужена вперед, передние тазики едва короче ширины, интеркоксальный отросток очень узкий, назад почти не сужен. Среднегрудка спереди с выступом, без вырезок по бокам от него; ее длина сбоку в три раза меньше ширины. Средние тазики немного длиннее среднегрудки перед ними. Заднегрудка в длину равна ширине переднего края, в 1,75 раза короче заднего.

<sup>1</sup> Название вида от *megas* (греч.) — большой и *cephale* (греч.) — голова.

<sup>2</sup> Название вида от *sternum* (лат.) — sternit.

Задние тазики в 2,5 раза короче ширины, их боковой край вдвое короче медиального. Задние бедра несильно равномерно утолщены; голени тонкие, линейные; лапки тонкие, длиннее голеней; их членики длинные, не расширены дистально. Длина жука 5 мм.

Сравнение. Отличается более длинной среднегрудью и более короткими, слабее суженными вбок задними тазиками.

Материал. Голотип.

Род *Tersus* Martynov, 1926

*Tersus*: Мартынов, 1926, стр. 11—12; Пономаренко, 1968, стр. 131

Типовой вид — *T. crassicornis* Martynov, 1926; верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова направлена косо вперед-вниз, вперед сужена, почти треугольная, может до передних краев глаз втягиваться под переднеспинку. Глаза большие, едва сдвинуты на спинную сторону головы. Переднеспинка поперечная, параноталии довольно широкие. Переднегрудка перед передними тазиками не длиннее их. Плевральные швы свободны. Отросток переднегрудки заходит за задний край передних тазиков. Среднегрудка очень узкая, много уже средних тазиков, средние тазики очень большие, скошенные. Заднегрудка сильно поперечная, перед передним концом резко сужена, а метэпистерн расширен. Поперечный заднегрудной шов на середине прерван, медиальные концы боковых частей его оттянуты вперед. Задние тазики большие, с бедренными крышками. Первый sternit брюшка самый короткий, последний — самый длинный. Ноги ходильные, бедра довольно сильно утолщены, голени линейные, короче лапок. Надкрылья сверху со слабыми следами многих рядов ячеек. Крыло с отчетливой птеростигмой, RS отходит от R в месте впадения поперечной gm, двуветвистая, между R и RS две поперечные, между RS<sub>1</sub> и RS<sub>2</sub> — одна, между RS<sub>2</sub> и M — одна. Передняя половина заднегрудки с очень крупными плоскими бугорками, промежутки между которыми на отпечатках видны в виде довольно правильной сети с крупными ячейками. Бугорки на sternитах брюшка собраны в продольные морщинки.

Видовой состав. Три вида в юре Каратау.

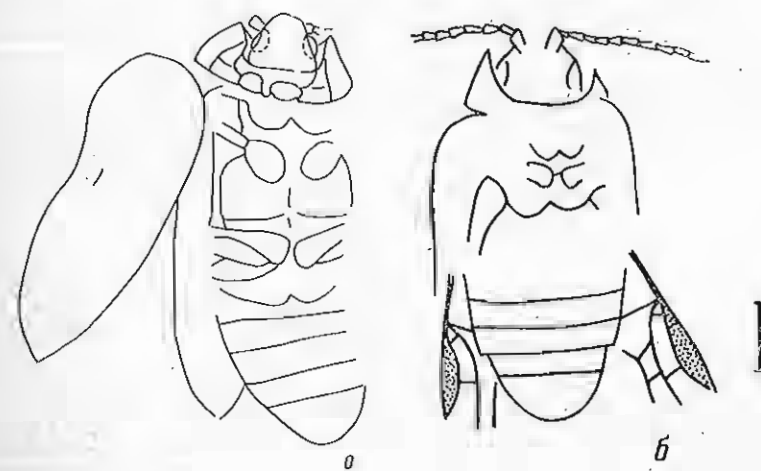


Рис. 98. *Tersus karatavicus* Ponomarenko

а — голотип, б — ПИН № 2239/912, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау

Сравнение. Вместе с родом *Tersoides* Ponomarenko, 1968 выделяется прерванным посередине и оттянутым вперед поперечным заднегрудным швом, очень узкой среднегрудкой и резко суженной впереди заднегрудкой с сетчатой структурой в передней половине. От рода *Tersoides* отличается сдвинутыми на спинную сторону глазами и менее утолщенными бедрами.

Таблица для определения видов рода *Tersus*

1. Антенны длиннее половины тела, членики их лишь немного длиннее своей ширины на вершинах. Длина жука 12 мм . . . . . *T. crassicornis* Martynov, 1926
- Антенны короче половины тела, членики их в два-три раза длиннее своей ширины на вершинах . . . . . 2
2. Голова короче своей ширины, передний край переднеспинки почти в два раза уже заднего. Длина жука 8—9 мм (табл. XIII, фиг. 3; рис. 98) . . . . . *T. karatauicus* Ponomarenko, 1968
- Голова немного длиннее своей ширины, передний край переднеспинки лишь немного уже заднего. Длина жука 11—12 мм . . . . . *T. leptocerus* Ponomarenko, 1968

### Род *Tersoides* Ponomarenko, 1968

*Tersoides*: Пonomаренко, 1968, стр. 134.

Типовой вид — *T. capitatus* Ponomarenko, 1968; верхняя юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова сильно втянута под переднеспинку, заметно длиннее ширины, вперед почти не сужена, назад без шеевидной перетяжки. Глаза выпуклые, расположены по бокам головы. Переднегрудь поперечная, ее передние углы оттянуты вперед, передний край переднеспинки вырезан. Плевральные швы свободные, плевра почти не расширена назад. Среднегрудь очень короткая, короче средних тазиков. Заднегрудка резко округло сужена перед передним краем, поперечная, поперечный заднегрудной шов посередине прерван, и концы его здесь сильно оттянуты вперед. Задние тазики довольно длинные, сильно сужены вбок. Стерниты брюшка почти плоские, последний едва длиннее предпоследнего. Бедра сильно утолщены, голени немного длиннее бедер.

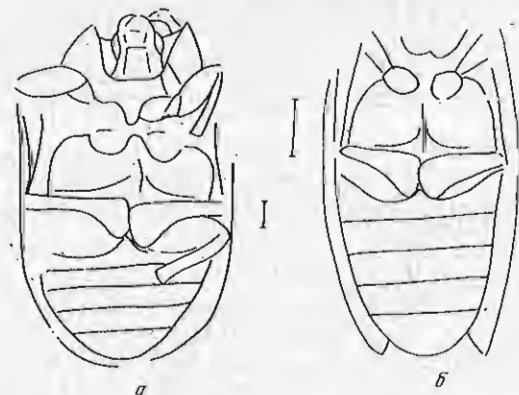


Рис. 99. Представители рода *Tersoides* Ponomarenko

а — *T. capitatus* Ponomarenko, голотип, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау, б — *T. elongatus* sp. nov., голотип, ПИН № 371/1687, нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль

Видовой состав. Один вид в верхней? юре Южного Казахстана (Каратау) и один вид в нижней юре? Средней Азии (Иссык-Куль).

Сравнение. По оттянутому вперед поперечному заднегрудному шву похож на род *Tersus* Martynov, но отличается от него более длинной, почти не суженной вперед головой с боковыми глазами и сильно утолщенными бедрами.

Таблица для определения видов рода *Tersoides*

1. Заднегрудка втрое короче своей ширины на заднем крае. Длина жука 15 мм (рис. 99, а). Каратау . . . . . *T. capitatus* Ponomarenko, 1968
- Заднегрудка вдвое короче своей ширины . . . . . *T. elongatus* sp. nov.

### *Tersoides elongatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIII, фиг. 4; рис. 99, б

Голотип — ПИН № 371/1687, отпечаток нижней стороны жука без головы, переднегруды и ног; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Среднегрудь перед средними тазиками в полтора раза короче их. Передний край переднегрудки вдвое уже заднего, ее длина вдвое короче ширины заднего края. Поперечный заднегрудной шов сильно изогнут вперед, его передние концы доходят до задней трети заднегрудки. Задние тазики более чем вдвое короче ширины, резко сужены вбок, их боковой край втрое короче медиального. Длина тела без головы и переднеспинки 6,5 мм, полная длина жука около 8 мм.

Сравнение. Отличается от другого вида более длинными средними и заднегрудкой.

Материал. Голотип.

### Род *Lethocoleus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *L. sternalis* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров, вытянутые, уплощенные; голова частично спрятана под переднеспинку. Голова поперечная, виски и щеки очень короткие. Переднеспинка прямоугольная, примерно в полтора раза короче ширины, в полтора раза длиннее переднегрудки. Проплевры почти прямоугольные, едва расширены назад. Переднеспинка со слабым продольным килем, ее задний край прямой, образует с отростком прямой угол. Передние тазики поперечные. Среднегрудка заметно длиннее средних тазиков, спереди посередине с небольшим выступом, ее швы неотчетливые. Средние тазики вытянуты назад, расстояние между ними шире их. Заднегрудка почти равной длины и ширины, сильно сужена вперед; ее швы малозаметные. Задние тазики далеко не доходят до заднего края первого стернита брюшка. Первый и последний стерниты брюшка длиннее остальных.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается длинной среднегрудкой, не несущей на переднем конце кия, и головой, более короткой, чем переднеспинка.

### *Lethocoleus sternalis* Ponomarenko, sp. nov.<sup>3</sup>

Табл. XIII, фиг. 5; рис. 100

Голотип — ПИН № 2069/1237, отпечаток жука без ног и антенн, несколько искаженный продольным расширением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно короче ширины, едва сужена вперед, почти до передних краев глаз спрятана под переднеспинку. Проплевры заметно уже тазиков, одной ширины с интеркоксальным отростком. Проплевры на заднем крае несколько расширены медиально. Переднегрудка

<sup>1</sup> Название вида от *elongatus* (лат.) — вытянутый.

<sup>2</sup> Название рода от *Lethae* (греч.) — река Лета.

<sup>3</sup> Название вида от *sternum* (лат.) — стернит.

заметно длиннее тазиков. Среднегрудка большая, плоская, без отчетливых швов и килей, ее длина на боку лишь вдвое короче ширины. Передний край заднегрудки вдвое уже заднего. Задние тазики вдвое короче ширины, на боковом крае вдвое короче, чем на медиальном. Первый

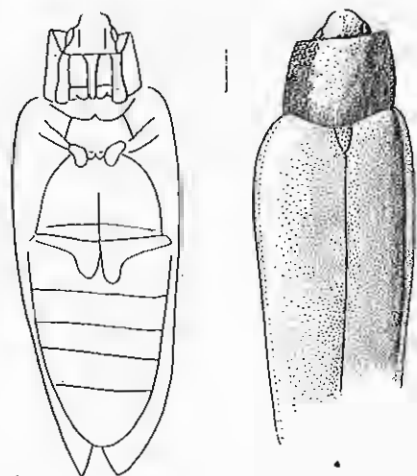


Рис. 100. *Lethocoleus sternalis* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2069/1273, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

стернит брюшка в полтора раза, последний вдвое длиннее остальных. Голова сверху, диск переднеспинки и надкрылья в густых бугорках, бугорки на параноталиях гораздо крупнее, низ в густых бугорках промежуточного размера. Длина жука около 10 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Schizophorinus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *S. punctatus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров, вытянутые, уплощенные. Голова немного спрятана под переднеспинку. Антенны довольно толстые, нитевидные, в длину равны половине тела. Переднеспинка немного сужена вперед, в длину почти в два раза короче ширины, почти вдвое длиннее переднегрудки, передний край переднеспинки прямой. Проплевры прямоугольные. Переднегрудка со слабо продольным килем, задний край переднегрудки прямой, образует с отростком прямой угол. Среднегрудка недлинная, перед тазиками она заметно короче их, спереди с двойной вырезкой и острым выступом, на боках сильно оттянута вперед. Средние тазики вытянуты назад, расстояние между ними уже их. Заднегрудка поперечная, сильно округло сужена вперед, ее швы малозаметные. Задние тазики далеко не доходят до заднего края первого стернита брюшка. Первый стернит брюшка почти в полтора раза длиннее второго и третьего, четвертый немного короче, а пятый длиннее третьего.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. От других родов, имеющих прямой передний край переднеспинки, отличается короткой среднегрудкой и первым стернитом брюшка, более длинным, чем остальные.

<sup>1</sup> Название от рода *Schizophorus* Ponomarenko

#### *Schizophorinus punctatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIII, фиг. 6; рис. 101

Голотип — ПИН № 2240/176, отпечаток жука без задних и передних ног, немного искаженный растяжением в длину; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова равной длины и ширины, заметно сужена вперед, виски и щеки несколько короче глаз. Первый членик антенн едва толще остальных; второй цилиндрический, вдвое короче его, равной длины и толщины; остальные немного расширены к вершинам; третий почти

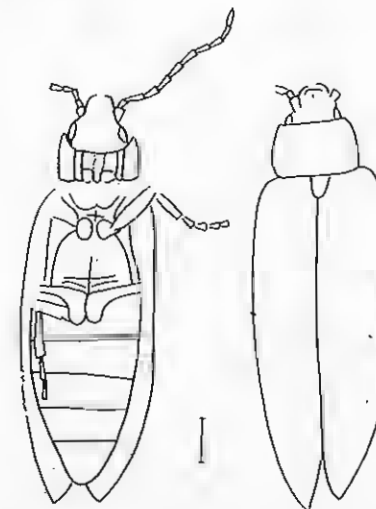


Рис. 101: *Schizophorinus punctatus* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2240/176, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

равен первому, немного длиннее четвертого; последний членик вытянуто-каплевидный. Переднегрудка перед тазиками немного длиннее их, проплевры уже тазиков, в ширину равна интеркоксальному отростку. Среднегрудка перед тазиками втрое короче своей ширины, вырезки на ее переднем крае глубокие, так что перед тазиками она вдвое короче, чем на середине. Расстояние между средними тазиками вдвое уже их. Заднегрудка в полтора раза короче ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Задние тазики в полтора раза короче своей ширины, их боковой край почти втрое короче медиального. Ноги недлинные, слабые. Средние бедро и голень равной длины, членики средней лапки немного расширены дистально, гомотомные. Все тело густо покрыто бугорками, которые немного крупнее на его нижней стороне. Длина жука около 9 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Schizophorus* Ponomarenko, 1968

*Schizophorus*: Пономаренко, 1968, стр. 130

Типовой вид — *S. crassus* Ponomarenko, 1968; верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Тело широко-овальное (рис. 102). Голова почти до передних краев глаз втянута под переднеспинку. Глаза боковые. Переднегрудка поперечная, сильно сужена вперед, проплевры широкие, плевральные швы свободные. Передние тазики поперечные, отросток между ними

<sup>1</sup> Название вида от *punctatus* (лат.) — точечный.

доходит до их заднего края. Средние тазики поперечные, отросток между ними едва уже их. Заднегрудка сильно поперечная. Поперечный заднегрудной шов не прерван посередине, слегка оттянут здесь назад. Задние тазики косые, их медиальные концы сдвинуты назад. Задние троханты незаметные. Первый стернит брюшка не длиннее второго, последний длиннее остальных, его передний край выпуклый. Длина жука единственного вида 8,5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Выделяется среди всех родов очень большими проплеврами, так что нотоплевральный шов в несколько раз ближе к боковому краю переднегрудки, чем к стерноплевральному шву.

#### Род *Schlzophoroides* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *S. tuberculatus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров или довольно мелкие. Тело выпуклое, несильно вытянутое, голова и переднеспинка направлены косо вперед — вниз. Глаза довольно большие, боковые; щеки и виски короче глаза. Переднегрудь сильно поперечная, почти без параноталий, ее передний край вырезан. Переднегрудка короткая, короче тазиков, отросток не сужен назад, не более чем вдвое уже их. Проплевра прямоугольная. Передние тазики шаровидные, назад не торчащие. Среднегрудь узкая, спереди с двойной вырезкой и выступом посередине, ее швы явные, поперечный шов среднегрудки на середине оттянут назад. Средние тазики косые. Заднегрудка поперечная; ее швы и швы, отделяющие троханты, неясные; поперечный шов посередине оттянут вперед. Задние тазики сильно сужены вбок, длинные, на заднем крае с зубчиками. Брюшко почти плоское, швы между стернитами явственно приподняты. Ноги недлинные, передние бедра сильно утолщены. Тело в густых, довольно крупных бугорках.

Видовой состав. Три вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. Отличается от других родов, имеющих не суженный назад переднегрудной отросток, гладкой переднегрудкой и узкими прямоугольными проплеврами.

#### Таблица для определения видов рода *Schlzophoroides*

- |                                                                                                                    |                                 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|
| 1. Поперечный заднегрудной шов мало удален от тазиков, расстояние между ним и тазиками короче тазиков              | <i>S. rugosus</i> sp. nov.      |
| — Поперечный заднегрудной шов сильно оттянут по средней линии вперед, расстояние между ним и тазиками не короче их | 2                               |
| 2. Мельче, тело почти гладкое                                                                                      | <i>S. glaber</i> sp. nov.       |
| — Крупнее, тело в довольно крупных бугорках                                                                        | <i>S. tuberculatus</i> sp. nov. |

#### *Schlzophoroides rugosus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIII, фиг. 7; рис. 103, а

Голотип — ПИН № 2069/1290, отпечаток жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова несколько поперечная, виски и щеки много короче глаз. Переднеспинка почти не сужена вперед, в 2,5 раза короче своей ширины на основании. Проплевра заметно уже тазиков, переднегрудка перед тазиками короче их. Интеркоксальный отросток примерно вдвое уже тазиков, заметно сужен назад. Среднегрудка на середине

<sup>1</sup> Название от рода *Schlzophorus* Ponomarenko.

<sup>2</sup> Название вида от *rugosus* (лат.) — морщинистый.

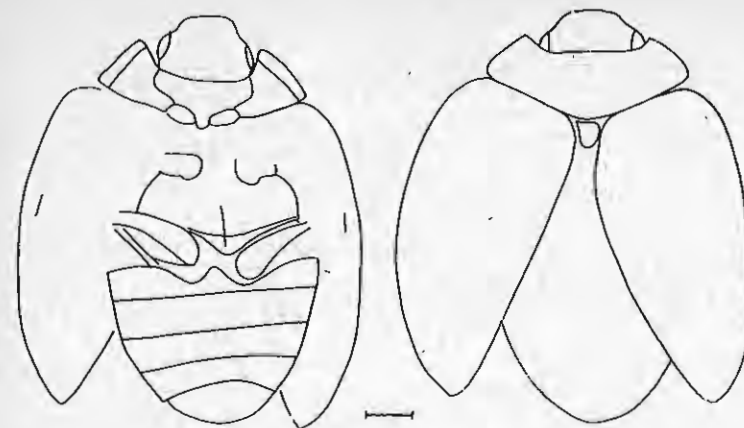


Рис. 102. *Schlzophorus crassus* Ponomarenko

голотип, верхняя юра; Южный Казахстан, Каратау

почти вдвое длиннее, чем на боках, перед средними тазиками вдвое короче их, лишь немного короче, чем сбоку; ее задний край сильно оттянут назад между тазиками. Расстояние между средними тазиками едва уже их. Заднегрудка в полтора раза короче своей ширины на основании, ее передний край вдвое уже заднего. Продольный заднегрудной шов хорошо заметен только в задней половине заднегрудки, поперечный вдоль оси тела заметно оттянут вперед, расстояние между ним и задним тазиками короче тазиков. Задние тазики вдвое короче своей ширины. Первый и последний стерниты брюшка в полтора раза длиннее остальных. Тело сверху в довольно крупных негустых бугорках, бугорки на параноталиях крупнее и расположены гуще. Нижняя сторона тела в густых крупных бугорках, которые сливаются на заднегрудке в поперечные морщинки. Длина жука около 14 мм.

Сравнение. От других видов отличается гораздо слабее оттянутым вперед поперечным заднегрудным швом.

Материал. Голотип и сильно искаженные растяжением экз. № 2240/1712 и 2555/1710.

#### *Schlzophoroides glaber* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIII, фиг. 8; рис. 103, б

Голотип — ПИН № 2240/250, разорванные остатки жука: голова, переднегрудь и надкрылья захоронены вместе, рядом оторванные средне- и заднегрудь, задняя нога и частично сложенные задние крылья; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова заметно поперечная, щеки очень короткие. Переднегрудь вдвое короче своей ширины, вперед не сужена. Среднегрудка сильно сужена вбок, ее длина посередине вдвое больше, чем на боку. Продольный и поперечный заднегрудные швы явственные. Среднегрудка перед средними тазиками не короче, чем на боковом крае, менее чем в полтора раза короче тазиков. Заднегрудка на переднем крае вдвое уже, чем на заднем. Продольный заднегрудной шов заходит в переднюю половину переднегрудки, поперечный отчетливый, сильно оттянут вдоль него вперед, расстояние между ним и тазиками не короче тазиков. Задние тазики вдвое короче своей ширины, их задний край вырезанный. Заднее бедро короче ширины тазика, довольно сильно равномерно

<sup>1</sup> Название вида от *glaber* (лат.) — гладкий.

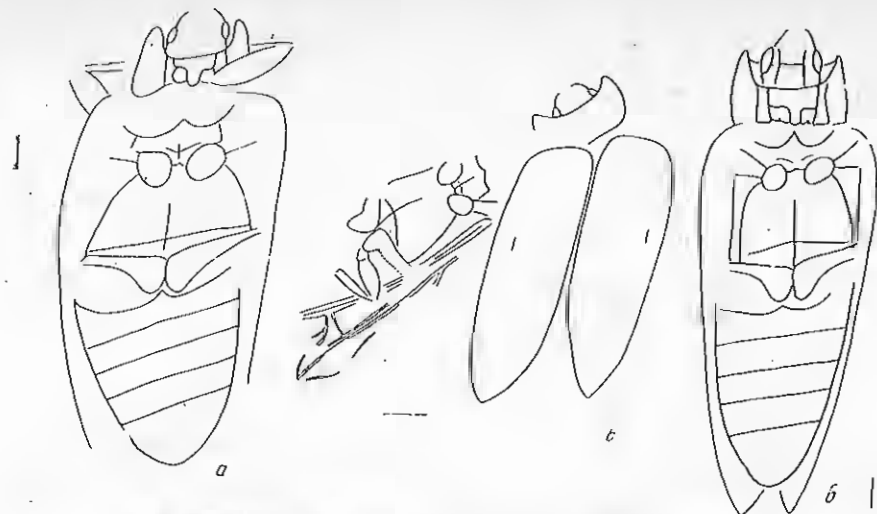


Рис. 103. Представители рода *Schizophoroides* gen. nov.  
а—*Sch. rugosus* sp. nov., голотип, ПИН № 2069/1290; б—*Sch. glaber* sp. nov., голотип, ПИН № 2240/250, в—*Sch. tuberculatus* sp. nov., голотип, ПИН № 2070/2359; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

утолщено, задняя голень едва расширена к вершине, изогнутая. Тело почти гладкое, сверху в разбросанных некрупных бугорках, снизу бугорки едва заметны. Длина жука около 7 мм.

Сравнение. Отличается от других видов почти гладкими покровами и более длинной среднегрудкой.

Материал. Голотип.

Замечание. Строение переднегрудки *S. glaber* sp. nov. неизвестно, вид отнесен к этому роду на основании сильно оттянутого вперед поперечного заднегрудного шва и по характерным зубчикам на заднем крае задних тазиков.

*Schizophoroides tuberculatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIII, фиг. 9; рис. 103, в

Голотип — ПИН № 2070/2359, отпечаток жука без антенн, средних и задних ног, отпечаток несколько искажен косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова в длину равна ширине на основании, виски вдвое короче диаметра глаза. Переднегрудь втрое короче своей ширины на основании, мало сужена вперед. Проплевры немного уже тазиков, переднегрудка заметно короче тазиков, почти вдвое короче отростка. Отросток в полтора раза уже тазиков. Среднегрудка заметно расширена на середине, дистальнее сужена и на боках вновь расширена; перед средними тазиками в самом коротком своем месте она вдвое короче их. Передний край заднегрудки почти вдвое уже заднего. Поперечный заднегрудной шов сильно оттянут вперед, расстояние между ним и тазиками не короче тазиков. Задние тазики медиально несильно сдвинуты назад, вбок почти сходят на нет, их задний край вырезанный. Первый стернит брюшка лишь немного длиннее второго, третий равен второму, четвертый немного короче их, последний вдвое длиннее четвертого. Тело

сверху в негустых, снизу в более густых и более крупных бугорках. Длина 11—12 мм.

Сравнение. Отличается от *S. rugosus* sp. nov. сильно оттянутым вперед заднегрудным швом, от *S. glaber* sp. nov. — сильным развитием бугорков на теле.

Материал. Кроме голотипа, еще экз. 2240/157 и 175 из того же местонахождения.

Род *Praesagus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *P. capitatus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Мелкие жуки. Тело уплощенное, широкое, голова и переднеспинка широкие, голова совсем не скрыта переднеспинкой, прогнатная, поперечная, треугольная. Мандибулы небольшие, не торчащие. Антенны тонкие, длинные, нитевидные, их членики немного расширены на вершинах. Щеки и виски много короче глаз. Гулярная пластинка широкая. Переднегрудь сильно поперечная с узкими и довольно короткими вытянутыми вперед параноталиями. Проплевры расширены назад; эпимеры переднегрудки с длинным медиальным выступом, частично закрывающим сзади впадины передних тазиков; переднегрудка с невысоким продольным килем. Передние тазики поперечные, угловатые, не торчащие, отросток между ними доходит до их вершины, параллельносторонний, тупой. Среднегрудка короткая, малосуженная вбок, спереди с выступом на середине, ее задний край прямой. Средние тазики поперечные, расставленные. Заднегрудка поперечная, вперед суженная, ее продольный шов и шов между постэпистернами и трохантинами незаметны, поперечный шов отчетливый, угловидно оттянут назад. Задние тазики косые, их медиальный конец сдвинут назад. Брюшко слабо выпуклое, его стерниты телескопически втягиваются один в другой. Ноги довольно длинные, бедра утолщены, голени слегка расширены к вершине, в полтора раза короче бедер, лапки длиннее голеней, с длинными гомонными, едва расширенными к вершине члениками.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По строению переднегрудки с поперечными угловатыми тазиками, разделенными не суженным назад отростком, похож на роды *Catabrycus* gen. nov. и *Thnesidius* gen. nov. От первого отличается более короткими, не торчащими мандибулами, от второго — широкими головой и переднегрудью.

*Praesagus capitatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIV, фиг. 1; рис. 104

Голотип — ПИН № 2240/272, отпечаток полного жука, несколько искаженный косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова широко-треугольная, почти вдвое короче ширины на основании. Антенны далеко заходят за основание переднегрудки, их первый членик слабо увеличен, к вершине расширен, второй цилиндрический, заметно короче его, третий едва меньше первого, остальные немного меньше третьего. Переднегрудь в четыре раза короче ширины, вперед почти не сужена. Переднегрудка перед тазиками короче их, в длину равна отростку. Среднегрудка на боках несколько короче ее

<sup>1</sup> Название вида от *tuberculatus* (лат.) — бугорчатый.

<sup>1</sup> Название рода от *praesagus* (лат.) — предвещающий.

<sup>2</sup> Название вида от *caput* (лат.) — голова.

длины посередине. Расстояние между средними тазиками вдвое уже их. Передний край заднегрудки в полтора раза уже заднего. Задние тазики на медиальном крае вдвое длиннее, чем на боковом. Последний стернит

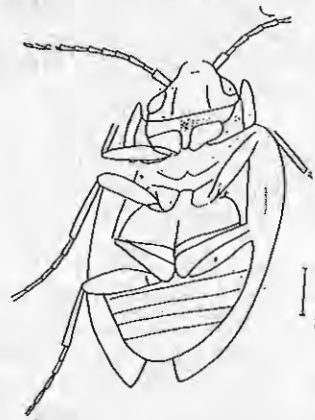


Рис. 104. *Praesagus capitatus* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2240/272, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

брюшка в полтора раза длиннее предпоследнего. Все тело покрыто очень мелкими и густыми бугорками. Длина жука около 6,5 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Thnesidius* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *Th. xyrophorus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки средних размеров или довольно мелкие. Тело выпуклое, вытянутое. Голова и переднеспинка немного наклонена вперед-вниз, почти prognathous. Мандибулы небольшие, не торчащие. Глаза боковые, маловыпуклые; виски и щеки много короче глаз. Гулярная пластинка широкая. Антенны нитевидные, заходят за основание переднеспинки, их основной членик малоутолщенный, второй — маленький, третий — самый крупный. Переднегрудь поперечная, с неширокими вытянутыми вперед параноталиями и оттянутыми задними углами. Проплевры немного расширены назад. Переднегрудка посередине с плоским килем, продолжающимся назад в длинный интеркоксальный отросток. Передние тазики угловатые, примерно равной длины и ширины или поперечные; их троханты большие. Среднегрудка довольно длинная, не короче средних тазиков или лишь немного короче их, слабо сужена вбок. Средние тазики широко расставленные, невыпуклые, слегка поперечные. Заднегрудка сильно сужена вперед, поперечная; ее швы малозаметные. Задние тазики недлинные, сильно сужены вбок; их медиальный конец сдвинут назад по оси тела. Брюшко маловыпуклое, его стерниты телескопически втягиваются. Ноги стройные, довольно длинные.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии.

Сравнение. По присутствию на переднегрудке явственного плоского киля похож на род *Xyphosternum* Ponomarenko, 1968, но отличается от него отсутствием округлых возвышений по бокам киля и более крупными угловатыми тазиками.

#### Таблица для определения видов рода *Thnesidius*

1. Переднеспинка совсем не сужена вперед, проплевра узкая, в пять раз длиннее ширины *Th. xyrophorus* sp. nov.
- Переднеспинка округло сужена вперед, проплевра более широкая, в 2,5 раза длиннее ширины *Th. ovalis* sp. nov.

<sup>1</sup> Название рода от *thnesidios* (греч.) — мертвец.

#### *Thnesidius xyrophorus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIV, фиг. 2; рис. 105, а

Голотип — ПИН № 2240/335, отпечаток полного жука, слегка искаженный косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова равной длины и ширины, щеки и виски очень короткие. Антенны немного короче половины тела; их первый членик немного расширен, короткий; второй равной длины и ширины; третий немного длиннее четвертого; остальные равной длины; последний на вершине заострен. Переднеспинка в полтора раза короче ширины, вперед совсем не сужена. Проплевры немного расширены назад, в пять раз длиннее своей ширины. Переднегрудка перед тазиками едва длиннее их, киль не расширен вперед. Длина среднегрудки на боках лишь немного короче длины на середине. Средние тазики косые, расстояние между ними не шире их. Заднегрудка вдвое короче ширины заднего края, ее передний край немного менее чем вдвое уже заднего. Тело покрыто мелкими и густыми бугорками, более отчетливыми на нижней стороне. Длина жука около 11—13 мм.

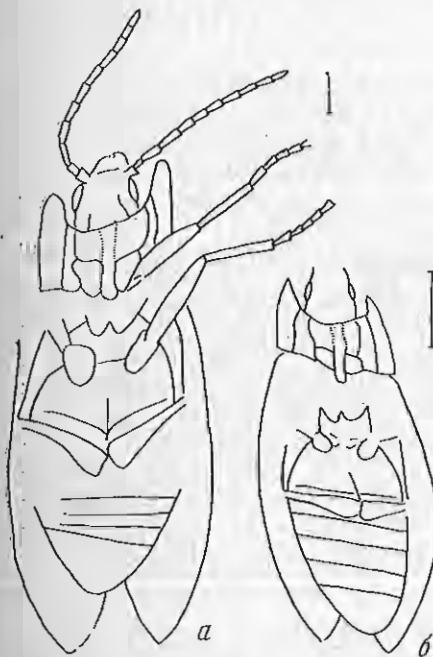


Рис. 105. Представители рода *Thnesidius* gen. nov.

а — *Th. xyrophorus* sp. nov., голотип, ПИН № 2240/335, б — *Th. ovalis* sp. nov., голотип, ПИН № 2240/241, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

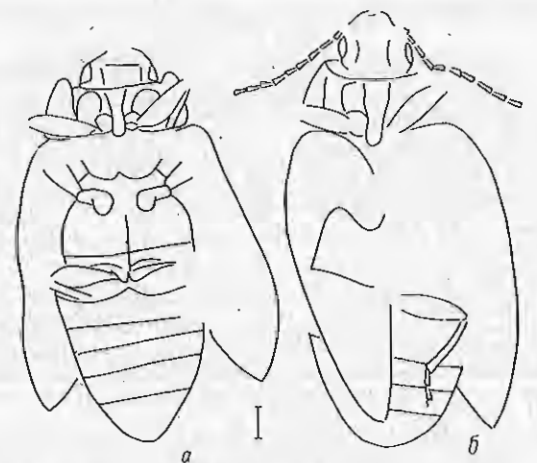


Рис. 106. Представители рода *Xyphosternum* Ponomarenko

а — *X. punctatum* Ponomarenko, голотип; б — *X. antennatum* Ponomarenko, голотип, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау

Сравнение. Гораздо крупнее второго вида, кроме того, отличается не суженной вперед переднеспинкой, более узкой проплеврой и более крупными средними тазиками.

Материал. Голотип и экз. № 2555/1709, отпечаток жука без головы.

<sup>1</sup> Название вида от *xyrphos* (греч.) — меч и *phoros* (греч.) — несущий.

Голотип — ПИН № 2240/241, Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова немного длиннее своей ширины, щеки и виски вдвое короче глаз. Переднегрудь округло сужена вперед, так что ее передний край почти в полтора раза шире заднего, в длину вдвое меньше ширины на основании. Проплевры заметно расширены назад, в 2,5 раза длиннее своей ширины на заднем крае; переднегрудка перед тазиками заметно длиннее их. Среднегрудка сбоку не короче длины посередине. Средние тазики почти округлые, расстояние между ними не уже их. Заднегрудка вдвое короче ширины на заднем крае, ее передний край в 2,5 раза шире заднего. Первый стернит брюшка в полтора раза длиннее второго, последний в два раза длиннее предпоследнего. Все тело покрыто густыми мелкими бугорками. Длина тела около 5 мм.

Сравнение. Отличается от *Th. xiphophorus* sp. nov. меньшими размерами, суженной вперед переднегрудью, более широкими проплеврами и менее крупными округлыми средними тазиками.

Материал. Голотип.

### Род *Xyphosternum* Ponomarenko, 1968

*Xyphosternum*: Пономаренко, 1968, стр. 134

Типовой вид — *X. punctatum* Ponomarenko, 1968; верхняя? юра, Южный Казахстан, Каратау.

Описание. Голова прогнатная, не длиннее своей ширины, короче переднегрудки, частично прикрыта переднеспинкой. Глаза расположены по бокам головы, антенны нитевидные, заходят за основание переднегрудки. Плевры широкие. Отросток переднегрудки приподнят над ее уровнем и продолжен вперед плоским килем с очень резкими границами. Бока переднегрудки по сторонам от него с плоским округлым возвышением с такими же резкими границами. Передние тазики небольшие, округлые. Среднегрудь очень узкая, уже средних тазиков. Средние тазики поперечные, широко расставленные. Заднегрудка мало сужена вперед, трапезиевидная; ее боковые края прямые. Заднегрудные швы хорошо выражены. Задние тазики короткие, сильно поперечные, их троханты отчетливые. Брюшко сильно сужено от основания к вершине, первый и последний стерниты длиннее остальных. Надкрылья сверху с хорошо заметными следами ячеек.

Видовой состав. Три вида в юре Каратау.

Сравнение. От всех родов отличается присутствием округлых возвышений на боках переднегрудки. От других родов, имеющих на ней плоский киль, отличается, кроме того, маленькими округлыми тазиками.

#### Таблица для определения видов рода *Xyphosternum*

1. Голова примерно равной длины и ширины, киль на переднегрудке почти не расширен вперед, округлые бугры на ней тесно приближены к килю. Длина жука 10—12 мм (рис. 106, б) *X. antennatum* Ponomarenko, 1968
2. Голова сильно поперечная, киль на переднегрудке заметно расширен вперед, округлые возвышения на ней удалены от киля и сближены со стерноплевральным швом
3. Среднегрудка перед средними тазиками лишь немного короче их, задние тазики очень короткие, в пять раз короче своей длины, последний стернит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Длина жука 15,5 мм (рис. 106, а) *X. punctatum* Ponomarenko, 1968

<sup>1</sup> Название вида от *ovatus* (лат.) — яйцевидный.

— Среднегрудка перед передними тазиками очень короткая, лентовидная, задние тазики в три раза короче их длины, последний стернит брюшка не длиннее предпоследнего. Длина жука 5—6 мм *X. minor* Ponomarenko, 1968

### Род *Parathnesidius* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *P. oculatus* sp. nov.; нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль.

Описание. Довольно мелкие жуки. Тело вытянутое, выпуклое, голова длинная, прогнатная, почти не прикрыта переднеспинкой. Глаза округлые, почти полностью сдвинуты на спинную сторону головы. Переднегрудь поперечная, слабо сужена вперед; ее углы почти прямые; передний край слабо вырезан; параноталии узкие. Проплевры прямоугольные. Переднегрудь с невысоким плоским килем, продолжающимся в интеркоксальный отросток. Передние тазики несколько поперечные. Среднегрудка поперечная, спереди с двойной вырезкой, ее длина на боках не меньше, чем посередине. Заднегрудка сильно сужена вперед, поперечная, ее швы малозаметны. Задние тазики короткие, их медиальные концы едва сдвинуты назад. Первый стернит брюшка едва, последний в полтора раза длиннее остальных.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от всех родов сильно сдвинутыми на спинную сторону головы глазами. По форме переднегрудки и килю на переднегрудке похож на род *Thnesidius* gen. nov., но отличается от него округлыми передними тазиками.

### *Parathnesidius oculatus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIV, фиг. 4; рис. 107

Голотип — ПИН № 371/2351, отпечаток жука без антенн и ног; Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?

Описание. Голова треугольная, примерно равной длины и ширины; расстояние между глазами на темени не шире их. Переднегрудь

Рис. 107. *Parathnesidius oculatus* sp. nov.

Голотип, ПИН № 371/2351, нижняя юра?; Средняя Азия, Иссык-Куль



вдвое короче своей ширины на основании, переднегрудка перед тазиками в длину равна им, интеркоксальный отросток в полтора раза уже тазиков. Среднегрудка перед средними тазиками вдвое короче, чем на боковом крае. Расстояние между средними тазиками вдвое уже их.

<sup>1</sup> Название от рода *Thnesidius* gen. nov.

<sup>2</sup> Название от *oculus* (лат.) — глаз.

Заднегрудка почти в два раза короче своей ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Продольный заднегрудной шов заметен только в задней половине заднегрудки. Задние тазики почти втрое короче ширины, на заднем крае вырезаны, их боковой край втрое короче заднего. Все тело покрыто не очень густыми некрупными бугорками. Длина жука 7 мм.

Материал. Голотип.

Род *Catabrycus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *C. hoplites* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Довольно крупные жуки. Тело выпуклое, вытянутое. Голова прогнатная. Мандибулы очень большие, торчащие, лишь немного короче остальной части головы, на внутренней стороне с сильными зубцами. Гулярные швы слабо заметные. Глаза большие, невыпуклые; виски короткие. Переднегрудь поперечная, с узкими, маловытянутыми вперед параноталиями, заметно короче головы. Прозепистерны прямоугольные, проэпимеры несильно расширены назад. Переднегрудка с неясным продольным килем. Передние тазики много короче переднегрудки, поперечные, угловатые, не торчащие, разделены узким параллельнокрайним отростком, достигающим до их заднего края. Среднегрудка сужена вбок, ее передний край почти прямой, с небольшим выступом посередине, задний край треугольный. Средние тазики округлые, большие, тесно сближены. Заднегрудка поперечная, вперед сильно сужена; ее швы малоотчетливые, постэпистерны и трохантины задних тазиков короткие. Задние тазики довольно длинные, вырезаны на заднем крае. Последний стернит брюшка вдвое длиннее почти равных предыдущих, брюшко выпуклое. Ноги довольно короткие, слабые.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов большой головой с крупными сильно торчащими мандибулами. По строению переднегрудки похож на род *Praesagus* gen. nov.

*Catabrycus hoplites* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIV, фиг. 5; рис. 108

Голотип — ПИН № 2555/1702; отпечаток жука без антенн, передних и средних ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова треугольная, виски более чем вдвое короче глаз. Первый членик антенн некрупный. Переднегрудь примерно вдвое короче ширины, вперед не сужена. Параноталии узкие, едва сужены вперед, в три раза длиннее ширины на заднем крае. Переднегрудка перед тазиками в полтора раза длиннее их, тазики в четыре раза шире отростка между ними. Среднегрудка на боках втрое короче, чем на середине, перед средними тазиками втрое короче их. Передний край заднегрудки более чем в полтора раза уже заднего. Задние тазики вдвое короче ширины, их боковой край в четыре раза короче медиального. Задние бедра очень мало утолщены, голени несколько короче бедер. Все тело густо покрыто мелкими бугорками. Длина жука около 20 мм.

Материал. Голотип.

<sup>1</sup> Название рода от *catabryco* (греч.) — разрывать на части.

<sup>2</sup> Название вида от *hoplites* (греч.) — тяжеловооруженный солдат.

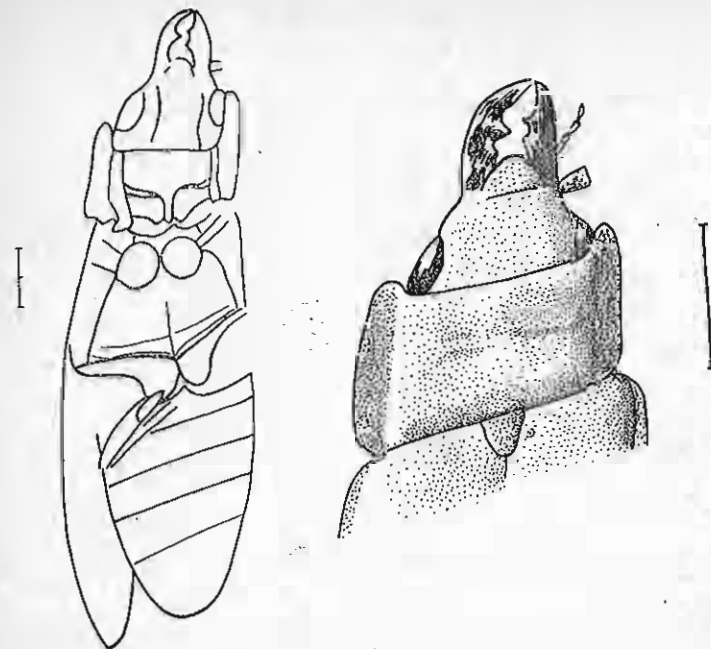


Рис. 108. *Catabrycus hoplites* sp. nov.

Голотип, ПИН № 2555/1702, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

СЕМЕЙСТВО CATINIIDAE PONOMARENKO, 1968

Catiniidae: Пonomаренко, 1968, стр. 137

Описание. Довольно мелкие, реже средней величины жуки. Тело уплощенное, овальное, редко несильно вытянутое. Голова и передне-спинка немного наклонены вниз, голова заметно втянута под передне-спинку, глаза боковые, антенны тонкие. Гулярная пластинка лишь немного уже головы. Переднеспинка поперечная, с вытянутыми вперед параноталиями, переднегрудка гораздо короче переднеспинки, плевральные швы явственные, свободно выходят на передний край переднегрудки. Передние тазики поперечные, довольно большие, соприкасающиеся; переднегрудь не образует разделяющего их отростка, самое большее, с небольшим выступом между их основаниями, далеко не достигающим до середины тазиков. Среднегрудка сильно поперечная, спереди с выступом, входящим между передними тазиками, в стороны заметно сужена, с отчетливым поперечным, а часто и с заметным продольным швами. Средние тазики расставленные. Заднегрудка поперечная, сильно сужена вперед, с продольным и поперечным швами. Шов между постэпистернами и задними трохантинами неясственный. Метэпистерны расширены вперед, касаются впадин средних тазиков в одной точке. Задние тазики поперечные, заметно сужены вбок, на заднем крае несильно вырезаны. Брюшко из пяти стернитов, первый и последний стерниты длиннее остальных. Ноги довольно слабые и короткие, бедра малоутолщенные, голени линейные, лапки с длинными гомотермными, не расширенными дистально члениками. Надкрылья сверху без следов жилкования и ячеек, снизу с выступом, запирающим их. Тело покрыто некрупными бугорками.

Состав. Пять родов в мезозое Азии.

Сравнение. Образует тесную группу с семейством Schizophoridae, на представителей которого похожи по общей форме тела и надкрыльям без видного на верхней стороне жилкования и с зацепкой снизу. Отличается от этого семейства не разделенными отростком переднегруди передними тазиками.

Замечание. Семейство было описано по единственному роду из верхней? юры Каратау. Ниже нами описывается четыре рода из нижнего триаса Средней Азии (Джайляучо). По-видимому, это семейство было распространено гораздо шире, но его представители не могут быть диагностированы из-за плохой сохранности остатков и несовершенства описаний.

Таблица для определения родов семейства Catiniidae

- |                                                                                                                                                           |                 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|
| 1. Задний край переднегруди почти прямой, лишь на середине с небольшим выступом между основаниями передних тазиков                                        | 2               |
| — Задний край переднегруди угловидно выступает назад непосредственно от боковых углов, обособленный выступ между основаниями передних тазиков отсутствует | 4               |
| 2. Переднегрудка с высоким продольным килем, заднегрудка трапецевидная                                                                                    | Catinius        |
| — Переднегрудка без продольного киля, заднегрудка округло сужена вперед                                                                                   | 3               |
| 3. Среднегрудка с продольным килем, передний край переднеспинки почти в два раза уже заднего                                                              | Catinoides      |
| — Среднегрудка без продольного киля, передний край переднеспинки лишь немного уже заднего                                                                 | Avocatinus      |
| 4. Проплевра прямоугольная или едва расширена назад                                                                                                       | Macrocatinius   |
| — Проплевра сильно расширена назад                                                                                                                        | Triassocatinius |

#### Род Avocatinus Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *A. elongatus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно мелкие, заметно вытянутые. Голова поперечная, большая; глаза боковые, маловыпуклые. Антенна тонкая, нитевидная; ее первый и второй членики мало отличаются от остальных. Переднегрудь короче головы, немного сужена вперед, ее передний край заметно шире головы. Проплевры сильно расширены назад, их задний край вдвое шире переднего. Задний край переднегруди почти прямой, образует маленький выступ между тазиками. Передние тазики слабо поперечные. Среднегрудка сильно поперечная, ее постэпистерны маленькие, косые; продольный шов малозаметен. Заднегрудка округло сужена вперед, продольный заднегрудной шов почти доходит до средних тазиков. Задние тазики сильно сужены вбок, на заднем крае вырезаны. Первый стернит брюшка в полтора раза, последний — вдвое длиннее остальных. Тело в довольно грубых бугорках.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов почти прямым задним краем переднегруди, отсутствием килей на передне- и среднегрудке и более грубой скульптурой покровов.

*Avocatinus elongatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIV, фиг. 6; рис. 109

Голотип — ПИН № 2240/232, отпечаток жука без большей части антенн, передних и средних ног, несильно искаженный косым растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

<sup>1</sup> Название от avus (лат.) — предок и рода Catinius Ponomarenko.

<sup>2</sup> Название вида от elongatus (лат.) — удлиненный.

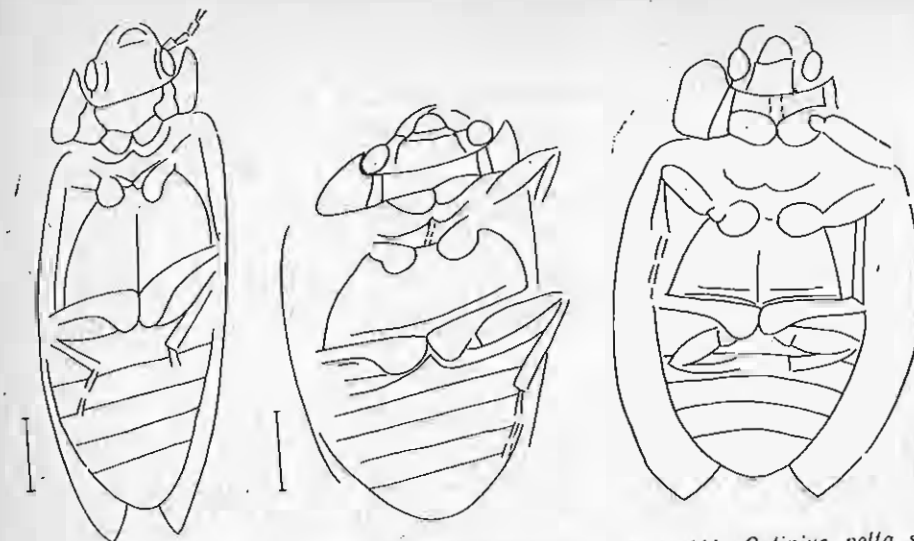


Рис. 109. *Avocatinus elongatus* sp. nov.

голотип, ПИН № 2240/232, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Рис. 110. *Catinoides rotundatus* sp. nov.

голотип, ПИН № 2069/1358, нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо.

Рис. 111. *Catinius pella* sp. nov.

голотип, верхняя? юра; Южный Казахстан, Каратау

Описание. Голова заметно короче ширины, впереди глаз сужена, щеки и виски примерно вдвое короче глаз. Переднеспинка вдвое короче ширины, лишь немного уже на переднем крае, чем на заднем, переднегрудка примерно вдвое короче переднеспинки. Плевры на переднем крае более чем вдвое шире, чем на заднем, переднегрудка немного более чем вдвое шире своей длины сбоку. Среднегрудка примерно в пять раз шире своей длины сбоку, на середине расширена. Расстояние между средними тазиками в полтора раза уже их. Длина заднегрудки равна ширине переднего края, вдвое уже заднего. Задние тазики на медиальном крае почти вчетверо длиннее, чем на боковом. Задние голени немного длиннее бедер, лапки не короче голеней. Тело покрыто довольно густыми бугорками, бугорки на нижней стороне заметно крупнее, на задних бедрах образуют косые морщинки. Длина жука 6,5—7,5 мм.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения экз. № 2069/1300, вытянутый вдоль, и экз. № 2240/180, сильно искаженный косым растяжением.

#### Род Catinoides Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *C. rotundatus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно мелкие, по-видимому, широкие. Голова сильно поперечная, большая, глаза довольно сильно выпуклые. Переднегрудь короче головы, сильно сужена вперед, ее передний край не шире головы. Проплевры прямоугольные, задний край переднегруди прямой, с очень маленьким выступом между основаниями передних тазиков, передние тазики сильно поперечные. Среднегрудка очень короткая, ее постэпистерны маленькие, посередине с продольным килем. Заднегрудка

<sup>1</sup> Название от рода Catinius Ponomarenko.

сильно округло сужена вперед, продольный заднегрудный шов мало заметный. Задние тазики сужены вбок, их задний край вырезан. Первый стернит брюшка едва, последний вдвое длиннее остальных.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов продольным килем на переднегрудке.

*Cattnoides rotundatus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Табл. XIV, фиг. 7; рис. 110

Голотип — ПИН № 2069/1358; отпечаток жука без антенн и большей части ног, искаженный поперечным растяжением; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова сильно поперечная, глаза занимают почти всю ее боковую поверхность. Передний край переднегрудки вдвое уже заднего. Среднегрудка посередине лишь немного длиннее, чем на боках. Передний край заднегрудки вдвое уже заднего. Задние тазики на медиальном крае вдвое длиннее, чем на боковом. Ноги довольно длинные, бедра слабо утолщены, задние голени в длину равны бедрам. Тело в густых не крупных бугорках. Длина жука около 5 мм.

Замечание. Отпечаток может быть сильно растянут поперек, поэтому в описании указаны лишь пропорции вдоль какой-либо одной оси.

Материал. Голотип.

#### Род *Catinius* Ponomarenko, 1968

*Catinius*: Пonomarenko, 1968, стр. 137

Типовой вид — *C. pelta* Ponomarenko, 1968; верхняя? юра, Южный Казахстан; Каратау.

Описание. Жуки довольно мелкие, широкие, овальные (рис. 111). Голова сильно поперечная, глаза выпуклые, занимают почти всю боковую сторону головы. Переднегрудь длиннее головы, мало сужена вперед, ее передний край много шире головы. Переднегрудка с резким продольным килем, ее задний край почти прямой, с маленьким выступом между передними тазиками. Передние тазики большие, поперечные; их впадины частично замкнуты сзади медиальными выступами плевр. Среднегрудка очень короткая, перед средними тазиками почти лентовидная, спереди с довольно широким выступом, ее швы мало заметны. Заднегрудка трапециевидная, малосуженная вперед, продольный шов заходит в ее переднюю половину. Задние тазики довольно сильно укорочены вбок, их задний край вырезан. Первый стернит брюшка едва, последний почти в полтора раза длиннее остальных. Швы между стернитами брюшка изогнуты вперед. Ноги довольно слабые, голени дистально явственно расширены. Тело в довольно крупных негустых бугорках. Длина единственного вида 7—8,5 мм.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов резким продольным килем на переднегрудке.

#### Род *Macrocatinius* Ponomarenko gen. nov.<sup>2</sup>

Типовой вид — *M. brachycephalus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

<sup>1</sup> Название вида от *rotundatus* (лат.) — округлый.

<sup>2</sup> Название рода от *macro* (греч.) — большой и рода *Catinius* Ponomarenko.

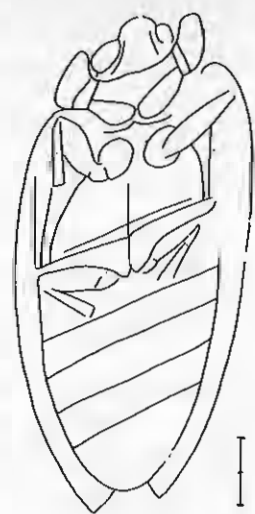


Рис. 112. *Macrocatinius brachycephalus* sp. nov.

голотип, ПИН № 2344/256; нижний триас; Средняя Азия, Джайляучо

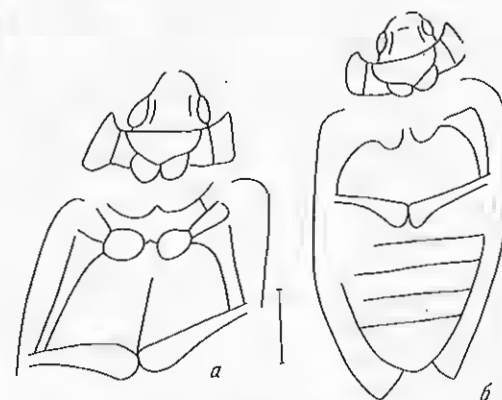


Рис. 113. Представители рода *Triassocatinus* gen. nov.

*a* — *T. glabratus* sp. nov., голотип, ПИН № 2070/1492; *b* — *T. brachynotus* sp. nov., голотип, ПИН № 2069/1291, нижний триас?; Средняя Азия, Джайляучо

Описание. Жуки довольно крупные, вытянутые, овальные. Голова сильно поперечная, глаза выпуклые, занимают почти весь ее боковой край. Переднегрудь не длиннее головы, мало сужена вперед, ее передний край много шире головы. Проплевры прямоугольные. Задний край переднегрудки треугольный, так что посередине она вдвое длиннее, чем на боках. Передние тазики короткие, сильно поперечные. Среднегрудка довольно длинная, посередине лишь немного длиннее, чем на боках. Заднегрудка, сильно поперечная, довольно сильно сужена вперед, продольный шов едва заходит в ее переднюю половину. Задние тазики сужены вбок, их задний край вырезан. Первый стернит заметно, последний вдвое длиннее остальных.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. От рода *Triassocatinus* gen. nov., также имеющего угловидно выступающую назад переднегрудку, отличается не расширенными назад прямоугольными проплеврами.

*Macrocatinius brachycephalus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Рис. 112

Голотип — ПИН № 2344/256, отпечаток нижней стороны жука без антенн и лапок; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Голова почти вдвое короче своей ширины, глаза не уже четверти общей ширины головы. Переднеспинка почти в четыре раза короче своей ширины. Проплевры более чем втрое уже передних тазиков, которые втрое короче своей ширины. Среднегрудка в четыре раза шире своей длины на боку, ее длина посередине в полтора раза больше, чем на боку. Расстояние между средними тазиками в полтора раза уже

<sup>1</sup> Название вида от *brachys* (греч.) — короткий и *cephale* (греч.) — голова.

их. Заднегрудка вдвое короче ширины заднего края, ее передний край менее чем в полтора раза уже заднего. Боковой край задних тазиков в 2,5 раза короче медиального. Ноги довольно короткие, бедра слабо утолщены, средние голени едва длиннее бедер, задние короче. Все тело густо покрыто довольно мелкими бугорками. Длина жука около 15 мм.

Материал. Голотип.

#### Род *Triassocatlnus* Ponomarenko, gen. nov.<sup>1</sup>

Типовой вид — *T. glabratus* sp. nov.; нижний триас, Средняя Азия, Джайляучо.

Описание. Жуки довольно мелкие, вытянутые, овальные. Голова немного короче своей ширины, глаза маловыпуклые, большие, занимают почти весь боковой край головы. Переднегрудь в длину примерно равна голове, мало сужена вперед; ее передний край много шире головы. Проплевры косые, сильно расширены назад. Задний край переднегрудки треугольно выступает назад; ее длина посередине в полтора раза длиннее бокового края. Передние тазики поперечные. Среднегрудка на боках и на середине почти равной длины, ее швы неотчетливые. Средние тазики сближенные, поперечные. Заднегрудка трапецевидная, сильно сужена вперед, продольный шов едва заходит в ее переднюю половину. Задние тазики мало сужены вбок, их задний край почти не вырезан. Тело в очень мелких бугорках, кажется почти гладким.

Видовой состав. Два вида в нижнем триасе Средней Азии (Джайляучо).

Сравнение. От рода *Macrocatlnus* gen. nov., имеющего угловидно выступающую назад переднегрудку, отличается сильно расширенными назад проплеврами и трапецевидной заднегрудкой. Кроме того, отличается от всех родов почти гладкими покровами.

Таблица для определения видов рода *Triassocatlnus*

- |                                                              |                                |
|--------------------------------------------------------------|--------------------------------|
| 1. Заднегрудка вдвое короче своей ширины на заднем крае      | <i>T. glabratus</i> sp. nov.   |
| — Заднегрудка почти втрое короче своей ширины на заднем крае | <i>T. brachynotus</i> sp. nov. |

#### *Triassocatlnus glabratus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>2</sup>

Табл. XIV, фиг. 9; рис. 113, а

Голотип — ПИН № 2070/1492, отпечаток нижней стороны жука без антенн, ног и брюшка; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Переднеспинка втрое короче своей ширины на основании, проплевры треугольные, их ширина на заднем крае не меньше длины. Передние тазики в полтора раза короче своей длины. Среднегрудка втрое короче своей ширины, расстояние между средними тазиками более чем втрое уже их. Заднегрудка в длину равна ширине переднего края, который вдвое уже заднего. Боковой край задних тазиков более чем вдвое короче медиального. Длина жука около 8 мм.

Сравнение. Отличается от другого вида более длинной заднегрудкой.

Материал. Голотип.

#### *Triassocatlnus brachynotus* Ponomarenko, sp. nov.<sup>1</sup>

Рис. 113, б

Голотип — ПИН № 1069/1291, отпечаток нижней стороны жука без антенн и ног; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас.

Описание. Переднеспинка в 3,5 раза короче своей ширины на заднем крае, проплевры сильно расширены назад, их ширина на заднем крае лишь немного меньше длины. Передние тазики вдвое короче своей ширины. Расстояние между средними тазиками втрое уже их. Заднегрудка почти втрое короче своей ширины на заднем крае, ее передний край вдвое уже заднего. Боковой край задних тазиков в полтора раза короче медиального. Первый стернит брюшка немного, последний почти вдвое длиннее. Длина жука около 5 мм.

Сравнение. Отличается от *T. glabratus* sp. nov. более короткими заднегрудкой и задними тазиками.

Материал. Голотип.

#### СЕМЕЙСТВО MICROMALTHIDAE BARBER, 1913

Lymexylonidae: Leconte, 1878, стр. 613, quoad *Micromalthus*.

Micromalthidae: Barber, 1913, стр. 31—38; Böving, Craighead, 1930, стр. 16; van Emden, 1932, стр. 255—258; Crowson, 1955, стр. 4.

Описание. Очень мелкие жуки. Тело мягкое, малосклеротизованное; жуки сильно фетализованы, напоминают скорее куколок, чем взрослых жуков. Голова поперечная, ротовые органы направлены косо вперед — вниз, мандибулы с зубцами в вертикальной плоскости и с хорошо развитым молярным выступом. Антенны короткие, четковидные, едва заходят за вершину переднегрудки. Переднегрудь примерно равной длины и ширины, не несет отчетливых плевроальных швов, задний край переднегрудки угловидно выступает назад. Среднегрудка по строению и размерам очень похожа на переднегрудь. Заднегрудка заметно длиннее среднегрудки, V-образная линия на ней, по-видимому, представляет собой шов между базистернитом и преэпистернами. Брюшко с шестью-семью сегментами. Надкрылья короткие, покрывают лишь один-два сегмента брюшка. Крылья с сильно редуцированной посткубитальной областью. RS отходит от R приблизительно посередине крыла, дистальнее поперечной gm, двуветвистая. Из двух поперечных, образующих oblongum, сохранилась только одна. Позади CuA только две жилки, сливающиеся примерно на середине их длины. Ноги довольно длинные, тазики всех ног расставленные.

Состав. Единственный современный род в Северной Америке и Южной Африке.

При описании *Micromalthus* был помещен в семейство Lymexylonidae (Leconte, 1878). Барбер (Barber, 1913), изучив жизненный цикл этого жука, выделил его в специальное семейство, которое он сближал с Nitidulidae. В дальнейшем на основании строения крыльев (Peyerimhoff, 1902; van Emden, 1932) и личинки (Böving, Craighead, 1930) было установлено его близкое родство с Cupedidae и Бёвинг и Крейхед, а затем Кроусон (Crowson, 1955) объединяли эти два семейства в одно надсемейство в подотряде Archostemata.

Сравнение. Резко выделяется среди всех архостемат фетализованным имаго с короткими надкрыльями и полным сегментарным составом брюшка, где видно до семи сегментов. Фетализация имаго затрудняет сравнение микромальтид с другими архостематами, но по строению крыльев они ближе всего к схизофороидной ветви архостемат, на которых

<sup>1</sup> Название от триаса и рода *Calinus* Ponomarenko.

<sup>2</sup> Название вида от glaber (лат.) — гладкий.

<sup>1</sup> Название вида от brachys (греч.) — короткий и notos (греч.) — спина.

они похожи двуветвистой RS, сильно сдвинутой дистально, отличаются от них сильной редукцией посткубитальной части.

З а м е ч а н и е. Описание микромальтид выполнено только по литературным источникам и не может быть приведено в полную унификацию с описаниями других семейств.

#### Род *Micromalthus* Leconte, 1878

*Micromalthus*: Leconte, 1878, стр. 613; Hubbard, 1878, стр. 666—668; Barber, 1913, стр. 31—38; Caillol, 1914, стр. 76—86; Scott, 1936, стр. 485—515; 1938, стр. 633—653; Pringle, 1938, стр. 271—286; Paterson, 1938, стр. 287—290; Lampel, 1962, стр. 14, 15, 22, 24

Типовой вид — *M. debilis* Leconte, 1878; современный, Северная Америка.

О п и с а н и е. Голова (рис. 114) немного короче ширины, щеки очень короткие, виски немного короче глаз. Переднегрудь немного сужена сзади. Переднегрудка длиннее передних тазиков, тазики расставленные, торчащие. Последний стернит брюшка в полтора раза длиннее остальных. Надкрылье почти в три раза короче полной длины тела. Тазики не более чем в полтора раза короче бедер, голени в длину равны бедрам, лапки заметно короче их. Три проксимальных членика лапок равной длины и ширины, четвертый вдвое длиннее третьего, пятый почти вдвое длиннее четвертого. Покровы тела мягкие, бока брюшка перепончатые, несут дыхальца. Длина жука 2—2,8 мм.

В и д о в о й с о с т а в. Жуки, обитающие в Северной Америке и в Южной Африке, отличаются между собой по морфологии имаго (Paterson, 1938) и личинок (Pringle, 1938). Однако оба исследователя пришли к выводу, что эти жуки могут относиться к одному виду, родиной которого является Америка, в Африку же он завезен со строевым лесом. Принимая во внимание большую роль педогенеза в размножении *Micromalthus* и то, что в Африке не было найдено ни одного самца, такое предположение представляется весьма вероятным.

Ц и к л р а з в и т и я. Развитие *Micromalthus* очень сложно и представляет значительный интерес. Впервые оно было изучено Барбером (Barber, 1913). Согласно данной им схеме развития из яиц, отложенных оплодотворенной самкой, выводятся питающиеся личинки, похожие на личинок дровосеков (*semitruncoid larvae*). После нескольких линек эти личинки или могут дать куколку, превращающуюся снова в самку, или педогенетическую личинку. Педогенетическая личинка в свою очередь может дать или более двадцати длинноногих расселительных личинок (*saraboid larvae*), или одно яйцо, из которого через несколько особых личиночных стадий получается куколка, линяющая в самца. Таким образом, здесь имеются три цикла — один, проходящий через самок, второй — через самцов и третий — педогенетический. Интересно, что все эти циклы получены Барбером в потомстве единственной найденной им питающейся личинки. Кейо (Caillol, 1914), обсуждая данные Барбера о развитии *Micromalthus*, высказал предположение, что педогенетическая личинка представляет собой неотеническую самку и что расселительная стадия гомологична триунгулину нарывников. Прингль (Pringle, 1938), изучив развитие южноафриканских *Micromalthus*, поддержал Барбера в том, что педогенетическая личинка есть настоящая личинка, но присоединился ко взгляду Кейо на триунгулиновую природу расселительной стадии. Представляется, однако, более вероятным, что Барбер был прав и в этом случае. Действительно, триунгулин представляет собой особую расселительную стадию паразитических жуков, приспособленную к отысканию гнезд перепончатокрылых или кубышек саранчовых.

Эта стадия возникает здесь путем дезэмбрионизации и совершенно не похожа на последующую личинку. Расселительная стадия *Micromalthus* является почти точной копией питающейся личинки, только имеющей длинные ноги. Особенно ярко на это указывает строение ее ротовых органов, в первую очередь мандибул, с хорошо развитым молярным выступом, характерным для личинок древотрофов и не свойственным триунгулинам. Исходя из триунгулиной природы расселительной личинки, Кейо поставил ее в цикл развития и после яиц, откладываемых самкой, что представляется совершенно необоснованным. Действительно расселительная стадия необходима после размножения педогенетической личинки, которая практически неподвижна, но совершенно не нужна при откладке яиц нормальной крылатой самкой, вполне способной нести расселительную функцию.

Представляет интерес, каким образом у южноафриканских *Micromalthus* оказался утраченным цикл, ведущий к появлению самцов. Если схема, данная Барбером, полностью верна, то объяснить это не представляется возможным. Это тем более трудно, что самцы *Micromalthus*

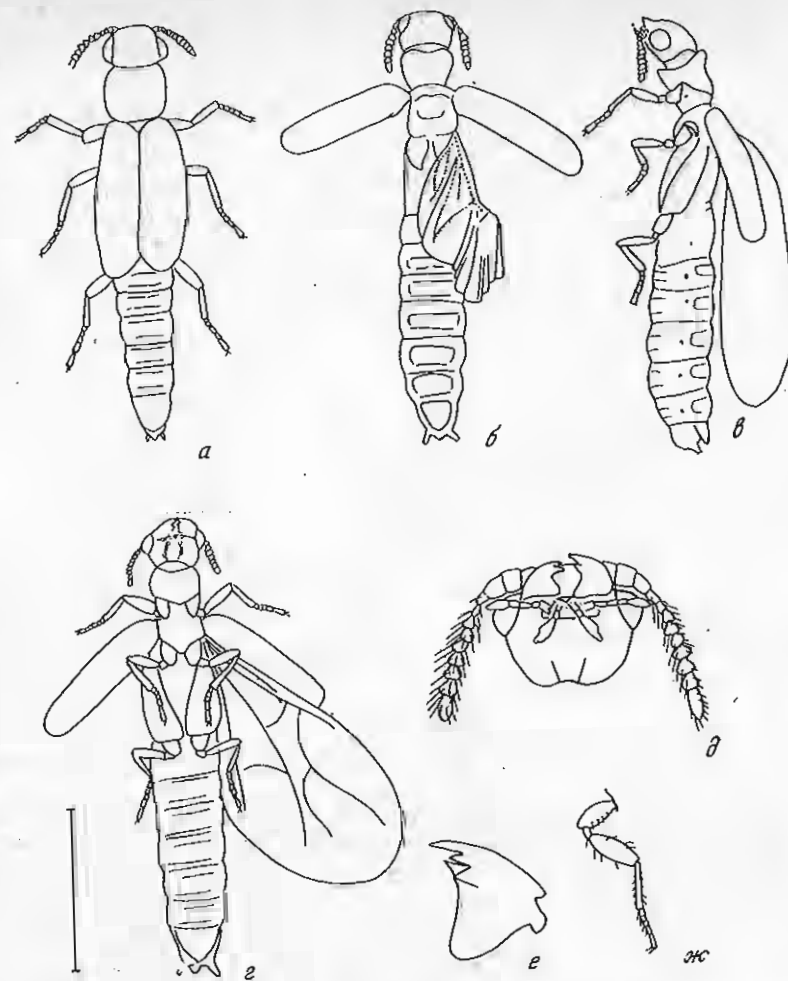


Рис. 114. *Micromalthus debilis* Leconte  
а — г — общий вид, д — голова снизу, е — мандибулы, ж — нога (по Paterson, 1938);  
современный; Южная Африка

гаплоидны и приходится объяснять исчезновения гаплоидной части цикла при сохранении диплоидной.

Развитие американских микромальтид было подробно изучено Скоттом (Scott, 1936). Он установил, что самцы *Micromalthus* гаплоидны, и описал проходящий у них аномальный сперматогенез. Скотт также называет размножающихся личинок самками, соответственно телеотокическими, рождающими самок, и арренотокическими, рождающими самцов, но не проводит никаких аргументов в поддержку этого мнения. Кроме того, он нашел, что при некоторых условиях арренотокические формы могут переходить к рождению самок. Такие формы он назвал амфитокическими. Скотт ни разу не наблюдал копуляции имаго и не нашел спермы в половых путях самок, почему сделал вывод о том, что имаго стерильны и не участвуют в размножении. Однако Лампель (Lampel, 1962) не согласился с ним. Исходя из общих соображений, мнение последнего представляется более справедливым.

## ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ARCHOSTEMATA

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОДОТЯДА ARCHOSTEMATA

Вопрос о происхождении Archostemata является в сущности вопросом о происхождении жесткокрылых вообще. Действительно, к архостематам принадлежат самые древние жуки. Среди них мы встречаем жуков, обладающих наиболее примитивными признаками; представители этого подотряда, по-видимому, являются предками других подотрядов жуков.

Решение вопроса о происхождении жуков наталкивается на серьезные трудности, обычно встающие на пути изучения происхождения любого крупного таксона. Несмотря на то, что изучено уже много вымерших жуков и их генеалогия может быть прослежена более чем на 250 млн. лет назад, не найдено никаких переходных форм между жуками и остальными насекомыми. Единственным крупным достижением в этом направлении является открытие пермских чекардоколеид с богатым жилкованием на надкрыльях, весьма похожим на жилкование крыльев некоторых сетчатокрылообразных. Однако значение этих, несомненно замечательных, находок не следует переоценивать, так как, во-первых, по всем признакам, кроме строения надкрылий, чекардоколеиды — это настоящие жуки, во-вторых, само строение надкрылий оказывается очень сходным со строением надкрылий протэлитроптер (Kukalová, 1965). Последние являются ортоптероидным отрядом, по строению тела глубоко отличны от жуков и, по-видимому, генетически очень далеки от них. Сходство в строении надкрылий представителей этих отрядов — замечательный пример конвергенции в направлении выработки совершенной покровности. Вопрос о происхождении жуков, архостемат в частности, должен, таким образом, решаться в основном сравнительноанатомическими средствами.

Первая гипотеза о происхождении жуков принадлежит Гандлиршу (Handlirsch, 1906—1908). Гандлирш выводил жуков из тараканообразных, сближая их с Blattodea и Protoblattodea. Это сближение основывалось на сходстве строения переднеспинки и надкрылий. Тильярдом (Tillyard, 1924) был описан из верхнепермских отложений Австралии новый отряд насекомых Protocoleoptera с одним родом *Protocoleus*. *Protocoleus* имел обильное жилкование на надкрыльях, и Тильярд связывал через него тараканообразных с предками жуков. Цейнер (Zeuner, 1933), изучив еще один пермский род — *Blattocoleus*, выводил жуков из тараканообразных, причем подотряд Polyphaga — через *Protocoleus*, а Adephaga — через *Blattocoleus*.

Эта гипотеза не является, однако, достаточно обоснованной. Подвижность переднеспинки и сходное строение надкрылий — следствие конвергенции в приспособлении к обитанию в закрытых пространствах, растительном мусоре, мертвой древесине, подстилке. В то же время игнорируется глубокое сходство жуков с другими насекомыми с полным

превращением, сходство как в типе развития, так и в строении личинки и имаго.

Жуки, как и все Oligoneoptera (=Endopterygota), имеют полное превращение с сильно отличной от взрослого насекомого личинкой и стадией куколки, на которой происходит перестройка этой личинки в имаго. Строение личинок жуков настолько близко к строению, например, личинок сетчатокрылых, что их иногда трудно отличить. Строение взрослого жука сильно изменено покровнокрыльностью, но и здесь мы можем найти много примеров замечательного сходства жуков с другими насекомыми с полным превращением. Так, крыловые сегменты у этих насекомых устроены сходно и характеризуются сильным втягиванием внутрь фуркостернума, так что нижняя поверхность сегмента оказывается занятой исключительно плеврой — преэпистернами и постэпистернами. Интересно отметить, что строение стернитов средне- и заднегруди у примитивных жуков сходно, это указывает, на происхождение надкрылий из настоящих крыльев. Это, по-видимому, не имело места у тараканообразных. Значительное сходство обнаруживается в строении гениталий, особенно мужских. Например, гениталии самца *Priacma* очень сходны с гениталиями Нумептерга или Megaloptera, но не похожи на гениталии ортоптероидов. Имеется сходство и во внутреннем строении.

Гипотеза об общем происхождении всех Oligoneoptera была впервые выдвинута Мартыновым, выделившим этот таксон, но родственные связи жуков с другими насекомыми с полным превращением не были им рассмотрены. Недавно эта гипотеза была энергично поддержана Кроусоном (Crowsop, 1955, 1960) указавшим на тесное родство жуков с невроптероидами, особенно с Megaloptera.

В настоящее время справедливость гипотезы об общем происхождении всех насекомых с полным превращением представляется несомненной. В то же время отношения отрядов внутри Oligoneoptera далеко не ясны. В последнее время Родендорф (1966) высказал предположение о том, что невроптероиды могли быть предками остальных насекомых с полным превращением. Шаров (1966) перевел в состав Oligoneoptera отряды Glosselytrodea и Caloneurodea, прежде считавшиеся ортоптероидами, и отнес их к сетчатокрылообразным. Таким образом, древнейшие карбоновые Oligoneoptera оказались невроптероидами. Следует, однако, отметить, что изучение представителей этих сильно специализированных отрядов мало помогает выяснению вопроса о происхождении жесткокрылых. Родендорф (1966), основываясь на появлении в отряде Glosselytrodea покровнокрылости, сблизил их с предками жуков, но по жилкованию надкрылий жуки скорее похожи на представителей Caloneurodea, чем на Glosselytrodea. Практически все черты сходства жуков с невроптероидами, как и с другими насекомыми с полным превращением, оказываются симплезиоморфиями и не могут, следовательно, указывать на их более тесное родство. Все известные невроптероиды имеют хорошо организованное жилкование крыльев, в то время как жуков приходится выводить из насекомых, на крыльях которых был еще неорганизованный архедиктий. Поэтому прямое выведение жесткокрылых из каких-то невроптероидов невозможно, и происхождение жуков приходится отодвигать почти к самому происхождению Oligoneoptera вообще. Вопрос же о происхождении насекомых с полным превращением и расщеплении их на основные стволы далеко выходит за рамки настоящей работы и не может быть здесь рассмотрен.

Основным направлением в эволюционном развитии жуков на его древнейших этапах было приспособление к жизни в закрытых местах обитания. Личинки первичных насекомых с полным превращением, лишённые даже зачатков крыльев, мешавших передвижению в тесных ходах, могли свободно осваивать древесину, почву, подстилку. В то же

время их окукливание должно было проходить близко к поверхности, так как перепончатые крылья могли повреждаться при выходе имаго. Имаго, обладавшие большими крыльями, были обречены на открытую жизнь, крылья затрудняли использование ими различных убежищ.

У жуков передние крылья превращаются в прочные надкрылья, защищающие задние крылья при передвижении в укрытиях. Это позволило им использовать для окукливания более глубокие части субстрата. Взрослое насекомое также оказалось лучше защищенным и от неблагоприятных погодных факторов и от хищников. Кроме прямой защиты, большое значение имела возросшая возможность уходить в различные убежища для переживания неблагоприятных периодов времени. Все это позволило жукам удлинить время жизни имаго и, следовательно, время расселения и отыскания благоприятного субстрата для откладки яиц. В свою очередь удлинение времени имагинальной жизни потребовало совершенствования приспособлений взрослых жуков к активному питанию. Соединение покровнокрылости и полного превращения позволило жукам заселить крайне разнообразные экологические ниши и стать самым большим по числу видов отрядом.

#### ОСНОВНЫЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЭВОЛЮЦИИ ARCHOSTEMATA

Как уже указывалось выше, мы не знаем первичных этапов становления архостемат. Древнейшие нижнепермские чекардоколенды были уже настоящими жуками, приобретшими такие признаки жесткокрылых, как дорзо-вентральная уплощенность, большая подвижная переднегрудь, покровные передние крылья, полет преимущественно с помощью задних крыльев и преобладание заднегруди над среднегрудью, брюшко с пятью видимыми стернитами. В то же время их надкрылья сохранили отчетливое обильное жилкование, весьма сходное с жилкованием сетчатокрылообразных. Более ранние стадии морфогенезов могут быть восстановлены только гипотетически. Но и более поздние этапы морфогенеза известны нам лишь отрывочно. О вымерших жуках нам ничего не известно, кроме строения их наружного скелета. Детали внутреннего строения, важнейшие биохимические механизмы приспособления ферментативных систем к новым способам питания остаются нам полностью неизвестными. Совершенно неизвестна и эволюция личинок у архостемат. Более того, даже строение наружного скелета взрослых жуков известно далеко не полно. Так, остатков тел пермских жуков найдено настолько мало, что строение их тела может быть рассмотрено только на уровне семейств. Эволюция более мелких таксонов может быть прослежена только по надкрыльям, и описание филогенеза пермских жуков в сущности представляет собой описание морфогенеза надкрылий. С учетом всех этих оговорок основные направления морфогенезов в эволюции архостемат можно охарактеризовать следующим образом.

Голова мало изменилась в ходе филогенеза архостемат. Прогнатизм и гулярная пластинка, замкнувшая головную капсулу снизу при переходе ротовых органов в переднее положение, выработались, по-видимому, еще до появления собственно жуков, так как аналогичное строение имеет и голова сетчатокрылообразных, во всяком случае современных. Это случилось, однако, уже после обособления Oligoneoptera, так как у перепончатокрылых не бывает гулярной пластинки, а голова замыкается снизу гипостомальным или генальным мостом. В дальнейшем строение головной капсулы мало изменилось, лишь произошла некоторая ее консолидация и исчезли такие швы, как затылочный, еще заметный у некоторых пермских жуков. У жуков, образ жизни которых

был связан с древесиной, как, например, у *Permoscupedidae* и *Cupedidae*, на голове возникают различные выросты и борозды, служившие для защиты глаз и антенн. Жуки, которые вели открытый образ жизни, имели гладкую голову. Глаза и антенны мало изменялись в ходе филогенеза архостемат. Большинство из них имело боковые, выпуклые и не слишком большие глаза, у некоторых они увеличивались и при этом обычно смещались на спинную сторону головы. Такое строение чаще всего имеют глаза жуков, ведущих активный дневной образ жизни. Антенны чаще всего нитевидные, реже четковидные, пильчатые или слабо булавовидные, членики их относительно гомономные. Пермские жуки отличаются от мезозойских и современных 13-члениковыми антеннами. Следует, однако, отметить, что немногие известные остатки антенн пермских жуков сохранились не настолько хорошо, чтобы утверждать это с полной уверенностью. Возможно, 13-члениковые антенны имели далеко не все пермские жуки. В противном случае придется предположить, что в различных мезо-кайнозойских группах жуков, происшедших от разных групп пермских, независимо появились 11-члениковые антенны. Число члеников антенн у жуков почти совсем не зависит от длины антенн, более того, в филогенезе архостемат антенны удлинялись, а не укорачивались, и не совсем понятно, как в таких условиях произошла параллельная редукция двух члеников антенн в разных группах.

Изменение строения ротовых органов архостемат может быть прослежено только по строению мандибул. Исходными здесь, по-видимому, являются небольшие мандибулы, уплощенные горизонтально и несущие на внутреннем крае три небольших зубца и молярный выступ. Большинство архостемат сохранило подобное строение мандибул. У некоторых, возможно, с переходом к хищничеству мандибулы, сохранив в общем тот же основной план строения, сильно увеличились и стали торчать вперед. Сильнее изменились мандибулы некоторых купедид в связи с их приспособлением к обитанию в относительно прочной древесине. Концы мандибул у них вывернулись так, что их зубцы оказались расположенными в вертикальной плоскости, и жук смог использовать все три зубца вместо одного. Такое строение мандибул облегчало ему выгрызание из куколочной колыбельки, и последняя, следовательно, могла располагаться в более глубоких, лучше защищенных слоях древесины. Развитие совершенных мандибул, возможно, послужило основой для появления у некоторых купедид способности делать насечки для помещения яиц. Личинка, вышедшая из такого яйца, сразу оказывалась среди богатого белком и водой луба, а не среди клеток наружной мертвой части коры, состоящей почти исключительно из клетчатки. Следует отметить, что большинство жуков само не способно переваривать клетчатку, и древесина, которой они питаются, должна быть предварительно переработана грибами или простейшими. Появление совершенных мандибул сопровождалось у жуков усилением мышц, движущих мандибулу, и вытягиванием в длину и в стороны висков, к которым прикрепляются эти мышцы.

Переднеспинка с более или менее развитыми параноталиями очень характерна для пермских и мезозойских архостемат, в том числе и для *Tshekardocoleidae*. Сами по себе параноталии представляют собой, по-видимому, просто плезиоморфный признак, который можно встретить почти в любой группе древнейших насекомых. Однако их долгое сохранение у жуков подотряда *Archostemata*, вероятно, связано с древесным образом жизни последних. Расширенные и уплощенные бока переднегруди и надкрылий имеют и многие современные дендробионты. Следует в то же время отметить, что многие архостематы, которые скорее всего вели приводный образ жизни и не были связаны с древесной растительностью, также сохранили расширенные и уплощенные бока передне-

груди и эпиплевры. В обеих ветвях с ходом эволюции параноталии уменьшались в размерах, особенно быстро у форм, которые вели более активный образ жизни. У многих мезозойских и всех современных архостемат от параноталий остался лишь вырост на боковом крае, как у представителей рода *Cupes*, или они исчезли полностью. У всех пермских жуков, которых нам удалось исследовать, строение переднегруди оказалось очень примитивным. Ее плевра широкая, плевральные швы хорошо видны, ното- и стерноплевральные швы свободно выходят на передний край переднеспинки. У чекардоколеид впадины передних тазиков расположены почти посередине переднегруди, широко замкнуты сзади. Таким образом, здесь мы видим строение грудного сегмента, очень близкое к тому, которое обычно изображают для его первичного состояния на морфогенетических схемах. У мезозойских и кайнозойских архостемат передние тазики сближаются и сдвигаются к заднему краю переднегруди. Их выход на задний край позволяет получить цельное кольцо переднегруди, не ослабленное отверстиями тазиковых впадин. Сдвиг тазиков к средней линии тела объясняется широко распространенной у животных тенденцией к сближению оснований ног, так как такое их положение механически более выгодно. Полное схождение тазиков наблюдается, однако, лишь у немногих архостемат. В этом случае значительно снижается прочность соединения передне- и среднегруди. Переднегрудь жуков подвижна, она должна отгибаться вниз и поворачиваться в стороны.

Единственным местом, где может быть осуществлено прочное соединение переднегруди со среднегрудью при таких движениях, является середина заднего края стернита, т. е. именно то место, которое занимают тазики при полном их схождении. Поэтому полное сближение тазиков встречается относительно редко. Чаще тазики сближаются не полностью, и между ними образуется направленный назад отросток переднегруди, который соединяет ее со среднегрудью.

Среднегрудь у жуков сильно сокращалась в размерах в связи с утратой передними крыльями функции полета. Заднегрудка, наоборот, увеличивалась из-за перехода основной роли в полете к задним крыльям. Чтобы полностью использовать длину надкрылий, место прикрепления задних крыльев сильно сместилось вперед к передним углам среднегруди. Соответственно этому колумелла заднегрудки, которая была перпендикулярна оси тела, становится почти параллельной ей. Все эти процессы прошли на неизвестных нам древнейших этапах становления жуков, и по этому признаку древнейшие чекардоколеиды мало отличаются от современных купедид. Средне- и заднегрудка у многих архостемат имеют типичное для *Oligoneoptera* строение, когда стернит полностью впячен и нижняя часть сегментного кольца составлена плеврами. Следками впячивания фурукостернума являются пересекающие средне- и заднегрудку продольный и поперечный швы. В ходе дальнейшей эволюции эти швы становятся малозаметными и у поздних архостемат слившиеся пре- и постэпистерны образуют единую пластинку, которая раньше считалась стернумом. Задний край этой пластинки морфологически не является задним, а представляет собой первично боковой край, который оказался сзади после впячивания истинного заднего края вместе с фурукостернумом.

Сегментарный состав брюшка у *Archostemata* постоянен. Нормально развиты первый — седьмой тергиты и второй — седьмой стерниты. Дистальные сегменты брюшка входят в состав внешних половых органов. Первый стернит, так же как, по-видимому, и у всех *Oligoneoptera*, редуцирован в связи с впячиванием стернита заднегрудки, к заднему краю которой он прикреплялся. Второй стернит склеротизован слабее, чем остальные, и нормально скрыт задними тазиками.

Строение брюшка чекардоколеид довольно сильно отличается от такового остальных жуков. Брюшко здесь короче надкрылий и было, по-видимому, довольно мягким и гибким. На это указывает очень плохая сохранность стернитов брюшка на ископаемых остатках чекардоколеид, тогда как стерниты брюшка остальных жуков обычно сохраняются хорошо. На некоторых отпечатках жуков, лежащих на боку, брюшко отогнуто вниз и его сегменты образуют ломаную линию. Так же ведет себя, например, брюшко у мягкотелых жуков семейства *Cantharididae*. У остальных жуков, имеющих жесткое брюшко, оно очень редко заохоронивается в таком положении. У всех остальных архостемат брюшко склеротизовано значительно сильнее и стерниты его утратили гибкость. Цилиндрическое, сильно выпуклое брюшко при этом не могло бы отгибаться вниз, что важно при откладывании яиц, особенно для жуков, откладывающих их под кору и в древесину. Подвижность брюшка восстанавливается у них или за счет того, что стерниты становятся плоскими, или чаще за счет черепицеобразного наложения одного на другой жестких стернитов, соединенных гибкими участками.

Ноги архостемат мало изменялись в ходе их филогенеза. Большинство из них имело нормальные ходильные ноги со слабо утолщенными бедрами, тонкими голеньями и довольно длинными пятичлениковыми лапками с гомонимными члениками. У некоторых купедид членики лапок становятся треугольными и вырезанными на вершине, образуя вместе широкую лапку. Некоторые (предположительно водные) схизофорида имели прицепные ноги с длинными члениками лапок и большими коготками.

Эволюция наружных гениталий, к сожалению, не может быть прослежена на ископаемых остатках из-за их недостаточной сохранности. Можно только отметить, что чекардоколеиды, по-видимому, имели наружный яйцеклад, тогда как у всех остальных архостемат он внутренний.

Известные отпечатки задних крыльев архостемат не позволяют достаточно подробно восстановить их морфогенез. Почти все известные крылья принадлежат или купеидам, или высшим схизофоридам, поэтому мы сейчас совершенно не в состоянии представить себе, как возникли те различия между ними, которые мы видим.

Особенно большое значение для филогенеза архостемат и жуков вообще имел морфогенез надкрылий. Внутри подотряда *Archostemata* мы можем наблюдать почти все стадии выработки совершенной покровности, ставшей основой развития этого гигантского отряда насекомых. Наличие жилкования на надкрыльях и даже сама гомологичность надкрылий жуков передним крыльям других насекомых неоднократно отвергались. Однако на надкрыльях многих архостемат имеется явное жилкование. Особенно интересно жилкование надкрылий чекардоколеид, которое резко отличается от жилкования надкрылий других жуков и сближается с жилкованием передних крыльев сетчатокрылообразных, особенно *Sialidae* и *Permosialidae*. Если изобразить обобщенную схему жилкования надкрылья чекардоколеид (см. рис. 16), то она будет отличаться от жилкования *Permosialis* лишь редукцией радиуса и почти полным исчезновением первой анальной. Следует заметить, однако, что обе эти жилки находятся в тех местах надкрылья, где в ходе его дальнейшего морфогенеза пропадали и другие жилки. Если принять во внимание эти соображения, то сходство будет очень велико. Особенно похожи сектор радиуса с двумя ветвями назад и общий ствол  $M+CuA$  при изолированном положении  $CuP$ . Эти признаки, скорее всего, апоморфны, и имеются серьезные основания предполагать, что здесь отражается родство.

К сожалению, и в этом случае мы застаем далеко не самые ранние стадии морфогенеза. При превращении крыла в надкрылье должны

были пройти по крайней мере следующие процессы: превращение плоского крыла в выпуклое надкрылье; изменение формы надкрылья таким образом, чтобы надкрылья начали соединяться по шву; увеличение механической прочности надкрылья. Из этих трех процессов два первых прошли на какой-то более ранней, неизвестной нам стадии, и лишь последний может быть рассмотрен на имеющемся палеонтологическом материале.

Увеличение механической прочности надкрылья может быть достигнуто по крайней мере двумя путями. Наиболее простым путем было прямое утолщение мембраны крыла. Этим путем выработались темены ортоптероидов и хоботных. Упрочнение надкрылий жуков шло иным, гораздо более сложным путем. Его основой было превращение жилок надкрылья в правильно расположенные ребра жесткости и вытеснение жилками ячеек на надкрылье, так что вся его верхняя поверхность оказалась образованной сплошными слившимися жилками, а сократившиеся ячейки превратились в пустотелые столбики-колюмеллы, соединяющие верхнюю и нижнюю поверхности надкрылья. Эти процессы в различной степени выражены в разных группах архостемат, причем в некоторых происходил лишь один из них.

Именно особенности морфогенеза надкрылий позволяют нам характеризовать главные этапы филогении архостемат, а следовательно, и крупные таксономические группировки.

Механически наименее целесообразное положение жилок мы видим на надкрыльях чекардоколеид. Здесь жилки ветвятся, они идут косо и выходят на шовный край. Это значительно снижает прочность надкрылья. Однако полностью косое положение жилок даже среди чекардоколеид можно видеть только у *Tshekardocoleus minor*. У всех остальных имеются те или иные следы выпрямления этих жилок параллельно шовному краю надкрылья. У большинства чекардоколеид жилка  $CuA$ , подойдя косо к шовному краю надкрылья, изгибается и идет вдоль него, или, как у рода *Sylvacoleus*, она почти от основания идет параллельно шовному краю и лишь перед своей вершиной резко поворачивает к нему. Вслед за ней начинает выпрямляться параллельно шовному краю и одна из анальных жилок, скорее всего вторая. Поля, расположенные между этими жилками, сужаются, особенно в дистальной части. Жилки, проходящие в этих полях, утрачивают связь с краем надкрылья и заканчиваются прямо в мембране. Теперь они не могут играть существенной механической роли и редуцируются, постепенно все более укорачиваясь. При суженных дистальных полях становится бессмысленным и ветвление жилок. Поэтому сектор радиуса быстро утрачивает гребневидный характер и превращается в простую жилку, а медиальная и передняя кубитальная жилки уже у некоторых чекардоколеид утрачивают общий ствол и становятся независимыми жилками. Этот процесс можно наблюдать в ходе эволюции от чекардоколеид к пермокупеидам. По-иному шло механическое совершенствование жилкования надкрылий при эволюции от чекардоколеид к азиоколеидам и триколеидам. Здесь выпрямляющаяся вдоль шовного края анальная жилка впадает в переднюю кубитальную, образуя с ее дистальным отрезком одну составную жилку, обходящую шовный край надкрылья. Кубитальная жилка в ходе дальнейшей эволюции может утрачивать соединение с общим стволом  $M+CuA$ , и таким образом из трех жилок возникают две составные — передняя, состоящая из общего ствола  $M+CuA$  и медиальной, и задняя, состоящая из анальной и дистальной части кубитальной.

Сильному сокращению подверглось самое переднее поле надкрылий, прикрывающее тело и крылья сбоку. Перегиб между верхней и боковой поверхностями надкрылья прошел по первому стволу радиального сек-

тора. На справедливость такой номенклатуры этой жилки указывает то, что у некоторых чекардоколеид она дает две ветви назад, как и радиус-сектор сетчатокрылообразных, в то время как сама радиальная жилка никогда назад не ветвится. Таким образом, боковая поверхность надкрылья оказалась составленной полями субкостальной и радиальной жилок. Радиус, оказавшийся в середине этого поля, утратил серьезную механическую роль, так как жесткость поля достаточно хорошо поддерживалась перегибами эпиплевры и верхней стороны диска. Поэтому радиальная жилка быстро теряет свою выраженность и уже у многих чекардоколеид не отличается от промежуточных. В ходе дальнейшей эволюции она совершенно теряется среди промежуточных, и субкостальное поле становится неотделимым от поля между радиусом и радиусом-сектором. Для простоты номенклатуры это объединенное поле называется нами субкостальным, а единственная оставшаяся от радиальной системы жилка, являющаяся передним стволом радиуса-сектора, — просто радиальной.

Одновременно с этими процессами идет и процесс образования из архидиктия системы поперечных и промежуточных продольных жилок. Жилки архидиктия, прежде беспорядочно проходившие между основными жилками надкрылья и образующие многочисленные неправильные ячейки, меняют свое положение так, чтобы наилучшим образом нести механическую нагрузку. Они начинают идти или параллельно основному, образуя между ними одну или две промежуточные жилки, или перпендикулярно им. Надкрылье превращается в решетчатую структуру, очень легкую и прочную. О совершенстве такой структуры может говорить, в частности, факт, что такое строение надкрылья имеют жуки семейства Cupedidae, куда относятся почти все дожившие до настоящего времени архостематы.

Механическая роль промежуточных жилок не отличается от таковой основных, и у некоторых архостемат они становятся неотличимыми, равно как и поперечные жилки. В этом случае надкрылье сверху оказывается покрытым совершенно равномерной решеткой продольных и поперечных жилок. Такое строение имеют надкрылья жуков семейства Taldycupedidae.

Второй процесс — превращение надкрылья в гладкое сверху двуслойное образование — мог проходить на надкрыльях с упорядоченным, механически совершенным жилкованием, и с довольно примитивным. В первом случае получается надкрылье с точеными бороздами, во втором — надкрылье, на верхней стороне которого разбросаны неправильно расположенные точки. Однако сам по себе процесс превращения ячейки надкрылья в столбик-колумеллу в обоих случаях остается одним и тем же. Он хорошо может быть прослежен и на надкрыльях вымерших жуков. Верхняя часть жилки расширяется, приобретая на поперечном сечении Т-образную форму, а пространство ячеек превращается сначала в конический, а потом в цилиндрический полый внутри столбик-колумеллу. Ее внутренняя полость остается видимой сверху в виде маленького вдавления — «точки». Гипотеза о происхождении колумелл из ячеек и образовании верхней поверхности надкрылья жуков из слившихся жилок впервые была выдвинута Рихтером (1935) на основании анализа почти исключительно сравнительно-анатомического материала. Позднейшие палеонтологические находки подтвердили ее правильность.

Принятие этой теории происхождения надкрылий жуков позволяет более точно интерпретировать результаты, полученные Крюгером (Kryger, 1898) относительно морфогенеза надкрылий жуков в онтогенезе. Он нашел, что надкрылье, как и заднее крыло, закладывается как двуслойное образование. Их дальнейшая история оказывается совершенно различной. В заднем крыле оба слоя соединяются, утончаются и превраща-

ются в тонкое крыло. В надкрылье нижний слой редуцируется, а лежащий над ним ращепляется на два слоя и между этими слоями возникает дефинитивная полость надкрылья. Эту полость Крюгер считал не гомологичной полости впячивания надкрылья. Однако это не так. Принимая во внимание сказанное выше о возникновении полости надкрылья из расширившихся жилок, следует считать эту полость гомологичной полости жилок и, следовательно, полости первичного впячивания, а слой клеток по ее сторонам — гомологами верхней части первичных жилок. Колумеллы в онтогенезе возникают из складок верхней стороны зачатка надкрылья, т. е. из боковых частей жилок.

Интересно отметить, что в разных ветвях архостемат надкрылья с гладкой верхней стороной возникают неодновременно. Гораздо раньше, в самом начале поздней, а возможно, уже и в ранней перми, они появляются в схизофороидном стволе. Появление гладких надкрылий совпадает здесь с появлением на их нижней стороне зацепки для загибания. Это позволяет высказать предположение, что гладкие надкрылья возникли здесь очень рано под влиянием перехода к водному образу жизни. Для водного жука зона сильной турбулентности, возникающая при обтекании водным потоком решетчатого надкрылья, могла создавать серьезные препятствия при передвижении.

Важным приобретением водных архостемат было и возникновение на нижней стороне их надкрылья выступа, который мог сцепляться с выростом на заднегруди. Находясь под водой, жуки дышат воздухом, который содержится в полости под надкрыльями. В эту полость открываются брюшные дыхальца жуков. Воздух в субэлитральной полости, обладая значительной подъемной силой, стремится поднять надкрылья. Для предотвращения этого служат различного рода приспособления, запирающие надкрылья. У жуков, относимых к более примитивным, например у *Hygrobia* (Hygrobiidae, Adephaga), мы находим тот же тип зацепки, что и у водных архостемат.

Эволюция задних крыльев архостемат известна пока еще очень плохо. Первым процессом в совершенствовании крыльев была их костализация. У чекардоколеид субкостальная и радиальные жилки еще довольно сильно отодвинуты от переднего края крыла, по которому они проходят у всех остальных жуков. Дальнейшее совершенствование крыльев заключалось в дивергентной выработке двух типов их складывания и жилкования — купеидного и схизофороидного, но, к сожалению, все известные крылья относятся или к тому или к другому типу и отсутствуют данные, которые позволили бы осветить их эволюцию. Лишь сравнительное изучение крыльев представителей подотряда Adephaga показывает, что, возможно, более примитивным следует считать купеидный тип строения задних крыльев, а схизофороидный — производным от него. Смысл этого изменения — в сдвиге основания RS таким образом, чтобы оно не пересекалось окладкой и могло остаться непрерывным. Более вероятно, что мы имеем здесь дело не со сдвигом настоящего основания RS, а с его редукцией, так что основанием RS оказывается в действительности поперечная r-rs, лежащая дистальнее складки. В обоих типах крыльев параллельно идет процесс редукции поперечных жилок и некоторых продольных в анальном поле. Данные по появлению у архостемат, а следовательно, и у жуков вообще крайне важного признака — складывания задних крыльев, к сожалению, полностью отсутствуют, так как даже на крыльях чекардоколеид, по-видимому, имелись все основные окладки.

Анализ описанных выше морфогенезов показывает, что в начале любого из них оказываются представители семейства Tshekardocoleidae. Действительно, в настоящее время не известно ни одного признака, который не позволял бы вывести всех архостемат из представителей этого семейства. Конечно, нельзя указать конкретный род или вид чекардоколеид, из которого можно было бы вывести остальных архостемат, но любой отдельный признак оказывается плезиоморфным даже среди немногих чекардоколеид, известных нам сейчас. Чекардоколеиды принадлежат к наиболее примитивным жукам по строению головы и груди, а по строению брюшка и надкрылий они значительно примитивнее всех остальных жуков.

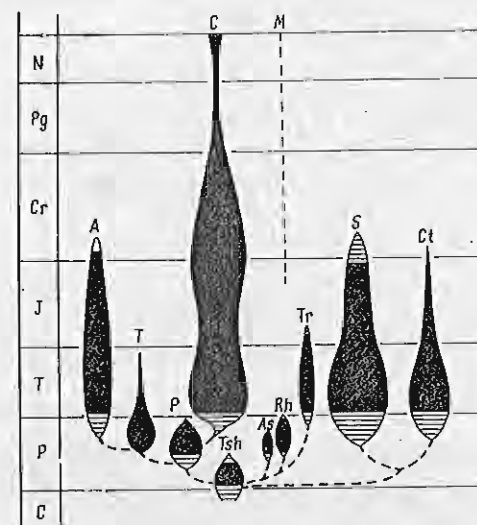
Имеющиеся в настоящее время данные позволяют предполагать происхождение от чекардоколеид трех групп архостемат. В первой группе происходила в основном организация механически совершенного жилкования надкрылий путем выпрямления жилок вдоль его продольной оси. Непосредственным потомком чекардоколеид здесь являются жуки семейства Permocupedidae. При переходе к этому семейству произошло, вероятно, значительное упрочнение покровов, особенно сильно сказавшееся на гибкости брюшка, несколько сместились назад и друг к другу передние тазы, усилилось различие в размерах средне- и заднегруди. Значительные изменения произошли в строении надкрылий. Сократилось число рядов ячеек на эпиплевре и в субкостальном поле. От системы радиальных жилок осталась только одна жилка, и от широкого поля радиального сектора у большинства пермокупедид сохранились лишь два ряда ячеек. Медиальная и передняя кубитальная жилки никогда не имеют здесь общего ствола, задняя кубитальная всегда очень короткая. Сократилось до одного ряда ячеек поле за третьей анальной жилкой, шовная кайма утратила ячеек.

От семейства Permocupedidae, по-видимому, произошли две ветви. В одной почти не изменялось строение надкрылий, но шел описанный выше процесс совершенствования строения переднегруди. Результатом его было появление в самой поздней перми или на рубеже палеозоя и мезозоя дожившего доныне семейства Cupedidae. Представители этого семейства по строению надкрылий отличаются от высших пермокупедид только редукцией остатка CuP. Во второй ветви шел активный процесс совершенствования строения надкрылий. У представителей семейства Taldycupedidae они приобретают решетчатое строение с гомономными жилками, у жуков из семейства Ademosynidae ячейки вытесняются жилками и возникает надкрылье с точечными бороздами. Достаточно полно сохранившиеся остатки талдыкупедид, на которых можно было бы рассмотреть строение переднегруди, еще не найдены, но в семействе Ademosynidae мы видим уже жуков, у которых тазы вышли на ее задний край.

Вторая группа во многом аналогична первой. К сожалению, она может быть охарактеризована почти исключительно строением надкрылий, так как на три составляющих ее семейства найден только один более или менее полный отпечаток тела жука, да и тот из-за плохо сохранившихся надкрылий может быть определен только до семейства. Эти жуки, по-видимому, произошли от чекардоколеид с длинным общим стволом M+CuA, таким, как, например, у *Mogavocoleus*. Благодаря описанному выше впадению выпрямляющейся анальной жилки в переднюю кубитальную у жуков из этой группы возникло надкрылье с тремя главными основными жилками, две задние из которых составные. У представителей семейства Asiocolidae анальная жилка впадает пря-

мо в место развилка медиальной и передней кубитальной, образуя здесь крестообразную фигуру, у жуков из семейства Tricoleidae она впадает в кубитальную дистальнее развилка. Жилкование надкрылий азиоколеид и триколеид сходно, но кроме отличий в строении шовной части надкрылья, они отличаются и тем, что первые имеют широкое поле позади радиальной жилки со многими рядами ячеек, а у вторых это поле сильно сужено. Различие может объясняться эволюцией внутри группы, объединяющей их всех, и тем, что они независимо произошли от чекардоколеид с разным строением радиального поля. Поэтому нам кажется более правильным поместить их в отдельные семейства.

Рис. 115. Филогенетические отношения семейств Archostemata  
A — Ademosynidae, As — Asiocolidae, C — Cupedidae, Ct — Catinidae, M — Micromalthidae, P — Permocupedidae, Rh — Rhombocoleidae, S — Schizophoridae, T — Taldycupedidae, Tr — Tricoleidae, Tsh — Tshekardocoleidae



Происхождение азиоколеид сопровождалось следующими изменениями: резко сократилась эпиплевра, превратившись из поля с сетчатым жилкованием в узкую кайму, несущую небольшие ячейки; R стала совершенно неотличима от других жилок, общий ствол M+CuA удлинился до середины надкрылья, A<sub>2</sub> стала параллельной шовному краю, позади A<sub>3</sub> остался единственный ряд ячеек. То, что выпрямляющаяся A<sub>2</sub> влилась точно в развилку, является, скорее всего, признаком лишь рода *Asiocolus*; другие азиоколеиды могли иметь A<sub>2</sub>, впадающую в CuA. В этом случае на диске надкрылья получились бы три основные жилки, как было описано нами выше.

Семейство Tricoleidae образует следующий этап развития надкрылий с тремя полными жилками на диске. В настоящее время трудно окончательно решить, каким образом здесь осталось только три жилки — путем слияния A<sub>2</sub> и дистальной части CuA или путем полного вытеснения развилка M и CuA в вершину надкрылья. В пользу развития по первому из указанных способов говорит присутствие у рода *Sogdelytron* косоугольного ребра между задними основными жилками надкрылья. Однако такое же ребро имело предшествовавшая основная жилка Cupedidae в месте, где никакой предшествовавшей основной жилки не было. Серьезной поддержкой этого предположения была бы находка азиоколеид, у которых A<sub>2</sub> впадала бы в CuA. Так как такие азиоколеиды еще не найдены, мы считаем более правильным не делать выбора между этими типотезами и не выводить триколеид из азиоколеид.

В любом случае надкрылья триколеид обнаруживают значительное усовершенствование по сравнению с азиоколеидами, а тем более с че-

кардоколеидами. Эпиплевра и шовная кайма утратили все следы ячеек, во всех полях, кроме основания кубитального и поля  $A_2$ , осталось по три ряда ячеек,  $CuP$  неразличима, в основании кубитального поля число рядов ячеек сократилось до шести.

Какие-то еще неизвестные примитивные триколеиды дали начало жукам семейства *Rhombocoleidae*. Быстрое вытеснение ячеек жилками и образование надкрылья с точечными бороздами сопровождаются появлением на нижней стороне их надкрылий зацепки и, возможно, переходом к водному образу жизни. Единственный представитель этой группы, для которого известно строение переднегруди, относится к семейству *Rhombocoleidae*. Так как это семейство является вершиной развития всей группы, то возможно, что все ее представители имели, так же как и этот, замкнутые назад передние тазики. Нельзя в то же время полностью исключить возможность прямого происхождения ромбоколеид от чекардоколеид путем полной редукции передней кубитальной жилки надкрылья. В последнем случае вторая группа архостемат в действительности оказывается просто пучком параллельно развивающихся ветвей, связанных лишь общим происхождением от чекардоколеид с длинным общим стволом  $M+CuA$ .

Происхождение третьей группы еще менее ясно, чем происхождение двух первых. Ее представители, достоверно известные только из мезозоя, по-видимому, очень рано перешли к водному образу жизни и выработали гладкое надкрылье на основе малоспециализованного жилкования с очень многими неправильно расположенными рядами ячеек. Отсутствие жилкования на их надкрыльях не позволяет изучить ранние этапы их истории, но на остатках некоторых мезозойских жуков, где видно внутреннее строение надкрылий, имеются четыре основных жилки, а не три, как у представителей предыдущей группы. Это не позволяет выводить их из ромбоколеид с гладкими надкрыльями, а указывает на их независимое происхождение.

Два семейства, принадлежащих этой ветви, — *Schizophoridae* и *Catipniidae*, весьма сходны между собой, и основой для разделения их служит в основном возможность их независимого происхождения. Все известные представители этой ветви имеют тазики, вышедшие на задний край переднегруди.

Филогенетические связи семейства *Micromalthidae*, представленного единственным современным видом, как уже указывалось выше, совершенно неясны. По строению крыльев это семейство близко к схизофороидам, однако личинка микромальтид питается древесиной. Поэтому маловероятно, чтобы предками микромальтид были специализованные водные схизофороиды. Имаго *Micromalthus* настолько сильно фетализовано, что сравнение его с другими взрослыми жуками практически невозможно; личинку же сравнивать не с кем, так как она известна только для немногих современных купедид. Весьма вероятно, что микромальтиды произошли от каких-то дендробионтов, близких к схизофороидам. Такими, например, могут быть *Tricolidae*. Отсутствие жилкования на надкрыльях *Micromalthus* не может служить препятствием для их сближения. Гладкие надкрылья микромальтид, по-видимому, не выработаны описанными выше способами, как у других архостемат, а просто повторяют гладкие надкрылья куколок (у куколок купедид надкрылья также не имеют жилкования). Основой эволюции микромальтид, приведшей к появлению этого крайне aberrативного семейства, послужил педоморфоз. У микромальтид появились размножающиеся и расселительные личинки, что привело к сокращению этих функций у имаго.

## Филогенез семейства *Tshekardocoleidae*

Несмотря на значительное время существования и довольно большое число известных форм, чекардоколеиды не дают отчетливой картины прогрессивного развития во времени. Древнейшие чекардоколеиды из Чехословакии могут быть противопоставлены более молодым чекардинским своим длинным общим стволом  $M+CuA$ , но по строению остальных частей надкрылья они не кажутся примитивнее чекардинских. Более того, у представителей чекардинского рода *Tshekardocoleus* мы видим наиболее примитивное состояние кубитальных жилок.  $CuP$  здесь представлен полной жилкой, не отличающейся от других, а у *Tsh. minor* и  $CuA$  занимает первичное полностью косое положение, будучи совершенно не вытянутой вдоль шовного края надкрылья. Полную  $CuP$  имеет лишь один род из семи родов чекардоколеид из Оборы.

В общем можно сказать, что в истории семейства *Tshekardocoleidae*, насколько она нам известна сейчас, мы встречаемся не с формами, образующими филогенетическое древо, а с пучком форм, в основном равных по уровню развития, в которых древние и новые черты сильно перемешаны.

Среди древнейших чекардоколеид из Чехословакии особенно выделяется *Boscoleus*. Ячей его надкрылья настолько крупные, что надкрылье, если не обращать внимания на его форму, кажется самым настоящим крылом. Этот признак весьма примитивен, но в то же время поля между  $RS$ ,  $M$  и  $CuA$  сильно сокращены и  $CuP$  видна как обособленная жилка лишь до половины поля между  $CuA$  и  $A_2$ . Это заставляет помещать его в боковую ветвь.

Роды *Eocoleus*, *Votocoleus*, *Avocoleus* и *Moravocoleus* составляют довольно тесную группу. Ее можно охарактеризовать широким полем позади радиального сектора, имеющим четыре — шесть рядов ячеек; изогнутой вдоль шовного края, длинной, доходящей почти до вершины надкрылья передней кубитальной жилкой и довольно мелкими, правильно расположенными, почти прямоугольными ячейками. По строению кубитального поля они образуют хорошую последовательность. Род *Eocoleus* имеет полную  $CuP$ , доходящую до края надкрылья. У рода *Votocoleus* она укорочена, а  $A_2$  косо выходит на шовный край надкрылья, перед концом отделена от  $CuA$  тремя рядами ячеек. У двух видов рода *Avocoleus* число рядов ячеек в кубитальном поле сокращается до двух, а у рода *Moravocoleus* оно дистально сильно сужено и  $CuA$  отделена от вершины  $A_2$  только одним рядом ячеек. Эта последовательность, однако, не может рассматриваться как ступени единого филума, т. к. из этих родов наиболее примитивное, широкое поле  $RS$  имеет *Votocoleus*, у рода *Avocoleus* медиальное поле с тремя рядами ячеек, тогда как у остальных — только два. То обстоятельство, что средние члены морфогенетического ряда имеют более примитивное состояние отдельных признаков по сравнению с исходными членами, показывает, что они не образуют истинной филогенетической последовательности, а занимаемые ими места в морфогенетическом ряду достигнуты параллельно.

Близкое положение к этой группе занимают роды *Retelytron* и *Prosperocoleus*. Они сходны по большому числу рядов ячеек в поле  $RS$  и длинной, параллельной шовному краю надкрылий  $CuA$ , но отличаются очень широким полем между  $M$  и  $CuA$  и неправильными многоугольными ячейками. У *Prosperocoleus* в этом поле есть отчетливая  $MP$ . Эти признаки, несомненно, следует считать примитивными, равно как и  $A_2$ , косо выходящую на шовный край надкрылья. В то же время у этих родов короткая  $CuP$  и поле между  $CuA$  и  $A_2$  почти все состоит из двух рядов ячеек.

Изолированное положение среди чекардоколеид из Оборы занимает *Umoricoles*. Он имеет наиболее редуцированное поле  $RS$ , в котором

только два ряда ячеей. В этом отношении род превосходит всех чекардинских чекардоколеид и напоминает жуков из семейства *Permoscupedidae*. От последних отличается длинным общим стволом  $M+CuA$ , что заставляет считать редукцию у него поля  $RS$  параллелизмом.

Как уже указывалось выше, чекардинские чекардоколеиды отличаются от оборских очень коротким общим стволом  $M+CuA$  или полным отсутствием такового. По нашему мнению, этот признак следует считать вторичным, а чекардоколеид, у которых общий ствол отсутствует, — происшедшими от чекардоколеид, у которых он имеется. Но длинный ствол, который имелся у *Moravocoleus* или *Umoricoles*, также, вероятно, является вторичным. В процессе специализации жилкования у чекардоколеид, по-видимому, имело место как укорочение, так и удлинение общего ствола  $M+CuA$  от некоторого среднего положения. Если общий ствол был короче, он и далее укорачивался в процессе специализации жилкования, давая два независимых ствола, идущих от основания надкрылья. Противоположный процесс должен был вести к сдвиганию вилки дистально и мог привести к редукции передней кубитальной жилки или только ее основания, что, возможно, имело место при происхождении семейства *Asiocoleidae*, *Tricoleidae* и *Rhombocoleidae*.

Все три чекардинских рода сильно различаются между собой. Род *Tshekardocoleus* по трехветвистому  $RS$  и полной  $CuP$  может быть поставлен в ряд с наиболее примитивными чекардоколеидами из Оборы, но неполная сохранность его надкрылий не позволяет достаточно точно выяснить их взаимоотношения. В частности, неясно, имел ли *Tshekardocoleus* короткий общий ствол  $M+CuA$  или не имел его вообще, как *Sylvacoleus*. Роды *Sylvacoleus* и *Sylvacoleodes* довольно далеки от него, они отличаются редукцией поля  $RS$  до трех рядов ячеей и очень короткой  $CuP$ . Между собой они отличаются тем, что у *Sylvacoleus*  $CuA$  и  $A_2$  перед концом изогнуты в краю надкрылья и  $CuA$  далеко не доходит до его вершины, в то время как у *Sylvacoleodes* эти жилки вытянуты параллельно шовному краю надкрылья и  $CuA$  почти доходит до его вершины. В этом отношении *Sylvacoleus* похож на *Umoricoles* из Оборы, а *Sylvacoleodes* — на остальных оборских чекардоколеид. Таким образом, по разным признакам чекардинские жуки похожи на разных жуков из Оборы, и в настоящее время неясно, может ли синаноморфия по короткому общему стволу  $M+CuA$  рассматриваться как филогенетическая, а следовательно, могут ли они быть объединены в рамках одного монофилетического таксона более низкого ранга, чем семейство.

#### Филогенез семейства *Permoscupedidae*

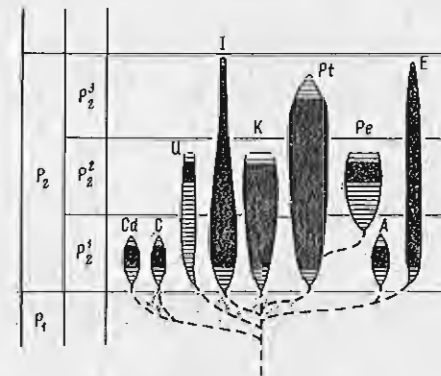
Рис. 116

Жуки семейства *Permoscupedidae* обнаруживают значительное усовершенствование строения по сравнению с чекардоколеидами. Правда, переднегрудка здесь еще построена примитивно, впадины передних тазиков назад замкнуты, но тазики уже сильно сдвинуты назад и друг к другу. Особенно сильно изменилось строение заднегрудки. В этом семействе она очень длинная, часто длиннее своей ширины. Такое изменение заднегрудки, увеличивающее длину, а следовательно, и силу крыловой мускулатуры, редко встречается среди архостемат и заставляет считать полет по крайней мере некоторых пермокупедид весьма совершенным. Значительно увеличилась склеротизация покровов, особенно на нижней стороне. К сожалению, малое число полно сохранившихся остатков не позволяет детально описать филогенез пермокупедид и заставляет нас снова ограничиться почти исключительно морфогенезом надкрылья.

Суммируя наиболее примитивные состояния признаков, найденных у разных представителей этого семейства, можно описать предполагаемого предка их следующим образом. Голова над глазами со слабыми килиями, глаза небольшие, боковые, антенны недлинные, четковидные, 13-члениковые. Переднеспинка с довольно широкими, уплощенными, вытянутыми вперед и спереди закругленными параноталиями; проплевры

Рис. 116. Филогенетические отношения родов семейства *Permoscupedidae*

A — *Archicupes*, C — *Cylocupes*,  
Cd — *Cylocupoides*, E — *Eocupes*,  
I — *Ichthyocupes*, K — *Kallanicupes*,  
Pt — *Prolocupoides*, Pe — *Permoscupes*,  
U — *Uralocupes*



довольно широкие, плевральные швы свободные; впадины передних тазиков назад замкнутые, но сдвинуты назад и друг к другу. Заднегрудь много длиннее среднегрудки, брюшко выпуклое, с довольно жесткими стернитами. Надкрылье с четырьмя основными жилками на середине диска ( $R$ ,  $M$ ,  $CuA$ ,  $A_2$ ) и двумя сильно укороченными ( $CuP$ ,  $A_3$ ), далеко не достигающими до середины надкрылья. Единственная жилка, оставшаяся от системы радиуса, вероятнее всего, представляет собой первую ветвь радиуса-сектора, но для удобства номенклатуры и из-за отсутствия других радиальных жилок она может у *Permoscupedidae* и производных от них семейств именоваться просто радиальной ( $R$ ). Эпиплевра с одним, субкостальное и радиальное поля — с тремя, остальные — с двумя рядами ячеей близ середины надкрылья. Основание кубитального поля с шестью рядами ячеей, поле за  $A_3$  с одним рядом  $R$ ,  $M$  и  $CuA$  выходят в вершину надкрылья или на его края близ нее,  $A_2$  — на шовный край близ середины надкрылья. При описании этого гипотетического предка приходится учитывать не только признаки самих пермокупедид, но и признаки происшедших от них семейств, которые по строению некоторых частей тела оказываются примитивнее, чем немногие известные пермокупедиды.

От предполагаемого предка, по-видимому, произошли два ствола. Первый, малочисленный, составлен двумя родами. Надкрылья его представителей менее всего отличаются от надкрылий прототипа. Здесь только утратилась выраженность  $CuP$  как обособленной жилки, отличной от промежуточных, и исчез третий ряд ячеей в радиальном поле. В основании кубитального поля у них остается шесть рядов ячеей. Роды, составляющие эту ветвь, различаются по строению анальной системы надкрылья. У *Cylocupes*  $A_2$  косо выходит на шовный край перед дистальной третью надкрылья, у *Cylocupoides* она параллельна шовному краю надкрылья и доходит почти до его вершины. Представители этой ветви найдены только в самых низах верхней перми — в кузнецкой свите Кузнецкого бассейна. Остальные пермокупедиды утратили все следы существования  $A_1$  и имеют только четыре ряда ячеей в основании субкостального поля. Наиболее примитивное жилкование надкрылья из этих пермокупедид — у рода *Uralocupes*. Здесь сохраняется три ряда ячеей в радиальном поле и  $A_2$  косо выходит на шовный край надкрылья. Однако

этот род не может считаться предком остальных членов этой ветви, причем не столько из-за того, что он моложе многих из них, сколько из-за оригинального строения ячеек его надкрылья. Ячейки на его надкрылье округлые и заметно сужены расширенными жилками, так что оно по внешнему виду напоминает надкрылье некоторых Rhombocoleidae, например Schizotaldycupes. То, что род *Uralocupes* относится к боковой ветви, не позволяет точно указать, исчез ли у остальных пермокупедид раньше третий ряд ячеек в радиальном поле или сначала число рядов ячеек в основании кубитального поля сократилось с шести до четырех. В первом случае они должны были происходить от форм, близких к описанной выше первой ветви, во втором — от жуков с жилкованием надкрылий, как у *Uralocupes*. Решить этот вопрос однозначно пока невозможно, но более вероятным нам кажется второй путь, так как даже род *Cytocupes* имеет слишком длинную  $A_2$ , чтобы быть предком таких пермокупедид, как *Ichthyocupes* или *Archicupes*.

Остальные пермокупедиды по строению субкостального поля распадаются на две группы с тремя и двумя рядами ячеек. Большинство (около  $\frac{3}{4}$  видов семейства) сохранило три ряда ячеек. Наиболее примитивное жилкование из них имеет род *Kaltanicupes*.  $A_2$  здесь косо выходит на шовный край приблизительно в середине надкрылья. От рода *Kaltanicupes* эволюция пошла в двух направлениях. В роде *Ichthyocupes*  $A_2$  очень коротка, короче, чем у многих чекардоколеид, и можно предполагать, что она укоротилась вторично. Такое изменение связано, возможно, с тем, что представители этого рода имели узкое надкрылье, для придания жесткости которому было достаточно трех жилок. Косая  $A_2$  в этом случае укоротилась еще больше, а ее функциональное место вдоль шовного края надкрылья заняла  $CuA$ . Подтверждением редукции  $A_2$  может служить тот факт, что анальная система больше всего редуцирована у самого молодого вида этого рода. *Ichthyocupes* интересен своим широким распространением, его остатки найдены в отложениях начала и конца верхней перми. У остальных пермокупедид с тремя рядами ячеек в субкостальном поле наблюдаются удлинение  $A_2$  и вытягивание ее параллельно шовному краю. У рода *Protocupoides*  $A_2$  доходит почти до вершины надкрылья, а второй ряд ячеек за ней заходит за его середину. Наконец, у рода *Permocupes* жилки  $CuA$  и  $A_2$  соединяются перед вершиной надкрылья,  $A_2$  параллельна шовному краю и по всему полю отделена от нее двумя рядами ячеек. Представители этих родов относительно немногочисленны в начале поздней перми и более распространены в ее конце.

Пермокупедиды с двумя рядами ячеек в субкостальном поле представлены двумя родами. Они различаются по строению анального поля. У рода *Archicupes*  $A_2$  косая и выходит на шовный край надкрылья непосредственно за серединой. На надкрыльях представителей рода *Eoscupes*  $A_2$  далеко заходит в дистальную половину надкрылья, но второй ряд ячеек за ней идет лишь до его середины. Таким образом, здесь мы видим тот же процесс удлинения  $A_2$ . Представители этой ветви найдены в низах верхней перми в Кузнецком бассейне, но в отложениях конца перми в Восточном Казахстане (Караунгур) найдено надкрылье, неотличимое от надкрылья одного из видов рода *Eoscupes*. Как уже указывалось выше, мы, скорее, имеем здесь дело с разными видами, неразличимыми по строению надкрылий, чем с фактом существования одного вида во время всей позднeperмской эпохи.

В заключение можно сказать, что основным направлением эволюции пермокупедид было, по-видимому, приспособление к более активному образу жизни путем усиления у них крыловой мускулатуры и уменьшения ширины параноталий и эпиплевры.

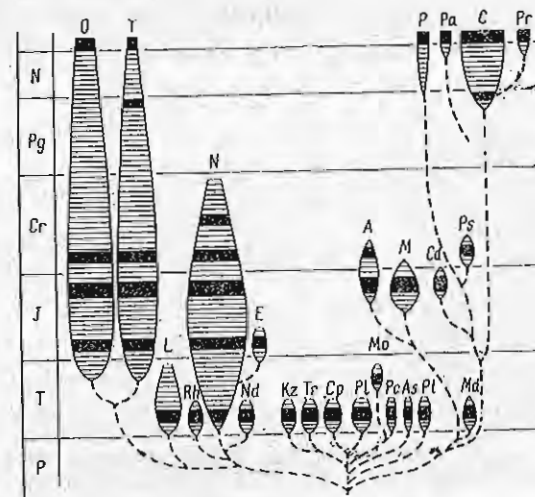
## Филогенез семейства Cupedidae

Рис. 117

Семейство Cupedidae образует непосредственное продолжение линии развития семейства Permocupedidae. Более того, представители этого семейства происшедшего, по-видимому, от низших пермокупедид, во многом повторяют путь, пройденный пермокупедидами в их филогенезе.

Рис. 117. Филогенетические отношения родов семейства Cupedidae

A — Anaglyphites, As — Asimma, C — Cupes, Cd — Cupidium, Cp — Cupesia, E — Eurydictyon, Kz — Kirghizocupes, L — Lithocupes, M — Mesocupes, Md — Mesocupoides, Mo — Mollenocupes, N — Notocupes, Nd — Notocopoides, O — Omma, P — Priacma, Pa — Paracupes, Pc — Procupes, Pl — Platycupes, Pr — Prolixocupes, Ps — Priacmopsis, Pt — Pterocupes, Rh — Rhabdocupes, T — Tetraphalerus, Tr — Triadocupes



Различия между семействами невелики — это в первую очередь вышедшие на задний край переднегруди передние тазики и, во-вторых, редукция рудимента  $CuP$  на надкрыльях. Из-за малого числа найденных хорошо сохранившихся пермокупедид остается неясным, всегда ли эти признаки встречаются вместе и не было ли жуков, у которых присутствовал только один из признаков. Значение этих признаков далеко не равно. Рудимент  $CuP$  не мог иметь практически никакого селективного значения, и его долгое сохранение у пермокупедид объясняется, скорее всего, лишь тем, что он оказался крепко связанным со считыванием наследственной информации о каких-то селективно важных признаках при метаморфозе. Второй признак — приобретение открытых впадин передних тазиков — представляет собой серьезное приобретение и систематически гораздо более важен. Именно по нему и следует делить эти семейства. К сожалению, диагностичность этих признаков обратна их таксономической важности — присутствие  $CuP$  может быть установлено и на отдельном надкрылье, тогда как для выяснения характера впадин передних тазиков нужны хорошо сохранившиеся остатки полного тела жука.

Предполагаемый общий предок купедид должен был быть близок к довольно примитивным пермокупедидам, так как многие купедиды имеют строение нижней стороны тела и надкрылий более примитивное, чем высшие пермокупедиды, приобретшие адаптации к более активному образу жизни. Первичные купедиды должны были иметь вид типичного подкорного жука. Широкое уплощенное тело, окаймленное по бокам параноталиями и расширенной эпиплеврой; маленькая, спрятанная под переднеспинку голова с короткими, слабо четковидными антеннами, ноги слабые, довольно короткие, с широко расставленными передними и средними тазиками; выпуклое брюшко, стерниты которого сохранили значительную подвижность, — таков внешний вид многих жуков — обитателей древесины. От своих предков — пермокупедид они унаследо-

вали надкрылья с двумя рядами ячеек в субкостальном поле и овободно выходящими на край надкрылья основными жилками — надкрылье типа *Eocupes*, но без рудимента CuP. Именно такое строение имеют некоторые купедиды из нижнетриасового местонахождения Джайляучо, где мы впервые встречаем представителей этого семейства.

Выше уже указывалось, что морфологической основой становления семейства Cupedidae было, скорее всего, приобретение его первыми представителями открытых впадин передних тазиков. Анализ весьма многочисленных вымерших и современных купедид позволяет высказать предположение, что совершенствование строения переднегруди было и основой эволюции внутри этого семейства, основой становления наиболее крупных групп купедид.

По строению переднегруди купедиды распадаются на три группы. В первой передние тазики расставленные и переднегрудь между ними не образует направленного назад выроста. Эти жуки подсемейства Triadocupedinae. В двух других тазики сближены полностью (подсемейство Ommatinae) или разделены узким направленным назад отростком (подсемейство Cupedinae). Естественно предположить независимое происхождение двух последних подсемейств от первого в ходе описанного ранее морфогенеза переднегруди. Параллельно идет процесс сокращения проплевр, слияния впереди плевральных швов и уменьшения передних трохантинов. Во всех трех группах идет также процесс консолидации «стернитов» средне- и заднегруди и укрепления брюшка. Эти морфогенезы также описаны раньше в специальной главе.

Подсемейство Triadocupedinae в известном смысле похоже на семейство Tshekardocoleidae. Оно также дало начало нескольким ветвям потомков, а самих его членов трудно расположить в генетической последовательности. Роды Triadocupedinae характеризуются мозаичными комбинациями некоторого набора признаков с добавлением немногих особенностей, превосходящих черты более поздних представителей семейств. Трудно указать какой-нибудь род, более примитивный, чем другие. Если *Cupes* имеет наиболее примитивное строение заднего края переднегруди и жилкование надкрылий, то антенны у нее с сильной гетерономией второго и третьего члеников и плевральные швы сливаются впереди. У *Triadocupes*, имеющего свободные плевральные швы, антенна щетинковидная, что, по-видимому, вторично. Наиболее примитивное в семействе строение брюшка у *Asimma*, но у нее проплевра сильно сокращенная, треугольная. Таким образом, в подсемействе можно видеть морфогенетические ряды, но трудно составить филогенетический.

По строению мандибул в подсемействе можно выделить три группы. Для большинства триадокупедин характерны примитивные небольшие мандибулы с зубцами в горизонтальной плоскости. Два рода — *Procupes* и *Moltenocupes* — имеют сильно увеличенные торчащие вперед мандибулы. В настоящее время трудно сказать, чем вызвано такое изменение мандибул. Маловероятно, чтобы оно было связано с изменением пищевого режима взрослого жука, с его переходом к хищничеству, хотя мандибулы *Procupes* весьма похожи на мандибулы хищных жуков, например жужелиц. Более вероятно предположение, что увеличенные мандибулы этих жуков — вторичный половой признак и свойственны только самцам. Такое изменение мандибул весьма часто встречается у жуков, в том числе и у многих ксилофагов. *Kirghizocupes* имеет вывернутые мандибулы с зубцами в вертикальной плоскости, превосходящая таким образом строение мандибул жуков из подсемейства Ommatinae. Смысл такого явно адаптивного изменения мандибул рассмотрен выше.

По строению антенн жуки этого подсемейства разбиваются на четыре группы. *Cupes* имеет короткие четковидные или слабопильчатые антенны с резко гетерономными вторым и третьим члениками. Антенны

*Pterocupes* длинные, нитевидные, но второй и третий их членики почти равные. *Triadocupes* и *Kirghizocupes* имеют короткие щетинковидные антенны, членики которых почти равномерно уменьшаются от основания к вершине, лишь второй членик заметно короче третьего. Наконец, роды *Platycupes*, *Moltenocupes* и, возможно, *Procupes* имеют длинные нитевидные антенны с гетерономными вторым и третьим члениками. Три первые группы, по-видимому независимо выводятся из первичного состояния коротких антенн с гомономными члениками; антенны представителей последней группы могут происходить как от коротких антенн с гетерономными члениками, так и от длинных антенн с гомономными члениками. Первый путь более вероятен, так как среди триадокупедин, как и среди жуков вообще, гетерономные антенны распространены несравненно шире.

Вооружение верха головы у жуков подсемейства малоизменчиво, и его эволюция сводится в основном к некоторой редукции затылочных бугорков и килей над глазами.

Триадокупедина сохраняют примитивную, сильно поперечную переднегрудь с довольно широкими параноталиями. Лишь у одного рода *Triadocupes* проплевральные швы свободно выходят за передний край переднегруди, у остальных родов они сливаются перед ним и проплевры сокращены, особенно сильно у рода *Asimma*.

По строению брюшка род *Asimma* резко противопоставляется всем остальным. У большинства родов брюшко выпуклое с черепицеобразными стернитами, брюшко *Asimma* выпукло, но поверхность его стернитов гладкая. Следовательно, или здесь имела место сплошная склеротизация стернитов и брюшко не было гибким, или оно сохраняло гибкость благодаря общей малой склеротизации. Во втором случае из него выводились бы остальные типы брюшка купедид.

Надкрылья триадокупедин имеют только два типа строения — со всеми жилками, свободно выходящими на край надкрылья, или с соединяющимися перед вершиной двумя задними основными жилками CuA и A<sub>2</sub>. Последнее состояние, более адаптивное, по-видимому, достигалось параллельно несколько раз, как и в других подсемействах купедид или у пермокупедид.

Представители подсемейства Ommatinae весьма сильно отличаются друг от друга и выводятся одним общим корнем только из жуков, обладающих первичными состояниями почти всех признаков. Подсемейство характеризуется двумя основными апоморфными признаками: соприкасающимися передними тазиками и мандибулами с вывернутыми вершинами и зубцами в вертикальной плоскости. Из них основным, как кажется, можно считать первый. Действительно, измененные подобным образом мандибулы мы могли видеть у *Kirghizocupes* из триадокупедин, но состояние антенн, проплевральных швов, надкрылий и брюшка более специализированное, чем у многих омматин, не позволяет сомневаться в параллельности возникновения у них совершенных мандибул. Поэтому следует предполагать, что общий предок омматин отличался от наиболее примитивных триадокупедин только полным схождением у него передних тазиков. Так как все известные омматины имеют мандибулы с вывернутыми вершинами и сомкнутые средние тазики, можно считать, что эти их изменения произошли на весьма раннем этапе, еще до расщепления общего ствола омматин на три трибальных. Основой дальнейшей дивергенции омматин послужило совершенствование строения антенн и брюшка.

Из трех триб омматин более всего на триадокупедин похожа триба Lithocupedini. К признакам сходства относятся слабое развитие орнаментации на голове, короткие антенны с гетерономными вторым и третьим члениками, сильно поперечная переднегрудь с широкими паранота-

лиями, выпуклое брюшко с черепицеобразными стернитами. Следует, однако, учитывать, что синапоморфии в гетерономии члеников антенн и строении брюшка выработаны параллельно и, следовательно, здесь можно говорить лишь о сходных тенденциях развития, а не о единстве происхождения. Эта триба не приобрела широкого распространения и представлена единственным родом, найденным в самом начале мезозоя Средней Азии.

Наибольшим числом форм в подсемействе обладает триба *Notocupedini*. К ней относится громадный род *Notocupes*, в котором уже найдено более двадцати вымерших видов. Основой развития родов этой трибы послужила выработка у них выпуклого брюшка с черепицеобразными стернитами, щетинковидных антенн и довольно сильного рельефа на голове. Из четырех относящихся к трибе родов два найдены только в раннем триасе Средней Азии (*Notocupoides* и *Rhabdocupes*), третий появился там же, но широко распространен в мезозое Азии и дожил по крайней мере до начала позднего мела (*Notocupes*). Наконец, последний род *Eurydictyon* известен в единственном виде из ранней юры Средней Азии. Наибольшим числом плезиоморфных признаков в этой трибе обладают роды *Notocupes* и *Notocupoides*, которые должны независимо выводиться из гипотетического предкового состояния. У первого наряду с апоморфным признаком — слиянием задних основных жилок надкрылий — имеются свободно выходящие на передний край переднегрудки плеуральные швы. У второго рода эти признаки находятся в обратном отношении, т. е. проплеуральные швы слиты, а жилки надкрылий свободно выходят на его край. Род *Rhabdocupes* обладает вторичным состоянием обоих этих признаков и может быть выводим как из первого, так и из второго. Род *Eurydictyon* характеризуется вторичным состоянием этих признаков, но особенности строения его надкрылий (резкое увеличение размеров ячеей) указывают на более близкое родство с родом *Notocupes*, где ряд видов, например *N. laticella*, также имел очень крупные ячей.

Род *Notocupoides* отличается от гипотетической предковой формы только сливающимися впереди проплеуральными швами. Голова его представителей еще довольно короткая, но по крайней мере у одного его вида появляется резко обрубленный затылок, дающий вертикальную площадку для прикрепления мощных мандибулярных мышц.

Род *Rhabdocupes* характеризуется сильным удлинением головы, слиянием проплеуральных швов и задних жилок надкрылий и гетерономией основных члеников антенн. Довольно резкое различие в размерах второго и третьего члеников возникло здесь, по-видимому, позже приобретения антеннами щетинковидной формы в отличие от аналогичного строения антенн в родах *Triadocupes* и *Kirghizocupes* из подсемейства *Triadocupedinae*. Интересно отметить появление у одного из видов этого рода надкрылья с очень многочисленными мелкими ячейками, что более характерно для трибы *Ommatini* и подсемейства *Cupedinae*.

Род *Notocupes*, как уже указывалось, характеризуется сохранением свободных проплеуральных швов, гомономных члеников антенн и слиянием задних основных жилок надкрылий. Примитивным является и сохранение у некоторых его триасовых представителей не суженной впереди и не вырезанной спереди переднеспинки в отличие от большинства *Notocupedini*. Более поздние представители рода приобретают строение переднеспинки, характерное для трибы. Внутри рода шло заметное увеличение силы мандибулярных мышц, что можно проследить по изменению головной капсулы. Можно в общем сказать, что более поздние его представители характеризуются более длинной головой, особенно в ее предглазничной части и большим развитием висков и затылочных бугров. В противоположность обычной у купедид тенденции к удлинению

антенн в роде *Notocupes* более длинные антенны имеют древние, триасовые жуки, а из юрских — виды, тесно связанные с ними и по другим признакам. Так, например, *N. nigrimonticola*, имеющий наиболее длинные антенны среди юрских представителей рода из Каратау, весьма похож на триасового *N. laticella* крупными ячейками надкрылий. Из других эволюционных тенденций внутри рода *Notocupes* можно отметить удлинение у его представителей последнего стернита брюшка, который у некоторых раннемеловых видов почти в четыре раза длиннее предпоследнего, и довольно сильное, опять у некоторых позднемезозойских представителей, укорочение заднегрудки. Такие тенденции уникальны в семействе купедид. Первая из них, очевидно, связана с какими-то особенностями откладки яиц жуками с черепицеобразными стернитами выпуклого брюшка, так как именно у жуков с такими стернитами наблюдаются случаи сильного удлинения последнего стернита. Укорочение заднегрудки, возможно, объясняется тем, что некоторые представители утратили способность к полету и имели редуцированные крылья.

Род *Eurydictyon* характеризуется довольно короткими антеннами, длинным последним стернитом брюшка и крупными ячейками надкрылий. Первые два признака, по-видимому, унаследованы от рода *Notocupes*, с которым *Eurydictyon*, возможно, генетически связан. По их состоянию *Eurydictyon* не выходит из диапазона состояний этих признаков в роде *Notocupes*. В то же время по строению своих надкрылий этот род может быть противопоставлен не только всем представителям трибы *Notocupedini*, но и всем купеидам вообще. Редукцию радиальной жилки надкрылья и слияние субкостального и радиального полей в одно с тремя рядами ячеей можно видеть еще в роде *Cupes*, но редукция М и медиального поля встречается только у *Eurydictyon*. Вследствие редукции медиального поля верхняя поверхность надкрылья составлена здесь только четырьмя рядами очень крупных ячеей в двух задних полях надкрылья. Таким образом, в этом роде мы видим наибольшую степень редукции жилкования в подотряде *Archostemata*.

Последняя триба подсемейства — *Ommatini* — распадается на два рода — *Tetraphalerus* и *Omma*. Оба эти рода появились в ранней юре в Средней Азии и существуют доныне. Они включали большое число вымерших видов и имели очень широкое распространение, их ископаемые остатки найдены в Средней Азии, Казахстане, Забайкалье и в Англии. Современные представители одного рода живут в Австралии, а другого — в Южной Америке — заповедниках мезозойских насекомых.

Синапоморфиями, объединяющими роды этой трибы, являются полная редукция первичного вооружения верха головы, резкая гетерономизация основных члеников антенн, мелкие многочисленные ячейки надкрылий, редукция параноталий и, самое главное, плоские стерниты брюшка.

Изменение строения головной капсулы у родов этой трибы, по-видимому, связано с совершенствованием грызущей функции мандибул. Первичное вооружение верха головы, состоящее из килей над глазами и одной-двух пар острых бугорков на киях, здесь редуцируются, и взамен развиваются теменные и затылочные бугры или торчащие в стороны виски, дающие место для прикрепления мощных мандибулярных мышц. Голова вытягивается в длину, что вызывает удлинение мандибулярных мышц и, следовательно, увеличивает их силу. В голове удлиняется преимущественно ее предглазничная часть и голова перед глазами образует недлинную головотрубку, подобную головотрубке некоторых *Rhynchophora*. Это, возможно, указывает на появление у жуков инстинкта заботы о потомстве, на то, что они начали делать насечки, проходящие сквозь наружные мертвые слои коры.

Адаптивный смысл плоских стернитов брюшка рассмотрен нами выше; здесь можно только указать на два обстоятельства. Плоские стерни-

ты брюшка характерны в основном для юрских купедид, у триасовых или кайнозойских они встречаются гораздо реже. За высокую подвижность стернитов плоского брюшка приходилось расплачиваться его малым объемом. Купедида, во всяком случае современные, имеют очень крупные яйца, и плоское брюшко может вместить лишь небольшое их число. К сожалению, это предположение нельзя проверить, так как данные по числу яиц у купедид с плоским брюшком отсутствуют, но априори оно кажется верным. Вторым выходом, также пока не проверенным, может быть уменьшение размеров яиц. В первом случае это ведет к уменьшению потомства от одной самки и должно компенсироваться лучшей выживаемостью отдельного потомка, во втором — к снижению индивидуальной выживаемости. Юрские купедида, прошедшие по сравнению с другими жуками более длительную историю, были для своего времени высокоадаптивны, тогда как раннемезозойские еще не имели совершенных адаптаций, а в настоящее время их приспособления оказываются менее совершенными на фоне приспособлений прогрессивных новых групп жуков. Интересно также отметить, что укорочение последнего стернита брюшка характерно для купедид с плоским брюшком. У купедид с выпуклым брюшком он, наоборот, преимущественно увеличивался. Причину этого явления найти пока не удастся.

Различия между двумя родами трибы сводятся в основном к тому, что род *Omta* утратил многие типичные признаки подкорного жука, которые сохранились у рода *Tetraphalerus*, а именно борозды для антенн и ног на нижней стороне, уплощенную форму тела, острый край переднегруди и короткие ноги, не выступающие за очертания тела. Более крупные ноги и глаза, как кажется, говорят о более активном образе жизни *Omta*; однако то немногое, что нам известно об экологии этих редких жуков, не подтверждает данного предположения.

У представителей рода *Tetraphalerus* можно хорошо проследить развитие вторичной ornamentации головы, возникающей параллельно с развитием мандибулярной мускулатуры. Этот процесс идет двумя ветвями, в одной из которых развиваются поперечные гребни на верхней поверхности головы, во второй вытягиваются назад височные и затылочные бугры. Вершиной первой ветви служит современный *T. wagneri* Waterhouse, вершиной второй — современный *T. bruchi* Heller. Различные мезозойские виды образуют переходные формы к ним от видов без сильных рельефов на голове. Наряду с указанной выше дивергенцией в обеих ветвях параллельно идет удлинение головы и переднегруди. Удлинение головы и переднегруди можно видеть и в филогенезе рода *Omta*, но здесь они выражены не столь сильно.

Основой развития подсемейства Cupedinae, как и других подсемейств, служит совершенствование строения переднегруди, которая образует здесь между передними тазиками направленный назад отросток, достигающий по крайней мере до вершин тазиков. Такое ее строение представляется наиболее совершенным по сравнению со строением переднегруди остальных купедид. В то же время все известные представители этого подсемейства характеризуются наименьшим по сравнению с другими подсемействами набором примитивных признаков, что позволяет вывести их из весьма специализированных форм. В этом подсемействе найден лишь один триасовый род, а многочисленные формы появляются только в поздней юре.

К специализированным признакам, которыми мог обладать уже общий предок всех купедид, можно отнести удлиненные антенны, слитые впереди проплевральные швы и сильно редуцированные параноталии. К примитивным признакам относятся вооружение головы, состоящее из двух пар небольших острых бугорков сверху, гомономность основных члеников антенн и такое строение брюшка, из которого можно было бы вы-

вести жуков и с плоским и с выпуклым брюшком и черепицеобразными стернитами.

По развитию переднегрудного интеркоксального отростка купедида распадается на две группы. В первой отросток менее длинный, он доходит только до конца тазиков. Эта группа имеет преимущественно мезозойских представителей, лишь один род из нее дожил доныне. По строению стернитов брюшка она делится на две трибы, соответственно с плоскими и слабо черепицеобразными стернитами брюшка. Таким образом, данная группа объединяет трибы по патристическим признакам, в то время как по кладистическим они различаются, и, следовательно, возникли они независимо и группе не следует придавать таксономического смысла. Вторая группа подсемейства состоит из одной трибы и характеризуется длинным интеркоксальным отростком переднегруди, заходящим за тазики, сильной редукцией постэпистерн среднегруди и резко черепицеобразными стернитами брюшка. Она имеет лишь кайнозойских представителей и не найдена раньше олигоцена (балтийский янтарь). В то же время к ней относится 90% современных купедид.

Наиболее древние, триасовые, представители найдены в трибе *Mesocipediini*, характеризующейся плоскими стернитами брюшка. Раннетриасовый род *Mesocipoides*, найденный в местонахождении Джайляучо в Средней Азии, имеет довольно много примитивных признаков. Переднегруди здесь с параноталиями, глаза и основания антенн мало сдвинуты на спинную сторону головы, брюшко заметно выпукло, хотя его стерниты и не черепицеобразны. К примитивным признакам, по-видимому, следует отнести и сохранение у него так называемого «эпикраниального шва», а также гомономию члеников антенн.

Более поздние жуки из этой трибы не имеют ни «эпикраниального шва», ни параноталий, брюшко у них совершенно плоское. У рода *Mesocipes*, известного только из поздней (?) юры Каратау, обычно развиты обе пары острых бугорков на голове и основные членики антенн гомономны или почти гомономны, некоторые его виды имеют удлинённый последний стернит брюшка. Параноталии у одних видов редуцированы полностью, у других сохранились один-два острых шипа на месте сдвинувшихся назад по боковому краю передних углов параноталий.

Следует отметить, что *Mesocipes* — единственная вымершая форма, отношение которой к современным купедидам было довольно подробно обсуждено при описании. Мартынов (1926) считал его предком рода *Cupes*. Свое мнение он основывал на том, что *Mesocipes* имел менее вытянутую голову, гомономные членики антенн, простую поперечную переднегрудь, слабый рельеф на голове и переднеопинке, гомономное жилкование надкрылий и меньшие размеры. Большинство из этих признаков, действительно, является примитивными, но отсутствие выступов на боках переднегруди у *Mesocipes* говорит, наоборот, о его большей специализации по сравнению со многими видами рода *Cupes*. Не учитывалось Мартыновым и строение брюшка, в то время как из плоского брюшка *Mesocipes* никак нельзя вывести сильно черепицеобразное брюшко *Cupes*. В то же время тот признак, который заставлял Мартынова считать *Mesocipes* не прямым предком *Cupes*, а помещать его в очень близкую, но все же боковую ветвь, а именно строение бугров верха головы, не может служить препятствием для выведения *Cupes* из *Mesocipes*. Он сохраняет обе пары острых бугров и имеет небольшое возвышение на темени, что вполне позволяло бы выводить из него *Cupes* с тем же числом бугров, отличающихся лишь более сильным их развитием.

Второй позднемезозойский род трибы, *Anaglyphites*, остатки которого найдены кроме Каратау еще в нижнемеловых (?) отложениях в Забайкалье (Байса), характеризуется резкой гетерономией члеников антенн, редукцией затылочных бугорков, полной редукцией параноталий

и более коротким последним стернитом брюшка, который всегда менее чем вдвое короче предпоследнего. Таким образом, оба позднемезозойских рода независимо выводятся из раннетриасового.

Триба *Priacmini* характеризуется коротким интеркоксальным отростком, слабым сдвигом на верхнюю сторону головы оснований антенн и глаз и слабо черепицеобразными стернитами брюшка. Древнейший ее представитель найден в верхней (?) юре Каратау. Он отличается от других родов гомономными члениками антенн. Таким образом, в обеих примитивных трибах подсемейства древнейшие представители имеют антенны с гомономными основными члениками, то есть в их филогенезе удлинение антенн шло раньше, чем их гетерономизация, или это подсемейство произошло от триадокупедид с удлиненными гомономными антеннами, подобными антеннам жуков из рода *Pterocupes*. В то же время полная редукция параноталий является признаком высокой специализации этого рода.

Два других рода трибы имеют резко гетерономные основные членики антенн. Нижнемеловой (?) род из Забайкалья *Priactopsis* обладал переднеопинкой без выступа на боковом крае и сильнее приподнятыми на заднем крае стернитами брюшка, что можно считать признаками его большей специализации по сравнению с современным североамериканским родом *Priacma*.

Представители последней трибы — *Cupedini* — характеризуются гетерономными антеннами, сильным развитием бугров на голове, лишь слегка поперечной переднегрудью, длинным интеркоксальным отростком, редуцированными постэпистернами среднегрудки и сильно черепицеобразными стернитами брюшка. Эти признаки легко выводятся из признаков трибы *Priacmini*, причем присутствие у многих *Cupedini* выростов на боковом крае переднегрудки показывает, что их общий предок ближе всего к роду *Priacma*.

Центральное место в трибе занимает род *Cupes*, широко распространенный в настоящее время и существовавший уже в олигоцене. Род распадается на группы видов, различающиеся по особенностям строения бугров головы и хорошо характеризующиеся своим распространением.

Два других рода отличаются от рода *Cupes* в первую очередь редукцией гулярной пластинки, что приводит к слиянию гулярных швов в задней части головы. Род *Prolixocupes* весьма близок к роду *Cupes* и обладает тем же типом строения бугров. Эта синапоморфия скорее всего генетического происхождения и указывает, что *Prolixocupes* произошел от переселившихся в Южную Америку жуков из рода *Cupes*. Род *Paracupes* занимает более изолированное положение, так как не имеет борозд для вкладывания ног, свойственных первым двум родам, а его затылочные бугры сильно редуцированы. К сожалению, он известен нам только по весьма неполным описаниям, что не позволяет рассмотреть его родственные связи более подробно. Аткинс (Atkins, 1963) вообще сближал его с родом *Priacma*.

#### Филогенез семейства Taldycupedidae

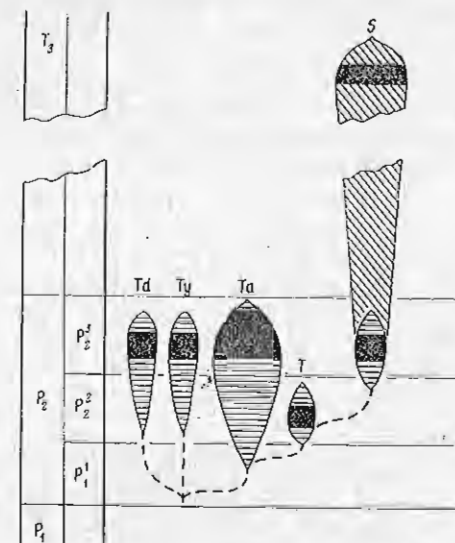
Рис. 118

В то время как *Cupedidae* образует непосредственное продолжение линии развития *Permoscupedidae*, семейством *Taldycupedidae* начинается совершенно иной путь. В отличие от совершенствования расположения жилок в семействах *Permoscupedidae* и *Cupedidae* здесь идет их утолщение и в связи с этим — утрата различий между основными и промежуточными жилками. Этот процесс уже был описан выше, и здесь будет дано только формальное описание филогенеза талдыкупедид.

Немногочисленные и малоразнообразные представители семейства, охарактеризованные почти исключительно изолированными надкрыльями, найдены пока лишь в верхней перми в Кузнецком бассейне и Восточном Казахстане (Караунгур), а также в триасе Австралии (Денмарк-Хилл, Квисленд). Пермокупедиды — предки талдыкупедид — должны

Рис. 118. Филогенетические отношения родов семейства Taldycupedidae

S — *Simmondsia*, T — *Tecticipes*, Ta — *Taldycupes*, Td — *Tychticupoides*, Ty — *Tychtipes*, Косой штриховкой показано реликтовое существование рода *Simmondsia* в триасе Австралии



были обладать жилкованием надкрылья типа *Kaltanicupes* и широкой заднегрудкой, более примитивной, чем у большинства известных пермокупедид. В то же время единственный отпечаток тела талдыкупедид позволяет видеть у них черты весьма высокого совершенства. К таким можно отнести сильное сужение гулярной пластинки и резко черепицеобразные стерниты брюшка. Не приходится, однако, сомневаться, что эти признаки были характерны далеко не для всех представителей семейства.

Пять родов семейства распадается по крайней мере на три самостоятельные группы. Род *Tychtipes* имел жилкование типа *Protocupes* и отличался от него только совершенно гомономными основными и промежуточными жилками. Остальные роды отличались от пермокупедид еще и тем, что у них жилки выходят на шовный край лишь в самой вершине надкрылья. Это достигалось тем, что все жилки впадали не в шовный кант, а в предыдущие жилки, и, таким образом, получалась составная жилка, идущая параллельно шовному краю. Эта составная жилка образовывалась, однако, двумя способами. У рода *Tychticupoides* она составлена  $A_3$ , дистальными отрезками промежуточной между ней и  $A_2$  и самой  $A_2$ . У остальных родов она состоит только из  $A_3$  и промежуточной перед ней. *Tychticupoides*, таким образом, отличается гораздо более косым положением  $A_2$ , чем у остальных, и исходным жилкованием для него будет жилкование типа *Kaltanicupes*. Маловероятно, чтобы выпрямление жилок вдоль края надкрылья шло уже после выработки составной жилки, обходящей его край, поэтому представляется более правильным считать *Tychticupoides* и остальных талдыкупедид независимыми группами.

Остальные три рода имеют сходное строение пришовной части надкрылья и образуют последовательность *Taldycupes* — *Tecticipes* — *Simmondsia* по редукции остатков СиР. У *Taldycupes* в основании поля четыре ряда ячеек, у *Tecticipes* — три и у *Simmondsia* — только два. Таким

образом, надкрылье *Simmondsia* в этом отношении параллельно становится похожим на надкрылье семейства Cupedidae и отличается от их надкрылья гомонимией жилок и впадением  $A_3$  в промежуточную перед ней.

#### Филогенез семейства Ademosynidae

Рис. 119

Продолжением линии талдыкупедид в совершенствовании строения надкрылий является семейство Ademosynidae. Оно объединяет жуков, на надкрыльях которых жилки полностью вытеснили ячеи и образовали

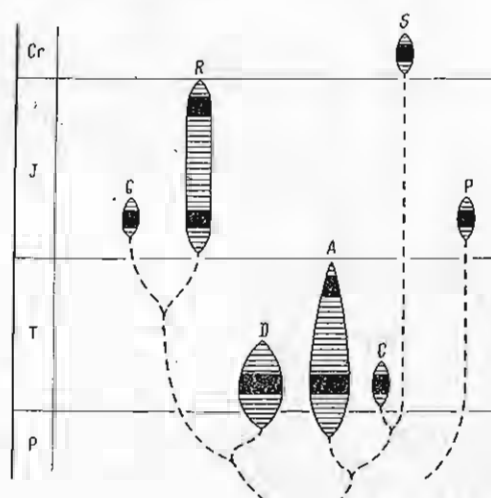


Рис. 119. Филогенетические отношения родов семейства Ademosynidae

A — Ademosyne, C — Cephalosyne,  
D — Dolichosyne, G — Gnathosyne,  
P — Petrosyne, R — Ranis, S — Sphaerosyne

всю верхнюю поверхность, а ряды ячеек превратились в точечные борозды. При этом жилкование, которое можно установить по расположению точечных борозд, соответствует жилкованию надкрылий Taldycupedidae, и на нижней поверхности надкрылья отсутствует выступ-зацепка. Надкрылья с подобным строением встречаются уже в перми, но отсутствие остатков тел не позволяет описать пермских жуков так, чтобы они были сопоставимы с мезозойскими. Более того, среди пермских и раннемезозойских надкрылий с точечными бороздами, объединяемых в паратаксоническое «семейство» Permosynidae, можно найти надкрылья, исходное жилкование которых соответствовало бы практически любому роду талдыкупедид. Маловероятно, чтобы эти изменения жилкования шли параллельно с талдыкупедидами уже после полного вытеснения ячеек жилками. Действительно, для механических свойств двухслойного надкрылья в общем мало важна правильность расположения колумелл, если только они не расположены слишком редко. Поэтому гораздо более вероятным представляется параллельное возникновение разных надкрылий с точечными бороздами из разных надкрылий талдыкупедид. В таком случае группа, объединяющая жуков, имевших надкрылья с точечными бороздами, оказывается полифилетической, и ей нельзя придавать таксономического смысла. С другой стороны, подобное строение надкрылий имеет большинство жуков из подотрядов Polyphaga и Aderphaga. Это также заставляет считать такие объединения изолированных надкрылий только паратаксоническими.

Сказанное выше заставляет при изучении филогенеза объединять в таксоны только жуков с существенно сходным строением надкрылий.

Такой подход, однако, весьма трудно осуществить на деле. Точное изучение строения надкрылий с целью установления исходного жилкования возможно, как правило, только на изолированных надкрыльях. На полных отпечатках жуков обычно его очень плохо видно. Поэтому даже среди тех немногих известных жуков с более или менее полно сохранившимся телом и надкрыльями с точечными бороздами, которые описываются ниже как представители одного семейства, в действительности могут оказаться формы разного происхождения.

Однако даже если ограничиться строением тела, роды адемосинид не удастся сгруппировать в отчетливые группы, члены которых выводились бы один из другого или по крайней мере связывались общим происхождением более точно, чем только как члены одного семейства. Объединения, которые можно предложить для них, это скорее группы генетически разнородных форм, характеризующиеся общим направлением изменений.

Можно попытаться следующим образом описать общего предка родов семейства. Некрупный жук с наклоненными вперед — вниз головой и переднеспинкой и надкрыльями с точечными бороздами. Голова примерно равной длины и ширины, глаза боковые, антенны нитевидные, их членики почти гомонимные. Переднегрудь немного прикрывает голову, параноталии сокращены до размеров острого канта на боках переднегрудки. Проплевры довольно широкие, плевральные швы свободно выходят на передний край переднегрудки. Передние тазики сближенные, между ними проходит направленный назад отросток переднегрудки, впадины тазиков назад открытые. Среднегрудка короткая, с малоотчетливыми швами. Средние тазики расставленные. Заднегрудка поперечная, с отчетливыми продольным и поперечным швами. Трохантинны, по крайней мере задние, хорошо видны. Задние тазики довольно длинные и вырезанные на заднем крае. Брюшко выпуклое, стерниты его довольно гибкие. Надкрылье с точечными бороздами, исходное жилкование типа *Taldycupes*. Очень важным для понимания филогенеза адемосинид было бы установление природы косых задних тазиков. У многих адемосинид медиальные концы задних тазиков сдвинуты назад вдоль оси тела по сравнению с латеральными их концами. Такое положение тазиков должно было быть у жуков с не полностью впяченным фуркостернитом и кажется первичным по сравнению с полностью поперечными тазиками. В то же время такое их положение не найдено ни у одного пермского жука, но характерно для многих мезозойских и современных. Это заставляет считать косые тазики, наоборот, вторичными, даже если они появляются в результате каких-то скрыто сохранявшихся потенций к такому их изменению. Нам представляется более вероятной вторичность косого положения тазиков.

Наиболее близкое к исходным адемосинидам положение занимает, скорее всего, род *Dolichosyne*. Он характеризуется почти прогнатной головой, хорошо заметными швами средне- и заднегрудки, отчетливыми задними трохантинными и поперечными длинными задними тазиками. Наоборот, два признака — очень длинный интеркоксальный отросток короткой переднегрудки и телескопические стерниты брюшка — указывают на его довольно высокую специализацию. Представители этого рода найдены только в нижнем триасе Средней Азии.

К этому роду наиболее близок род *Gnathosyne* из ранней юры Восточного Казахстана (Кендерлык). Он также имеет хорошо заметные швы средне- и заднегрудки и поперечные довольно длинные тазики. По-видимому, примитивным признаком являются длинная переднегрудь и округло суженная вперед заднегрудка. В то же время уплощенное тело, полностью прогнатная голова с довольно сильно торчащими вперед мандибулами заставляют нас считать этот род представителем особого направления в развитии адемосинид и противопоставлять его остальным.

К этому роду по почти прогнатной голове и длинной переднегрудке близок *Ranis* из юры Средней Азии, но он имеет косые задние тазики.

Остальные роды адемосинид объединяются развитием у них ортогнатизма и затем опистогнатизма. Все они характеризуются также довольно короткой переднегрудкой (что, по-видимому, связано с отклонением головы назад), редукцией швов среднегрудки и короткими задними тазиками. У триасовых родов *Ademosyne* и *Cephalosyne* состояние этих признаков более близко к первичному. Между собой эти роды различаются положением задних тазиков: у *Ademosyne* они косые, у *Cephalosyne* — прямые. Вершиной этой линии развития является наиболее поздний род семейства — *Sphaerosyne*, найденный в нижнем мелу (?) Забайкалья (Байса). Он имеет опистогнатную голову, очень короткую переднегрудку, совершенно незаметные швы среднегрудки, неразличимые задние трохантинны и очень короткие задние тазики.

Особняком в этой линии развития стоит род *Petrosyne* из нижней юры Средней Азии (Кызыл-Кия). По положению головы, редукции швов средне- и заднегрудки, коротким задним тазикам он похож на предыдущие роды, но имеет гораздо более длинную переднегрудку, а самое главное, — совершенно не суженную вперед заднегрудку.

В заключение можно отметить, что по всем признакам, кроме строения проплевры, антенн и замыкания впадин средних тазиков, адемосиниды образуют замечательную аналогию жукам из семейства Hydrophilidae, куда и был отнесен род *Ademosyne* при первоначальном описании. Направление развития жуков этих семейств во многом оказывается сходным, что наводит на мысль о сходстве и в образе жизни. Это позволило бы, кстати, объяснить появление у них гладких надкрылий.

#### Филогенез семейства Tricoleidae

Все три рода триколеид должны выводиться независимо от какого-то гипотетического предка. По жилкованию наиболее близок к исходному состоянию род *Tricoleus*, у которого все жилки свободно выходят на шовный край, в то же время у него наименьшее число рядов ячеей в основании кубитального поля. Два других рода имеют более широкое основание кубитального поля, но основные жилки у них все (род *Tricoleodes*) или только две передние (род *Sogdelytron*) сливаются перед вершиной. Таким образом, в этом семействе мы можем видеть тот же процесс механической организации жилкования, что и в семействе Pergandeidae. Возможное большое филогенетическое значение косой жилки на середине надкрылья *Sogdelytron* обсуждено ранее.

Представители семейства Tricoleidae найдены только в нижнем мезозое: роды *Tricoleodes* и *Sogdelytron* — в нижнем триасе Средней Азии, род *Tricoleus* — в нижней юре Восточного Казахстана.

#### Филогенез семейства Rhombocoleidae

Рис. 120

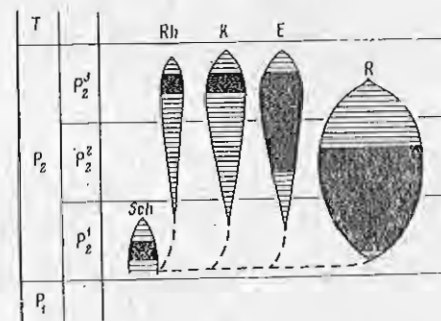
Семейство Rhombocoleidae, с одной стороны, обнаруживает отчетливую генетическую близость к семействам Asiocolidae и Tricoleidae по общему плану жилкования надкрылий, на диске которых имеются только три основные жилки. С другой стороны, его представители отличаются тем, что жилки надкрылья у них быстро вытесняют ячей на верхней стороне надкрылья, а на его нижней стороне имеется выступ-зацепка. Интересно, что вытеснение ячеей жилками происходит здесь хотя и быстро, но все же постепенно, внутри семейства, в то время как в других

ветвях архостематы с ячеистыми и гладкими надкрыльями резко отличаются и относятся к разным семействам.

Строение тела ромбоколеид, известное только для одного представителя, определенного лишь до семейства, очень примитивно. Наряду с такими признаками, вообще характерными для пермских жуков, как замкнутые сзади впадины передних тазиков и довольно длинная среднегрудка с отчетливыми швами, он имеет хорошо заметный затылочный

Рис. 120. Филогенетические отношения родов семейства Rhombocoleidae

E — *Erunakicupes*, K — *Karakancocoleus*, R — *Rossocoleus*, Rh — *Rhombocoleus*, Sch — *Schizotaldycupes*



шов. Этот шов не найден ни у одного из известных представителей архостемат. Остальные ромбоколеиды известны только по изолированным надкрыльям.

Род *Schizotaldycupes* по строению надкрылий может быть противопоставлен всем остальным ромбоколеидам. Ячей надкрылий у него имеют примерно ту же ширину, что и жилки, или даже несколько шире. Основные жилки ясно выделяются, что позволяет установить жилкование, исходное для ромбоколеид. Полных основных жилок три. Эпиплевра и шовная кайма несут следы ячеей, субкостальное поле очень широкое, в нем до шести рядов ячеей, радиальное — с тремя рядами ячеей. Характерной особенностью *Schizotaldycupes*, как и ромбоколеид вообще, является сильное сужение кубитального поля надкрылья, в котором почти по всей длине только два ряда ячеей. Сужение последнего поля надкрылья, в дистальной половине которого только два ряда ячеей, представляется особенностью, свойственной только этому роду. Надкрылья остальных ромбоколеид могут быть выведены из надкрылий типа надкрылья *Schizotaldycupes*. Все они имеют гладкие эпиплевру и шовную кайму, одинаковые промежуточные и основные жилки, сокращенное по крайней мере до шести рядов ячеей основание кубитального поля, жилки надкрылий гораздо более широкие по сравнению с ячейками, которые сократились до размеров крупных округлых точек.

Три рода еще имеют на верхней стороне надкрылья хорошо заметные ячей в виде небольших ямок, отличающиеся между собой шириной субкостального поля и основания кубитального. Трудно точно сказать, образуют ли эти роды генетическую последовательность, состоящую в уменьшении числа рядов ячеей уже после появления у них сильно сокращенных ячеей или, наоборот, сокращение ячеей достигается параллельно, а сокращение числа рядов ячеей произошло на стадии строения сходного с надкрыльем *Schizotaldycupes*. Аргументы в пользу второго предположения аналогичны высказанным нами при описании эволюции Ademosynidae.

В любом случае род *Rhombocoleus* стоит несколько обособленно от двух других родов. Широкое субкостальное поле с пятью рядами ячеей заставляет считать его наиболее примитивным. В то же время основание кубитального поля, по-видимому, было весьма узким. К сожалению,

его строение точно не известно, но почти совсем прямое в основании ребро надкрылья, соответствующее радиальной жилке, наводит на эту мысль.

Роды *Karakanocoleus* и *Erunakiscipes* или, во всяком случае, роды предковые для них образуют отчетливую генетическую последовательность. В роде *Erunakiscipes* по сравнению с *Karakanocoleus* число рядов ячеек в субкостальном поле сократилось с четырех до трех и в основании кубитального — с шести до четырех.

Род *Rossocoleus* имел почти гладкое сверху надкрылье, и его жилкование, а следовательно, и родственные связи установить гораздо труднее, но, как кажется, исходным для него следует считать надкрылье с довольно сильно сокращенными субкостальным и кубитальными полями.

Если рассмотреть геологическое распространение ромбоколеид в Кузнецком бассейне, то для всех родов, кроме *Schizotaldycipes*, можно отметить парадоксальный факт, что наиболее примитивные по строению надкрылий роды обитали позже, а более специализированные — раньше. Это можно объяснить тем, что данные роды отличались какими-то неизвестными нам особенностями строения тела, которые оказывались более существенными, чем незначительные адаптивные преимущества, связанные с различиями в строении надкрылий. Как уже указывалось выше, расположение сильно сокращенных ячеек или колумелл не могло иметь серьезного адаптивного значения. В то же время такое «обратное» хронологическое распространение лишней раз свидетельствует в пользу параллельности выработки почти гладких надкрылий у разных родов ромбоколеид.

#### Филогенез семейства Schizophoridae

Рис. 121

Происхождение семейства Schizophoridae известно нам гораздо хуже, чем других семейств. Как указывалось выше, схизофориды могли произойти только от архостемат, имевших примитивное строение надкрылий с малоорганизованным архедиктием между основными жилками.

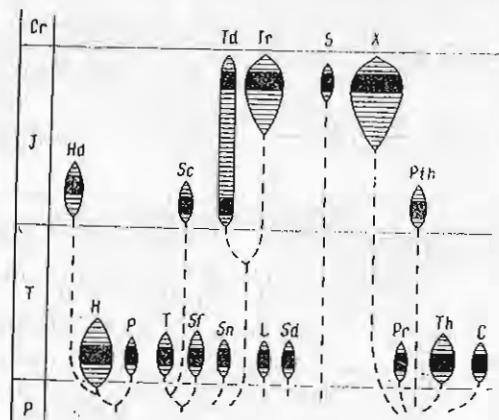


Рис. 121. Филогенетические отношения родов семейства Schizophoridae

C — Catabrycus, H — Hadeocoleus, Hd — Hadeocoleodes, L — Lethocoleus, P — Pesus, Pr — Praesagus, Pth — Parathnesidius, S — Schizophorus, Sc — Salebrocoleus, Sd — Schizophoroides, St — Salebroferus, Sn — Schizophorinus, T — Triassocoleus, Td — Tersoides, Th — Thnesioides, Tr — Tersus, X — Xyphosternum

Архостематы с подобным строением надкрылий известны только из ранней перми, а наиболее древние жуки, которых можно обоснованно отнести к схизофоридам, — из раннего триаса. Весь переходный период, занимавший верхнепермское время, остается нам неизвестным. В верхнепермских отложениях найдены довольно многочисленные гладкие сверху надкрылья с выступом снизу, но по ним невозможно точно установить систематическое положение жуков, которым они принадлежали.

В раннем триасе схизофориды были представлены очень обильно. Из одного нижнетриасового местонахождения Джайляучо описано почти вдвое больше родов, чем из всех остальных местонахождений. Вследствие того, что предыстория схизофорид остается нам неизвестной, выяснить филогенетические связи многочисленных триасовых схизофорид очень трудно. Сильно затрудняет работу то, что большинству признаков, характеризующих разные роды схизофорид, не удается дать адаптивного толкования, а следовательно, и причинного объяснения изменений, происходящих в филогенезе. Более поздних схизофорид, как правило, можно более или менее точно связать с теми или иными раннетриасовыми, но последние оказываются почти все независимо происходящими от гипотетического общего предка.

Этого гипотетического предка, характеризующего масштаб изменений, происшедших до появления семейства, можно описать следующим образом. Голова примерно равной длины и ширины немного отогнута вниз, почти без гребней, килей, бугров и борозд. Головная капсула замкнута снизу гулярной пластинкой и субментумом. Глаза боковые, довольно крупные. Антенны длинные, по крайней мере достигают основания переднегрудки; их членики почти гомомомные. Переднеспинка поперечная, с маленькими параноталиями, проплевральные швы свободно выходят на передний край переднегрудки, передние тазики сближены, их впадины сзади открытые, переднегрудка образует между ними направленный назад отросток. Среднегрудка довольно длинная, с отчетливыми бороздами; средние тазики довольно широко расставлены, крупные. Заднегрудка поперечная, ее швы и шов между ней и задними трохантингами отчетливые. Задние тазики поперечные. Брюшко с пятью стернитами, довольно выпуклое, стерниты гладкие, равномерно склеротизованные. Надкрылье сверху гладкое или с неправильно разбросанными точками, на нижней стороне с выступом-зацепкой, двухслойное, внутри с колумеллами и не менее чем с четырьмя длинными трахеями на диске. По образу жизни предковые схизофориды были, скорее всего, прибрежными ползающими детритофагами, жившими как в воде, так и на суше.

Среди схизофорид можно выделить четыре группы, характеризующиеся сходным направлением морфогенезов и, возможно, общим происхождением. Кроме них, имеется довольно большое число родов, которые трудно связать с той или иной из этих групп.

Первая из групп схизофорид включает три рода — *Hadeocoleus* и *Pesus* из Джайляучо и *Hadeocoleodes* из ранней юры Восточного Казахстана. Эта группа характеризуется сильным развитием передних тазиков. У рода *Pesus* они просто сильно увеличены в размерах, а у двух остальных родов вытянуты назад. Отросток переднегрудки между увеличивающимися тазиками назад сильно сужен. У рода *Hadeocoleodes* вытянутые назад тазики даже соприкасаются сзади вершины интеркоксального отростка. Из других признаков, характеризующих всю эту группу, можно назвать сильную редукцию швов на средне- и заднегрудке и сохранение примитивной формы переднеспинки с заметно вытянутыми вперед округленными на переднем конце параноталиями. Ноги, по крайней мере у двух последних родов, довольно слабые с длинными лапками, членики которых почти палочковидные. Представители этой группы были, скорее всего, детритофагами и обитали близко от уреза воды. Члены группы, как кажется, имеют общее происхождение, причем роды *Hadeocoleus* и *Hadeocoleodes* заметно ближе друг к другу, чем к третьему роду.

Вторая группа также состоит из двух раннетриасовых родов *Salebroferus* и *Triassocoleus* и одного раннеюрского (?) (*Salebrocoleus*) из местонахождения Исык-Куль. Объединяемые в эту группу роды характеризуются, по-видимому, приспособлением к более активному образу

жизни, причем большую ее часть они проводили на суше, а воду использовали как убежище. Для этой группы также характерен неширокий, заметно суженный назад интеркоксальный отросток переднегруди, но передние тазики у них маленькие, округлые или поперечные. У объединяемых в эту группу родов голова заметно увеличена, а переднеспинка, наоборот, сокращена. Форма переднеспинки поперечная, прямоугольная, параноталии, по-видимому, полностью редуцированы. Среднегрудка у триасовых родов длинная, ее швы обычно почти совершенно не видны. У лейасового *Salebrocoleus* среднегрудка заметно короче. Характерную форму имеет здесь заднегрудка, которая резко сужена перед передним концом и несет очень крупные бугорки. Все покровы членов этой группы покрыты очень крупными бугорками. Род *Salebrocoleus* отличается от триасовых родов более короткими среднегрудкой и последним стернитом брюшка, по форме задних тазиков, он, как кажется, ближе к *Triassocoleus*, а по соотношению склеритов заднегруди — к *Salebroferus*. Предположение о более активном образе жизни представителей этой группы может быть сделано на основании появления у них очень большой свободной головы, сокращения переднегруди, в первую очередь параноталий, сдвига глаз на верхнюю сторону головы.

Следующая группа состоит из двух юрских родов — *Tersusu Tersoides* из поздней (?) юры Каратау, представители последнего найдены также и в раннеюрском (?) местонахождении Иссык-Куль. Она похожа на предыдущую группу по сильно суженной перед передним концом заднегрудке, несущей в передней половине очень крупные бугорки, но сильно отличается по другим признакам. Голова здесь заметно гипогнатная, сильно спрятана под переднеспинку, передний край которой явственно вырезан. Места прикрепления антенн сдвинуты на верхнюю сторону головы, а глаза почти боковые. Среднегрудь сильно сократилась, стала очень узкой, лентовидной; эпистерны среднегруди сильно сдвинуты вперед по сравнению с ее серединой, т. е. не только голова, но и переднегрудь у них были сильно отогнуты вниз. Швы среднегрудки почти незаметные. Очень интересное изменение претерпел у них метэндоэпистернит заднегрудки, что нашло свое отражение в изменении заднегрудных швов. Поперечный шов сильно оттянут вперед вдоль продольного и прерван посередине. К сожалению, не удается понять, с каким именно изменением метэндоэпистернита связано такое изменение заднегрудных швов. Интересно строение ног. Эти жуки имели очень длинные лапки, причем особенно увеличенным был последний членик, несший большие коготки. Судя по сильно спрятанной под переднеспинку гипогнатной голове, эти жуки были малоподвижными насекомыми, прицепной характер их ног позволяет предположить, что они обитали на водной растительности (Пономаренко, 1968). Род *Tersoides* по более втянутой голове и очень сильно оттянутому вперед поперечному заднегрудному шву кажется более специализированным по сравнению с родом *Tersus*.

Для представителей последней, четвертой, группы характерно резкое уменьшение бугорчатости покровов в противоположность большинству архостемат. Довольно подвижная голова, не спрятанная под переднеспинку, длинные антенны, длинные ноги позволяют предположить, что жуки этой группы вели довольно активный образ жизни, сходный с образом жизни жуков из второй группы. В то же время по строению покровов эти группы противоположны — вторая группа имеет самые бугорчатые среди схизофорид покровы, а представители четвертой — самые гладкие.

Характерно для членов данной группы строение переднегруди. Переднегрудной интеркоксальный отросток здесь большой, не сужен, а иногда и несколько расширен перед вершиной и продолжен вперед на самой переднегрудке широким плоским килем. У одних родов (*Catabrycus*)

этот киль довольно слабый, у других (*Xyphosternum*) — очень сильно развитый, высокий, с резкими границами.

Относящиеся к этой группе раннетриасовые роды из Джайляучо образуют довольно тесную группу. Среди объединяющих их признаков есть как примитивные (вытянутые вперед и закругленные параноталии), так и специализованные (угловатые, часто поперечные передние тазики, длинные ноги и антенны). К специализованным следует, по-видимому, относить и косое положение тазиков, характерное для родов *Praesagus* и *Thnesidius*. Особенно близки друг к другу последние роды, которые отличаются между собой лишь необычно большой головой *Praesagus*. Род *Catabrycus* занимает более изолированное положение. Он отличается от них по многим признакам, например по очень большому, сильно сдвинутому средним тазикам, менее развитому переднегрудному килю, а самое главное, — по очень большому, сильно торчащим мандибулам, похожим на мандибулы некоторых жуков-моллюсков. Возможно, что это сходство вызвано сходным питанием.

Юрские роды *Xyphosternum* и *Parathnesidius* обликаются с триасовыми членами группы по особенностям строения покровов и ясному килю на переднегрудке, но не могут быть выведены из специализованных триасовых родов. Такие черты, как округлые передние тазики и более ясные швы между заднегрудкой и трохантинами, указывают на их независимое, хотя, возможно, и близкое происхождение. Интересно отметить, что эти роды по форме тела производят впечатление гораздо менее активных жуков. Короткий последний стернит брюшка, объединяющий их с родом *Praesagus*, по-видимому, возник у них независимо. Род *Parathnesidius* имел, кроме того, большие сильно сближенные на темени глаза, являясь в этом отношении наиболее специализованным родом семейства.

Кроме писанных выше, имеются четыре рода, которых не удастся связать с какой-нибудь из указанных групп. Род *Schizophorus* похож на представителей четвертой группы по косому положению задних тазиков, но имеет очень широкие проплевры. По этому признаку он несколько похож на род *Tersus* из третьей группы. В то же время он не имеет тех особенностей строения покровов, которые характеризуют каждую из этих групп.

Род *Schizophoroides* по широкому не суженному назад интеркоксальному отростку переднегруди и длинным узким проплеврам сближается с родами последней группы, но не имеет на переднегрудке киля. Заметно оттянутым вперед у одного из видов поперечным заднегрудным швом и зубчиками на заднем крае задних тазиков он напоминает роды первой группы, хотя маловероятно, чтобы эти признаки были унаследованы общего предка. Головой, сильно прикрытой переднеспинкой, он похож на роды третьей группы.

Род *Lethocoleus* также напоминает по строению переднегрудки и проплевры роды последней группы. Он имеет на переднегрудке отчетливый киль. Однако его покровы покрыты крупными бугорками, а длинная среднегрудка без отчетливых швов делает его похожим на роды второй группы. Кроме того, очень длинная для схизофорид переднеспинка, сильно прикрывающая голову, заставляет ставить его совсем особняком.

Наконец, род *Schizophorinus* может быть сближен с представителями второй группы по большой голове, прямоугольной не вырезанной спереди маленькой переднеспинкой, но имеет широкий интеркоксальный отросток и киль на переднегрудке. Узкая лентовидная среднегрудка делает его похожим на роды третьей группы, а довольно длинные, сильно вырезанные на заднем крае задние тазики — похожим на род *Schizophoroides*.

Из всего сказанного выше следует, что связи между родами семейства Schizophoridae в настоящее время неясны и его представителей

трудно организовать в отчетливые монофилетические группы, а следовательно, предложить и их внутрисемейственную классификацию. Большинство признаков родов свободно сочетается, и оказалось невозможным выделить какие-нибудь из них и построить на их основе генетическую схему семейства.

В заключение следует отметить, что в противоположность другому большому семейству архостемат — купеидам роды схизофорид имели небольшое число видов и существовали более короткое время.

#### Филогенез семейства Catiniidae

Рис. 122

В разрешении вопроса о происхождении катиниид встречаются те же трудности, что и для схизофорид. Лишь то, что катиниид известно намного меньше, несколько облегчает задачу выяснения их генетических свя-

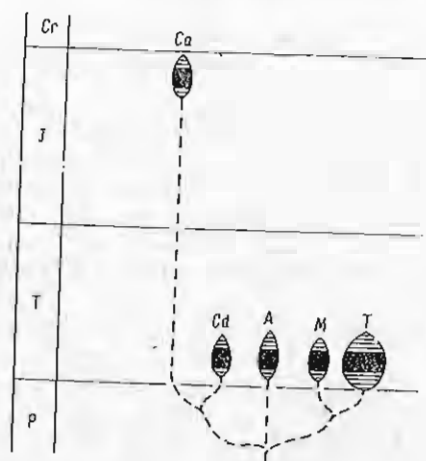


Рис. 122. Филогенетические отношения родов семейства Catiniidae

A — *Avocatinus*, Ca — *Calinius*,  
Cd — *Catinoides*, M — *Macrocatinus*,  
T — *Triassocatinus*

зей. Строение предполагаемого общего предка катиниид оказывается весьма близким к таковому схизофорид, так что даже возникает вопрос о справедливости разделения этих двух семейств. Как и во многих других случаях, таксоны оказываются не удовлетворяющими правилу континуума, если исходя из Адансова принципа считать все признаки равноценными. В то же время, если выделить совершенствование строения переднегруди как основу развития архостемат после их дивергенции по строению надкрылий, то возможность объединения катиниид и схизофорид в одно семейство далеко не кажется несомненной.

Тем не менее, как уже указывалось, общий предок катиниид отличается от такового же схизофорид только сомкнутыми и увеличенными передними тазиками. Другие признаки, объединяющие всех катиниид, такие, как значительно большие размеры гулярной пластинки по сравнению с субментумом, сильное сокращение в длину среднегруди и сглаживание ее швов, заметная редукция заднегрудных швов, могли быть приобретены катинидами уже после их дивергенции со схизофоридами, и, кроме того, многие из этих признаков встречаются и у некоторых схизофорид. Еще одним признаком, возможно, специфичным для катиниид, является сильное сближение глаз и гулярных швов.

Из всех известных в настоящее время катиниид наиболее близко к общему предку стоит род *Avocatinus* из Джайляучо. На это указывают малышпуклые глаза, заметно суженные вперед проплевры, различимый

поперечный шов на среднегрудке, более сильно выраженная бугорчатость покровов и, возможно, более вытянутая форма тела. В настоящее время трудно решить, какая форма переднегруди — прямая сзади или угловидно выступающая назад — является более примитивной, но в любом случае ее строение у *Avocatinus* оказывается довольно близким к исходному. *Avocatinus* имеет почти прямой задний край переднегруди и расположен до известной степени между катинидами с прямой и выступающей назад переднегрудкой, несколько ближе к первым. В то же время такие его признаки, как большая голова, довольно длинная заднегрудка, редукция ее поперечного шва и шва между ней и трохантингами, представляются явно специализованными.

Оба рода, характеризующиеся прямым задним краем переднегруди, *Catinoides* из Джайляучо и *Calinius* из Каратау, образуют довольно тесную группу. Кроме указанного выше признака, их объединяют такие синапоморфии, как большая голова, узкие прямоугольные проплевры, очень большие поперечные передние тазики, полностью редуцированные швы заднегруди. Между собой эти роды не образуют генетической последовательности. Более молодой *Calinius* имеет более короткий последний стернит брюшка и киль на переднегрудке, что можно считать приобретенными признаками, но в то же время швы заднегруди развиты гораздо сильнее, чем у *Catinoides*, а имеющийся на среднегрудке последний киль отсутствует.

Два рода из Джайляучо, *Macrocatinus* и *Triassocatinus*, имеющие угловидно выступающую назад переднегрудку, отстоят друг от друга заметно дальше и объединяются только описанным выше строением переднегруди, маленькой головой и очень широкой заднегрудкой. Все эти признаки, однако, вполне могут быть симплезиоморфиями. Род *Triassocatinus* имеет самые широкие в семействе проплевры и неширокие передние тазики, что можно рассматривать как примитивные признаки, но швы средне- и даже заднегруди у него почти полностью редуцированы. У *Macrocatinus* на заднегрудке хорошо заметный поперечный шов, но проплевры сильно сужены и почти не расширены назад.

#### Взаимоотношения Archostemata с другими подотрядами жуков

Как только архостематы были подвергнуты подробному изучению, выяснилось, что они должны считаться наиболее примитивными из современных жуков. К подобным выводам пришли Форбс (Forbes, 1926), изучив строение крыльев жуков, и Бевинг и Крайгхед (Böving, Craighead, 1930), изучив строение личинок. Однако генетические связи трех существовавших тогда подотрядов жуков не были обсуждены этими авторами.

Кроусон (Crowson, 1955) выделил четвертый подотряд — Мухорфага, но филогенетические связи подотрядов были рассмотрены им позднее и очень кратко (Crowson, 1960). Он пришел к выводу, что общий ствол жесткокрылых вскоре после возникновения разделился на три ветви: соответственно хищники (Adephaga), ксилофаги (Archostemata) и «сохранившие предковый образ жизни под корой и пищу — плесень» (стр. 11). Последняя ветвь, по Кроусону, состоит из двух подотрядов — Мухорфага и Полифага, из которых первый гораздо ближе к предковой форме.

Таким образом, Кроусон для всех подотрядов предполагает самостоятельное происхождение и лишь сближает Мухорфага и Полифага.

Подобные представления возникли вследствие того, что среди архостемат были известны только два семейства, оба сильно специализованные ксилофаги. Действительно, из архостемат, понимаемых в таком объеме, невозможно вывести других жуков. Совершенно иное положение

сложилось в настоящее время. Все жуки, известные из перми, и подавляющее большинство раннемезозойских оказались настолько близкими к купедидам и микромальтидам, что они вполне могут быть отнесены к одному и тому же подотряду. Среди жуков, найденных в перми, нет ни одного, который требовал бы выделения из архостемат, а немногие раннетриасовые представители *Polyphaga* и *Adephaga* тесно связаны генетически с архостематами. С другой стороны, сами архостематы оказались далеко не такими однородными, как казалось прежде. Наряду с ксилофагами среди них есть и детритофаги, а возможно, даже хищники. Многие архостематы оказались водными формами. В своем новом составе архостематы вполне могут служить предковой группой для остальных жуков и позволяют высказать предположение, что жуки, возникнув, скорее всего, в конце каменноугольного периода, в течение всей перми были представлены лишь архостематами, а остальные подотряды возникли из архостемат только в самом конце перми.

Далее возникает вопрос о более тесных связях тех или иных жуков других подотрядов с теми или иными архостематами. Этот вопрос не может быть сейчас решен окончательно, но представляется возможным высказать ряд предположений на этот счет. Основой для таких предположений может служить главным образом строение задних крыльев. Особая важность жилкования задних крыльев для выяснения родственных связей уже указывалась нами выше.

По строению крыльев архостематы распадаются на две группы — купедоидную и схизофороидную. Эти группы различаются в основном положением складки  $C+D$  (см. рис. 17, 18). У первых ее проксимальный конец много проксимальнее переднего, который дистальнее вершинного или расположен с ним на одном уровне. Иногда эта складка у них разделяется на две —  $C$  и  $D$ . У представителей второй группы передний угол складки, которая всегда цельная, расположен гораздо проксимальнее, ближе к уровню проксимального угла, чем к уровню вершинного. Изменение положения складки отражается и на жилковании. У купедоидов эта складка пересекает  $RS$ , который прерывается на этом месте, передний угол складки расположен дистальнее основания  $RS$ ; у схизофороидов складка лежит проксимальнее основания  $RS$  между ним и поперечной  $gm$ .

У *Polyphaga* складка  $C+D$ , как правило, разбита на две, причем  $C$  часто очень сильно оттянута проксимально. Основание  $RS$  у них всегда отсутствует. Поэтому можно выдвинуть предположение о более тесной связи их с купедоидными архостематами. Анализ строения остальных частей тела также, как кажется, подтверждает это предположение. Жуки семейства *Ademosynidae* очень похожи на жуков из подотряда *Polyphaga*, и это сходство, скорее всего, отражает их довольно близкое родство. В сущности граница между этими жуками, проводимая на доступном для палеонтолога материале, становится в высшей степени условной. Основным направлением при эволюции из *Archostemata* к *Polyphaga* было совершенствование строения внутренних органов, но из-за невозможности их изучения границу между этими подотрядами приходится проводить по маловажному признаку — участию или неучастию эпистерна заднегруди в замыкании впадин средних тазиков. Очень похожих друг на друга жуков из нижнетриасового местонахождения Джайляучо, у одних из которых метэпистерн доходит до средних тазиков, а у других не доходит, приходится относить к разным подотрядам, соответственно *Archostemata* и *Polyphaga*.

Адемосиниды через талдыкупедид непосредственно связываются с типичными архостематами из купедоидного ствола, а раннетриасовые жуки, отнесенные нами к *Polyphaga*, очень близки к некоторым *Hydrophilidae*, отличаясь только отсутствием специализированных антенн по-

следних. Да и сами адемосиниды, например *Petrosyne*, дают так много аналогий с водолюбями, что это сходство не может быть не основано на довольно близком родстве. Оно заставляет думать, что эти группы достаточно близки, чтобы давать гомологические ряды изменений.

Связи *Adephaga* и *Archostemata* гораздо труднее для анализа. По строению задних крыльев *Adephaga* не образуют гомогенной группы, а распадаются на две, выделенные в свое время Форбсом (Forbes, 1926). Одна из этих групп, несомненно, более близка к купедоидным, а другая — к схизофороидным. Более того, у *Adephaga*, как кажется, можно видеть выработку схизофороидного жилкования из купедоидного, если принять, что у подобных жуков основание  $RS$ , пересеченное складкой  $C+D$ , исчезло, а его роль приняла на себя поперечная между  $R$  и  $RS$ , расположенная дистальнее складки. Во всяком случае, некоторые *Adephaga*, например *Halipilidae*, имеют строение задних крыльев, очень близкое к схизофороидному. Строение надкрылий, как кажется, также указывает на более близкую связь *Adephaga* со схизофороидами. *Adephaga* имеют высокое и непостоянное число рядов точек или иных связанных с первичными ячейками структур на надкрыльях. Это заставляет вывести их из жуков с малоорганизованным жилкованием надкрылий, так же как и мезозойских схизофороидов. По общему строению и образу жизни многие из последних, как кажется, похожи на представителей *Adephaga*, и, возможно, что среди них были и хищники. Наконец, у некоторых схизофороид заднебоковые углы второго истинного стернита брюшка не отличаются по склеротизации от других стернитов, и это наводит на мысль, что задние тазики не закрывали у них истинный второй стернит полностью, как у *Polyphaga* и остальных *Archostemata*. Имеются также мезозойские жуки, похожие по строению переднегруди на катинид, у которых второй стернит почти совершенно не покрыт задними тазиками, и, следовательно, по строению брюшка они должны быть отнесены к подотряду *Adephaga*.

По-видимому, в настоящее время наиболее правильно считать, что схизофороидные *Archostemata* и *Adephaga* имели общих пермских предков, жилкование задних крыльев которых было переходным между купедоидным и схизофороидным, последний тип строения задних крыльев возникает у них параллельно. Подобное параллельное возникновение можно предполагать и для сходного выступа-зацепки, которые имеются на нижней стороне надкрылий схизофороидов и некоторых *Adephaga* (например, *Hygrobia*).

Четыре семейства, *Lepiceridae*, *Calyptomeridae*, *Sphaeriidae* и *Hydroscaphidiidae*, впервые были объединены Форбсом (Forbes, 1926) и выделены Кроусоном (Crawson, 1955) в самостоятельный подотряд Мухорфага. По строению задних крыльев они не имеют ничего общего с *Polyphaga*, с которыми сближал их Кроусон. Это сближение делалось им на основании образа жизни и слитых в тарзункулюс лапки и претарза у личинки *Hydroscapha*, что не может служить достаточным основанием для него. Водный образ жизни Мухорфага сближает их и с схизофороидными архостематами, а лапки с неполным числом члеников имеют также личинки многих *Adephaga* и некоторых *Archostemata* (Böving and Craighead, 1930, стр. 9).

Задние крылья Мухорфага сильно редуцированы, но они ясно похожи на крылья схизофороидных *Archostemata* или, как было отмечено еще Форбсом при первом выделении этой группы, некоторых *Hydroadephaga*. В настоящее время трудно окончательно решить вопрос о том, представляют ли эти четыре семейства самостоятельный подотряд или они должны быть сближены с одной из указанных выше групп, но они, несомненно, гораздо ближе к ним, чем к *Polyphaga*. Дополнительным доказательством в пользу этого предположения может служить со-

хранение у некоторых Мухорhага проплевральных швов и присутствие выступа-зацепки на надкрыльях. Решение вопроса требует специального изучения этих редких и очень мелких жуков и в первую очередь изучения их личинок, которые для большинства из них описаны недостаточно или вообще неизвестны.

В заключение можно еще раз подчеркнуть, что высказанные выше соображения о родственных связях архостемат с остальными жуками сугубо предварительные. Окончательное решение этого вопроса требует проведения очень широких исследований, посвященных в значительной степени не архостематам. Подобные исследования далеко выходят за рамки данной работы, главная цель которой — дать описание архостемат, в первую очередь — вымерших.

## ВЫВОДЫ

1. Изучение примерно 10 тыс. остатков вымерших архостемат показало, что в прежние геологические эпохи жуки этого подотряда имели гораздо более широкое распространение, чем ныне. Всего к настоящему времени известно 11 семейств, 83 рода и 201 вид архостемат, из которых лишь 2 семейства с 7 родами и 24 видами современные.

2. Наиболее древние остатки вымерших жуков найдены на территории Чехословакии в отложениях, относящихся к середине ранней перми. В течение всей ранней перми среди остатков жуков представлено только семейство *Tshekardocoleidae*. Остатки чекардоколеид найдены до настоящего времени лишь в Европе — в Чехословакии и на Урале.

3. На границе ранней и поздней перми происходит первая значительная радиация архостемат, и в самом начале поздней перми вымерших чекардоколеид сменяют три происшедших от них семейства: *Permocupedidae*, *Asiocolidae* и *Rhombocolidae*. Монотипическое семейство *Asiocolidae* известно только из самого начала поздней перми, остальные два семейства были широко распространены в Евразии и дожили до конца перми. Во второй половине поздней перми от пермокупедид происходит семейство *Taldycupedidae*, а от последних к концу перми — семейство *Ademosynidae*. Семейства *Tricoleidae*, *Schizopporidae* и *Catiniidae* должны были существовать уже к середине поздней перми, но их остатки известны только из мезозоя. В конце перми представители жесткокрылых появляются в Австралии. Таким образом, в течение пермского времени жесткокрылые развивались почти исключительно на территории Евразии и все точно определенные их представители относятся к подотряду *Archostemata*.

4. В начале мезозоя архостематы составляли еще большинство жесткокрылых, но наряду с ними появляются и представители подотрядов *Polyphaga* и *Adephaga*, правда, весьма похожие на архостемат. Почти все раннетриасовые архостематы относятся к семействам *Cupedidae* и *Schizopporidae*. Гораздо менее многочисленны представители семейств *Tricoleidae* и *Catiniidae*. *Cupedidae* — это наиболее древнее семейство архостемат, да и жуков вообще, дожившее до настоящего времени.

5. Архостематы, по крайней мере в районах, прилегающих к Тетису, сохраняют свое господствующее положение среди жуков вплоть до ранней юры, когда среди купедид появляются первые представители доживших доныне родов. Идущее в это же время формирование многочисленных семейств внутри двух других подотрядов приводит к тому, что к концу юры доля архостемат среди всех жуков уменьшается до  $\frac{1}{10}$ . В меловое время в связи с общим изменением картины жизни на Земле архостематы были, по-видимому, вытеснены другими жуками. Сейчас они представлены крайне немногочисленными реликтовыми формами, относящимися к двум семействам, из которых одно (*Cupedidae*) было широко распространено в мезозое, а второе (*Micromalthidae*) известно лишь по одному современному роду.

6. Изучение исторического развития архостемат позволило наблюдать ряд морфогенезов, проходящих в значительной степени параллельно в разных группах архостемат. У древнейших пермских архостемат можно видеть окончание процесса превращения переднего крыла в покровное надкрылье. К сожалению, наиболее ранние этапы этого процесса, такие, как приобретение надкрыльем его характерной формы, остаются нам неизвестными. Можно проследить лишь выработку архостематами механически совершенного решетчатого, а затем и гладкого сверху надкрылья, у которого ячейки полностью вытеснены жилками, образующими всю верхнюю поверхность. Водные архостематы приобрели на нижней поверхности надкрылья зацепку, удерживающую надкрылья от поднимания воздухом субэлитральной полости при нахождении жука под водой. Другими крупнейшими морфогенезами в эволюции архостемат было приобретение совершенных грызущих мандибул с вывернутыми вершинами, адаптивные преобразования рельефов головы, сближение и выход на задний край переднегруди передних тазиков, совершенствование прочности соединения стернитов брюшка и сильное упрощение мужских гениталий.

7. Древнейшие раннепермские чекардоколеиды были, по-видимому, предками остальных архостемат и тем самым всех жуков вообще. От чекардоколеид произошли по крайней мере три группы архостемат. Основанием первой являются пермокупедиды, продолжившие характерный для чекардоколеид процесс совершенствования механики жилкования надкрылий путем уменьшения числа жилок, изменения их направления параллельно продольной оси надкрылья. Пермокупедиды были предками, с одной стороны, купедид, с другой — талдыкупедид и адемосинид. Для первых характерно совершенствование строения головы, груди и брюшка при сохранении характера строения надкрылий, свойственного пермокупедидам. Во второй ветви наряду с указанными выше процессами произошла сначала утрата различий между основными и промежуточными жилками надкрылий, а затем и полное вытеснение жилками ячеек с образованием гладкого надкрылья, несущего лишь точечные борозды.

8. Азиоколеиды, триколеиды и ромбоколеиды объединяются по крайней мере происхождением от чекардоколеид со сходным строением надкрылий, а возможно, и представляют собой монофилетическую группу. В первых двух семействах можно видеть организацию и олигомеризацию жилкования надкрылий, а в последнем — процесс выработки надкрылья с точечными бороздами. Из этих семейств лишь для последнего известна единственная находка остатков достаточно полно сохранившегося тела жука. Современное семейство микромальтид связано, по-видимому, теснее всего с архостематами этой группы.

9. Последнюю группу составляют семейства Schizophoridae и Catiniidae, происшедшие от чекардоколеид. Полные остатки их представителей известны только из мезозоя, но они, несомненно, существовали в конце перми. По-видимому, в связи с наиболее ранним среди жуков переходом к жизни в воде гладкое надкрылье этих архостемат сохранило следы примитивного малоорганизованного жилкования чекардоколеид.

10. Родственные связи внутри чекардоколеид выяснены еще мало. Различные признаки распространены среди их родов крайне мозаично, и роды не удается разбить на монофилетические группы.

11. Эволюция родов внутри пермокупедид в значительной степени заключалась в олигомеризации жилкования и организации расположения жилок параллельно продольной оси надкрылья.

12. Основой эволюции купедид было совершенствование строения груди, прежде всего переднегруди. По этому признаку купедиды распадаются на три группы, из которых две являются независимым потомком

третьей. Во всех трех группах независимо шло совершенствование строения головной капсулы, мандибул, надкрылий и брюшка.

13. Немногочисленные роды талдыкупедид образуют довольно правильную последовательность по степени олигомеризации и организации жилкования надкрылий.

14. Основой дивергенции адемосинид были развитие у них орто- и опистогнатизма, а также совершенствование строения средне- и заднегруди.

15. Роды семейства Tricoleidae отличаются степенью организации жилкования.

16. У ромбоколеид можно отчетливо наблюдать превращение ячеистого надкрылья в гладкое сверху, причем у наиболее высокоорганизованных из них утрачены все следы жилкования на верхней поверхности надкрылья.

17. Выяснение филогенетических отношений родов семейства Schizophoridae затрудняется отсутствием хорошо сохранившихся пермских представителей. В связи с этим среди схизофорид можно выделить лишь группы более сходных родов. Для первой группы характерно увеличение передних тазиков, вторая группа имела заметно увеличенную голову, сокращенные параноталии и, возможно, более активный образ жизни. Третья группа отличается резким сокращением среднегруди, развитием опистогнатизма и прицепных ног, подобных ногам дриопид. В четвертой группе сильно редуцируется бугорчатость покровов, увеличивается голова, переднегрудь приобретает резкий киль. Кроме представителей этих групп, имеются роды, совмещающие признаки разных групп, и их поэтому нельзя достаточно обоснованно отнести ни к одной.

18. Изучение многочисленных и разнообразных вымерших архостемат показывает, что они вполне могли быть предками всех других подотрядов жуков. Жуки подотряда Polyphaga обнаруживают более тесную связь с купедоидными архостематами, в частности с Ademosynidae, с которыми их сближает строение тела и надкрылий. На примере раннетриасовых жуков можно видеть многочисленные формы, образующие плавный переход от адемосинид к примитивным Polyphaga. По строению крыльев Polyphaga также ближе к купедоидным архостематам.

19. Жуки подотряда Adephaga теснее связаны с схизофоридными архостематами. И те и другие имеют надкрылья с большим и непостоянным числом точечных борозд или рядов колумелл, общие тенденции в эволюции нижней стороны груди. По строению крыльев Adephaga разбиваются на две группы, из которых первая, Geadephaga, — ближе к купедоидным, а вторая, Hydradephaga, — к схизофоридным архостематам. Это наводит на мысль, что известные схизофоридные архостематы и Adephaga имели непосредственных общих предков, что и определило сходство основных путей их эволюции. В этом случае выработка схизофороидного жилкования из купедоидного у архостемат шла параллельно с выработкой типа жилкования Hydradephaga из жилкования Geadephaga. Интересно, что в том и другом случае сходное жилкование выработано водными жуками.

20. Объединенные Форбсом и выделенные Кроусоном в особый подотряд Muxophaga семейства Sphaeriidae, Hydroscaaphidiidae, Calyptomeridae и Lepiceridae не могут быть сближены с Polyphaga, как делал Кроусон, или с близкими к ним архостематами. Они несравненно ближе к Hydradephaga, как указывал Форбс, или к схизофороидным архостематам.

- Воронцов В. В. 1961. Стратиграфия нижнемезозойских отложений Кендерлыкской мульды.— В сб. «История нижнемезозойского угленакпления в Казахстане». Труды Лаборатории геол. угля, 12, 188—198.
- Геккер Р. Ф. 1948. Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста.— Труды Палеонтол. ин-та, 15, вып. 1, 7—85.
- Горелова С. Г. 1962. Новые данные по флостратиграфии верхнепермских отложений Кузнецкого бассейна.— В сб. «Материалы к флостратиграфии верхнепермских отложений Саяно-Алтайской горной области». Труды ВСЕГЕИ, новая серия, 79, 27—30.
- Залесский Ю. М. 1947. О двух новых пермских жуках.— Докл. АН СССР, 56, № 6, 857—860.
- Заспелова В. С., Ковальчук Г. М. 1961. Палеонтологическая характеристика нижнемезозойских отложений Кендерлыкской мульды.— В сб. «История нижнемезозойского угленакпления в Казахстане». Труды Лаборатории геол. угля, 12, 207—231.
- Капелька В. И., Новожилов Н. И. 1962. Подкласс Branchiopoda.— В сб. «Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области». Труды СНИИГИМС, вып. 21, 379—389.
- Колесников Ч. М. 1964. Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока». М., изд-во «Наука», 5—138.
- Кузичкина Ю. М., Релман Е. А., Сикстель Т. А. 1958. Схема стратиграфии юрских отложений Средней Азии. Тезисы докладов к совещанию по унификации стратиграфических схем Средней Азии. М., Госгеолтехиздат, 112—121.
- Лихарев Б. К., Миклухо-Маклай А. Д. 1964. Стратиграфия пермской системы.— Международный геол. конгресс. XXII сессия. Докл. сов. геологов. М., изд-во «Недра», 12—24.
- Мартинсон Г. Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии.— Труды Байкальской лимнолог. станции АН СССР, 19, 1—333.
- Мартынов А. В. 1926. К познанию ископаемых насекомых юрских сланцев Туркестана. 5. О некоторых формах жуков.— Ежегодник Русск. палеонтол. об-ва, 5, ч. I, 1—38.
- Мартынов А. В. 1933. Пермские ископаемые насекомые Архангельского края, ч. II. Сетчатокрылые, вислоккрылые и жуки (с приложением описания двух новых жуков из Тихих Гор).— Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 1, 63—96.
- Мартынов А. В. 1936. О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6, 1251—1264.
- Мартынов А. В. 1937а. Лейасовые насекомые Шураба и Кызыл-Кин.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 7, вып. 1, 1—232.
- Мартынов А. В. 1937б. Пермские ископаемые насекомые из Каргалы и их отношения.— Труды Палеонтол. ин-та, АН СССР, 7, вып. 2, 3—91.
- Мартынова О. М. 1961. Современные и вымершие верблюдки (Insecta, Raphidioptera).— Палеонтол. ж., № 3, 73—83.
- Новожилов Н. И. 1956. Двустворчатые листоногие ракообразные. I. Леайнды.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 59, 1—128.
- Новожилов Н. И. 1959. (Novojilov). Position systématique des Kazacharthra (Arthropodes) d'après de nouveaux matériaux des monts Ketmen et Sajkan (Kazakhstan SE et NE).— Bull. Soc. Geol. France, sér. 7, 1, 265—269.
- Панфилов Д. В. 1968. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау.— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 7—22.
- Пономаренко А. Г. 1961. О систематическом положении *Coptoclava longipoda* Ping.— Палеонтол. ж., № 3, 67—72.
- Пономаренко А. Г. 1963а. Палеозойские жуки Cupedidae европейской части СССР.— Палеонтол. ж., № 1, 70—85.
- Пономаренко А. Г. 1963б. Раннеюрские жуки-плавунцы с р. Ангара.— Палеонтол. ж., № 4, 128—131.
- Пономаренко А. Г. 1964. Новые жуки семейства Cupedidae из юрских отложений Каратау.— Палеонтол. ж., № 2, 49—62.
- Пономаренко А. Г. 1966а. Новые жуки семейства Cupedidae (Coleoptera) из мезозойских отложений Забайкалья.— Энтномол. обзор., 45, № 1, 138—143.
- Пономаренко А. Г. 1966б. Жуки семейства Cupedidae из нижнего триаса Средней Азии.— Палеонтол. ж., № 4, 47—68.
- Пономаренко А. Г. 1968а. Предварительный обзор юрских жуков Каратау.— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 114—117.
- Пономаренко А. Г. 1968б. Жуки-архостематы юры Каратау (Coleoptera, Archostemata).— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 118—138.
- Радченко Т. П. 1962. Сопоставление позднепермской флоры Кузнецкого бассейна с одновозрастными флорами других районов Тунгусской флитогеографической области.— В сб. «Материалы к флостратиграфии верхнепермских отложений Саяно-Алтайской горной области». Труды ВСЕГЕИ, г. с., 7, 31—37.
- Расницын А. П. 1968. Новые мезозойские пилильщики (Hymenoptera, Symphyta).— В сб. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 190—236.
- Рихтер А. А. 1935. О жилковании надкрылий жуков.— Русск. энтномол. обзор., 26, 25—28.
- Родендорф Б. Б. 1944. Новое семейство жуков из перми Урала.— Докл. АН СССР, 44, № 6, 277—279.
- Родендорф Б. Б. 1956. Палеозойские насекомые Южной Сибири.— Энтномол. обзор., 35, вып. 114—119.
- Родендорф Б. Б. 1958. (Rohdendorf B. B.). Les insectes paléozoïques du Sud de la Sibirie.— Proc. X Intern. Congr. entomol. (1956), 1, 853—859.
- Родендорф Б. Б. 1961а. Отряд Coleoptera. Жесткокрылые, или жуки.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 85, 393—469.
- Родендорф Б. Б. 1961б. Древнейшие инфраотряды двукрылых из триаса Средней Азии.— Палеонтол. ж., № 3, 90—100.
- Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 100, 1—310.
- Родендорф Б. Б. 1966. Направления филогенетического развития крылатых насекомых. Научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения академика А. Н. Северцова. Тезисы докладов. М., изд-во «Наука», 10—13.
- Сикстель Т. А. 1962. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Фергане.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов». Книга I. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР, 284—414.
- Сикстель Т. А. 1965. Высшие растения триаса Советской Азии. Тезисы докладов к Межведомственному совещанию по континентальным отложениям Азии. Л., 19—20.
- Синицын В. М. 1962. Палеогеография Азии. М., Изд-во АН СССР.
- Чернова О. А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeropsis* Eichw. (Insecta, Ephemeroptera).— Энтномол. обзор., 40, № 4, 358—369.
- Шаров А. Г. 1966. О положении отрядов Glosselytrodea и Caloneurodea в системе насекомых.— Палеонтол. ж., № 3, 84—93.
- Яблоков-Хизорян С. М. 1960. Новые жесткокрылые из балтийского янтаря.— Палеонтол. ж., № 3, 90—101.
- Яковлев В. Н. 1965. Систематика семейства Lycoperidae.— Палеонтол. ж., № 2, 80—92.
- Abdullach M. 1964. New heteromorous beetles (Coleoptera) from the Baltic Amber of Eastern Prussia and gum copal of Zanzibar.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 117, Pt 13, 329—346.
- Abdullach M. 1965. New Anthicidae and Pyrochroidae (Coleoptera) from the Baltic Amber (Oligocene).— Entomology, 98, N 1221, 38—42.
- Alluaud Ch. 1900. Cupedidae. In: «Histoire Naturelle de Madagascar. Coleoptera», I.

- Atkins M. D. 1957. An interesting attractant for *Priacma serrata* (Lec.) (Cupesidae: Coleoptera).—*Canad. Entomologist*, 89, 214—219.
- Atkins M. D. 1958a. Observations in flight, wing movement and wing structure of male *Priacma serrata* (Lec.) (Col., Cup.).—*Canad. Entomologist*, 90, N 6, 339—347.
- Atkins M. D. 1958b. On the phylogeny and biogeography of the family Cupedidae (Col.).—*Canad. Entomologist*, 90, N 9, 532—537.
- Atkins M. D. 1963. The Cupedidae of the World.—*Canad. Entomologist*, 95, 140—162.
- Barber G. W., Ellis W. O. 1920. Cupedidae of North America.—*J. N. Y. Entomol. Soc.*, 28, 197—208.
- Barber H. S. 1913. Observation on the life history of *Micromalthus debilis* Lec.—*Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 15, 31—38.
- Bode A. 1953. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias.—*Palaeontographica*, 103A, Lief 1—4; 1—375.
- Böving A. G., Graighead F. 1930—1931. An illustrated synopsis of the order Coleoptera.—*Entomol. Amer.*, 11, N 1—4, 1—351.
- Brauer F., Redtenbacher J., Ganglbauer L. 1889. Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens.—*Mem. Acad. Imp. Sci. St. Pbg.*, ser. 7, 36, N 15, 1—22.
- Brimley R. 1938. Insects of North Carolina. Raleigh, 1—560.
- Brodie P. B. 1845. A history of fossil insects in the Secondary Rocks of England. London, 1—130.
- Caillol H. 1913. Sur le développement anormal d'une espèce de coléoptère.—*Bull. Soc. Linnée Marseilles*, 2, 76—86.
- Crowson R. A. 1955. The natural classification of the families Coleoptera. London, Lloyd, 1—187.
- Crowson R. A. 1960. The phylogeny of Coleoptera.—*Annual Rev. Entomol.*, 5, 111—134.
- Crowson R. A. 1962. Observation on the beetles family Cupedidae, with descriptions of two new fossil form and a key to the recent genera.—*Ann. and Mag. Natur. Hist.*, ser. 13, 5, N 51, 147—157.
- Deichmüller L. V. 1885. Die Insekten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum.—*Mitt. Kgl. Mineral-geol. und prähist. Mus. Dresden*, 7, 1—84.
- Dunstan B. 1924. Mesozoic insects of Queensland. Pt 1. Introduction and Coleoptera.—*Geol. Surv. Publ.*, N 273, 1—74.
- Du Porte E. M. 1962. Origin of gula insects.—*Canad. J. Zool.*, 40, N 3, 381—384.
- Edwards J. G. 1951. Cupesid beetles attracted to soap in Montana.—*Coleopt. Bull.*, 5, 42—43.
- Edwards J. G. 1953a. Peculiar clasping mechanism of males of *Priacma serrata* (Lec.).—*Coleopt. Bull.*, 7, 17—20.
- Edwards J. G. 1953b. The morphology of the male terminalia of beetles belonging to the genus *Priacma* (Cupesidae).—*Bull. Inst. Roy. sci. natur.*, Belg., 29, 1—2.
- Emden van F. 1932. Über die Adephagen-Verwandtschaft von *Micromalthus*.—*Zool. Anz.*, 98, 255—258.
- Fabricius J. Ch. 1801. *Systema Eleutheratorum*, II, p. 1—606.
- Faimaire M. L. 1884. Note sur les Coléoptères recueillis par M. March Raffray à Madagascar.—*Ann. Soc. entomol. France*, ser. 6, 4, 225—242.
- Faimaire M. L. 1895. Un coléoptère nouveau de Madagascar.—*Ann. Soc. entomol. France*, N 64, CLXXI.
- Ferris G. F. 1940. The myth of the thoracic sternites of insects—*Microentomology*, 5, 87—90.
- Forbes W. T. M. 1922. The wing venations of the Coleoptera.—*Ann. Entomol. Soc. America*, 15, 328—352.
- Forbes W. T. M. 1926. The wing folding patterns of Coleoptera.—*J. N. Y. Entomol. Soc.*, 34, 42—68, 91—139.
- Fukuda A. 1941. Some ecological studies on *Cupes clathrata* Sols.—*Trans. Natur. Hist. Soc. Formosa*, 31, 394—399.
- Geinitz F. F. 1894. Die Käferreste des Dobbertiner Lias.—*Arch. Vereins Freunde Naturwiss. Mecklenburg*, 48, 91—98.
- Germar E. F. 1839. Die versteinerten Insekten Solénhofens.—*Nova Acta Leopold Carolina Ac.*, 19, 187—222.
- Gestro R. 1910. Cupedidae.—In: *Junk. Coleopt. Cat.* 4(5): 1—3.
- Giebel C. C. 1856. Die Insekten und Spinnen der Vorwelt.—*Fauna der Vorwelt*, 2: 1—511.
- Handlirsch A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, S. 1—1433.
- Handlirsch A. 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken und phylogenetische, palaeogeographische und allgemein-biologische Probleme. II.—*Ann. naturhist. Mus. Wien*, 49, 1—240.
- Heer O. 1865. *Urwelt der Schweiz*. Zürich, S. 1—622.
- Heller K. M. 1913. Ein neue Cupedide.—*Wien. entomol. Z.*, 32, 234.
- Hubbard H. C. 1878. Description of the larva of *Micromalthus debilis* Lec.—*Proc. Amer. Philos. Soc.*, 17, 666—668.
- Klapperich J. 1950. Eine neue Art der Cupesidae (Col.) aus Asien.—*Bonn. Zool. Beitr.*, 1, H. 1, 83—85.
- Kolbe H. J. 1886. Beiträge zur Kenntnis der Coleoptera-Fauna Koreas.—*Arch. Naturgesch.*, 52, 123—142.
- Kolbe H. I. 1897. Afrikanische Coleoptera des Königlichen Museums für Naturkunde zu Berlin.—*Entomol. Nachr.*, 23, 348—355.
- Kolbe H. J. 1898. Eine neue Gattung der Cupesiden.—*Entomol. Nachr.*, 24, 179—180.
- Kolbe H. J. 1908. Mein System der Coleopteren.—*Z. wiss. Insektbiol.*, 116—400.
- Krüger E. 1898. Über die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer.—*Biol. Z.*, 779—782.
- Kukalová J. 1965. Permian *Portelytroptera*, *Coleoptera* and *Protothoptera* (Insecta) of Moravia.—*Sbor. geol. ved., paleontol., rada P.*, 6, 91—98.
- Kukalová J. 1969. Fossil Coleoptera of Moravia.—*Sbor. geol. ved., paleontol. rada*, 11, 139—162.
- Lacordaire M. Th. 1857. *Cupesides, Histoire Naturelle Genera Coleoptera*, v. 4: 505—507.
- Lampel G. 1962. Formen und Steuermechanismen des Generationswechsels bei Insekten.—*Zool. Anz.*, 168, 1—26.
- Lea A. M. 1902. Description of new species of Australian Coleoptera.—*Arch. Naturgesch.*, 67, 89—150.
- Leconte J. L. 1861. Classification of the Coleoptera of North America. Pt I.—*Smithsonian Misc. Collect.*, 1—XXIV, 1—214.
- Leconte J. L. 1874. On the Cupesidae of America.—*Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 5, 87—88.
- Leconte J. L. 1878. Coleoptera of Michigan.—*Proc. Amer. Philos. Soc.*, 17, 1—666.
- Linck O. 1949. Fossile Bohrgänge an einem Keuperholz.—*Neues Jahrb. Mineral., Geol. Paläontol.*, 4—6, 180—185.
- MacLeay W. 1871. Notes on a collection of insects from Gayndah.—*Trans. Entomol. Soc. N. S. Walls*, 2, 169.
- Meunier F. 1895. Note sur les carabiques des schistes de Schernfeld.—*Bull. Soc. zool. France*, 20, 206.
- Monros F., Monros M. 1952. Los especíes Argentinas de Cupedidae (Col.).—*Ann. Soc. Cient. Argentina*, 154, 19—41.
- Motshoulsky V. 1956. *Etudes entomologiques*, V, p. 27.
- Neboiss A. 1959. On the family Cupedidae.—*Proc. Roy. Soc. Victoria*, 72, 12—20.
- Newman E. 1839. Supplementary note to the synonymy of *Passandra*.—*Ann. Natur. Hist.*, 3, 303—304.
- Oppenheim P. 1888. Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern.—*Palaeontographica*, 34, 215—247.
- Papp Ch. S. 1961. *Cupes boycei* collected from *Platanus racemosa* Nutt. in California with a key to Nearctic species.—*Entomol. Ber.*, 21, N 11, 210—214.
- Paterson N. 1938. Note on the external morphology of South African specimens of *Micromalthus* (Col.).—*Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 87, Pt 12, 287—290.
- Peyerimhoff P. 1902. Note sur la position systématique des Cupedidae.—*Bull. Soc. entomol. France*, 206.
- Peyerimhoff P. 1909. Le Cupes de l'ambre de la Baltique.—*Bull. Soc. entomol. France*, 57—60.
- Pringle J. A. 1938. A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* LeC. (Col.).—*Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 87, Pt 12, 271—286.
- Rosen J. G. 1963. Two pupae of the primitive suborder Archostemata (Coleoptera).—*Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 65, N 4, 307—310.
- Scott A. C. 1936. Haploidy and aberrant spermatogenesis in a Coleopteran, *Micromalthus debilis* Le Conte.—*J. Morphol. Physiol.*, 59, 485—515.
- Scott A. C. 1938. Paedogenesis in the Coleoptera.—*Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, 33, 633—653.

- Sdzuy K. 1962. Über das Entzerren von Fossilien (mit Beispielen aus der unterkambri-  
schen Saukianda-Fauna).—Paläontol. Z., 36, N 3—4, 275—284.
- Sharp D., Muir F. 1912. The male genital tube in Coleoptera.—Trans. Entomol. Soc.  
London, 60, 477—642.
- Snyder T. E. 1913. A record of the rearing of Cupes concolor Westw.—Proc. Entomol.  
Soc. Wash., 15, 30—31.
- Solier A. J. J. 1849. Cupes latreillei sp. n. In: Gay. Historia de Chile, v. 4: 466.
- Solsky S. H. 1871. Coleoptères de la Sibérie orientale.—Horae Soc. entomol. Ross.,  
7: 337—406.
- Tamanuki K. 1928. A taxonomic study of the Cupedidae in Japan.—Zool. Monthly  
Mag. Tokyo, 40, 242—254.
- Tanner V. M. 1927. A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera.—Trans.  
Amer. Entomol. Soc., 53, 3—50.
- Tillyard R. J. 1924. Upper Permian Coleoptera and a new order from the Belmont  
beds, New South Wales.—Proc. Linnean Soc., N. S. Wales, 49, 429—435.
- Tillyard R. J. 1926. The insects of Australia and New Zealand. Sydney, Angus and  
Robertson, p. I—XI, 1—560.
- Thompson D'Arby. 1942. On growth and form. N. Y., Macmillan, p. 1—1116.
- Walker M. V. 1938. Evidence of Triassic insects in the Petrified Forest National Mo-  
nument, Arizona.—Proc. U. S. Nat. Mus., 85, 137—141.
- Waterhouse C. O. 1901. Two new genera of Coleoptera belonging to the Cupesidae  
and Prionidae.—Anna. and Mag. Natur. Hist., 7, p. 520—521.
- Weber H. 1933. Lehrbuch der Entomologie. Jena, S. 1—726.
- Westwood G. O. 1854. Contribution to fossil entomology.—Quart. J. Geol. Soc. Lon-  
don, 10: 378—396.
- Westwood J. O. Insectorum Arachnoidumque novorum Decades duo.—Zool. J., 5,  
440—453.
- Williams J. W. 1938. The comparative morphology of the mouthparts of Coleoptera.—  
J. N. Y. Entomol. Soc., 46, 65—85.
- Zeuner F. E. 1933. Die Stammgeschichte der Käfer.—Paläontol. Z., 15, 280—441.
- Zeuner F. E. 1961. A Triassic insect fauna from the Molteno Beds of South Africa.—  
Verhandl. VI Internat. Kongr. Entomol. Wien 1960, 1, 304—306.
- Zeuner F. E. 1961. Fossil insects from the Lower of Chermouth.—Bull. Brit. Mus.  
(Natur. Hist.), Geology, 7, N 5, 153—171.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I  
Семейство Tshekardocoleidae

- Фиг. 1, 2. *Moravocoleus permianus* Kukalová (стр. 52).  
1 — голотип, 2 — паратип (×10); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 3. *Boskocoleus blandus* Kukalová (стр. 50).  
Голотип (×8); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 4. *Umoricoles perplex* Kukalová (стр. 53).  
Голотип (×10); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 5. *Prosperocoleus properus* Kukalová (стр. 53).  
Голотип (×13) Чехословакия, Сбора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 6. *Avocoleus negligens* Kukalová (стр. 52).  
Голотип (×16); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 7. *Sylvacoleodes admirandus* sp. nov. (стр. 56).  
Голотип, ГИН № 1700/3204 (×8); Средний Урал, Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус

Таблица II  
Семейство Tshekardocoleidae

- Фиг. 1. *Eocoleus scaber* Kukalová (стр. 50).  
Голотип (×9); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 2. *Votocoleus submissus* Kukalová (стр. 51).  
Голотип (×6,6); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 3. *Avocoleus fractus* Kukalová (стр. 52).  
Голотип (×14); Чехословакия, Обора; нижняя пермь, верхний отен
- Фиг. 4. *Sylvacoleus richteri* Ponomarenko (стр. 56).  
Голотип, ПИН № 1700/1660 (×11); Средний Урал, Чекарда, нижняя пермь, кунгурский ярус
- Фиг. 5. *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko (стр. 56).  
Голотип, ПИН № 1700/1662; а — образец под слоем спирта (×13), б — сухой образец (×7,2);  
Средний Урал, Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус
- Фиг. 6. *Tshekardocoleus magnus* Rohdendorf (стр. 54).  
Голотип, ПИН № 168/28 (×4); Средний Урал, Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус
- Фиг. 7. *Tshekardocoleus minor* Ponomarenko (стр. 54).  
Голотип, ПИН № 1700/3205 (×7,5); Средний Урал, Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус

Таблица III  
Семейства Permocupedidae и Taldycupedidae

- Фиг. 1. *Gen? reichardti* Rohdendorf (стр. 69).  
Голотип, ПИН № 1197/391 (×12); Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая  
свита
- Фиг. 2. *Cytocupoides elongatus* sp. nov. (стр. 59).  
Голотип, ПИН № 966/73 (×13); Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая  
свита

- Фиг. 3. *Kaltanicupes acutus* Ponomarenko (стр. 62).  
Голотип, ПИН № 1366/377; (X11); Кировская обл., Китяк; верхняя? пермь, казанский ярус
- Фиг. 4. *Kaltanicupes kargalensis* Ponomarenko (стр. 61).  
Голотип, ПИН № 192/322 (X10); Южное Предуралье, Каргала; верхняя пермь, казанский ярус
- Фиг. 5. *Ichthyocupes kuznetskiensis* sp. nov. (стр. 63).  
Голотип, ПИН № 966/5 (X13); Кузнецкий бассейн, Старокузнецк; верхняя? пермь, кузнецкая свита
- Фиг. 6. *Ichthyocupes skoki* (Rohdendorf) (стр. 63).  
Голотип, ПИН № 673/386 (X11); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 7. *Eocupes conf. cellulosus* sp. nov. (стр. 67).  
ПИН № 2494/3 (X13); Восточный Казахстан, Караунгур; верхняя пермь, майчатская свита
- Фиг. 8, 9. *Tecticipes heckeri* Rohdendorf (стр. 123).  
8 — ПИН № 676/370 (X16), 9 — ПИН № 676/392 (X10); Кузнецкий бассейн, Сурнекова I; верхняя пермь, ильинская свита
- Фиг. 10. *Taldycupes moltshanovi* Rohdendorf (стр. 121).  
Голотип, ПИН № 673/364 (X12); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 11. *Taldycupes reticulatus* sp. nov. (стр. 122).  
Голотип, ПИН № 2452/2 (X13); Восточный Казахстан, Караунгур; верхняя пермь, майчатская свита
- Фиг. 12. *Taldycupes vasyuchitshevi* (Rohdendorf) (стр. 121).  
Голотип, ПИН № 673/359 (X12); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита

#### Таблица IV

##### Семейство Cupedidae, подсемейство Triadocupedinae

- Фиг. 1. *Platycupes dolichocerus* Ponomarenko (стр. 73).  
ПИН № 2555/1654, (X7,5)
- Фиг. 2. *Platycupes pusilus* Ponomarenko (стр. 73).  
Голотип, ПИН № 2069/1099 (X13)
- Фиг. 3. *Triadocupes ferghanensis* Ponomarenko (стр. 76).  
Голотип, ПИН № 2069/1098 (X7,5)
- Фиг. 4. *Triadocupes ellipticus* Ponomarenko (стр. 76).  
ПИН № 2240/60 (X11)
- Фиг. 5. *Pterocupes leptocerus* Ponomarenko (стр. 76).  
ПИН № 2240/41 (X8,7)
- Фиг. 6. *Cupesia serricornia* sp. nov. (стр. 78).  
Голотип, ПИН № 2240/85 (X8,3)
- Фиг. 7. *Cupesia sepulta* sp. nov. (стр. 78).  
Голотип, ПИН № 2555/1682 (X7,5)
- Фиг. 8. *Asimma rara* Ponomarenko (стр. 79).  
Голотип, ПИН № 2070/868 (X10)  
Все образцы происходят из одного местонахождения: Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас

#### Таблица V

##### Семейство Cupedidae, подсемейство Ommatinae

- Фиг. 1. *Lithocupes gigas* sp. nov. (стр. 84).  
Голотип, ПИН № 2555/1668: а — прямой отпечаток (X4), б — обратный отпечаток (X3)
- Фиг. 2. *Lithocupes punctatus* sp. nov. (стр. 83).  
Голотип, ПИН № 2240/326 (X5,3)
- Фиг. 3, 4. *Notocupoides triassicus* Ponomarenko (стр. 85).  
3 — голотип, ПИН № 2070/617 (X9), 4 — ПИН № 2240/67 (X7)
- Фиг. 5. *Notocupoides fasciatus* Ponomarenko (стр. 85).  
ПИН № 2555/1659 (X10)
- Фиг. 6. *Rhabdocupes longus* Ponomarenko (стр. 87).  
Голотип, ПИН № 2069/1041 (X6,4)

- Фиг. 7. *Phabdocupes baculatus* sp. nov. (стр. 87).

Голотип, ПИН № 2555/1666 (X4)  
Все образцы происходят из одного местонахождения: Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас

#### Таблица VI

##### Семейство Cupedidae, подсемейство Ommatinae

- Фиг. 1. *Notocupes laticella* sp. nov. (стр. 90).  
Голотип, ПИН № 2555/1663 (X5,4); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 2. *Notocupes rostratus* sp. nov. (стр. 90).  
Голотип, ПИН № 2555/1664 (X5); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 3. *Notocupes tenuis* sp. nov. (стр. 91).  
Голотип, ПИН № 2240/37 (X5,8); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 4, 5. *Notocupes kirghizicus* sp. nov. (стр. 93).  
4 — голотип, ПИН № 371/807, 5 — паратип, ПИН № 371/1003; (X7,7); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 6. *Notocupes issykensis* sp. nov. (стр. 94).  
Голотип, ПИН № 358/605 (X10); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 7. *Notocupes cellulosus* sp. nov. (стр. 95).  
Голотип, ПИН № 371/1689 (X6); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 8. *Notocupes latus* sp. nov. (стр. 93).  
Голотип, ПИН № 371/649 (X7,8); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 9. *Notocupes sogutensis* sp. nov. (стр. 95).  
Голотип, ПИН № 371/751 (X7,3); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 10. *Notocupes crassus* sp. nov. (стр. 95).  
Голотип, ПИН № 53/105 (X7,7); Средняя Азия, Шураб; нижняя юра

#### Таблица VII

##### Семейство Cupedidae, подсемейство Ommatinae

- Фиг. 1—2. *Notocupes oxypygus* sp. nov. (стр. 91).  
1 — голотип, ПИН № 1240/6, 2 — паратип, ПИН № 1361/128 (X7,5); Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра
- Фиг. 3. *Notocupes caudatus* Ponomarenko (стр. 89).  
Голотип, ПИН № 1989/3002 (X4,5); Забайкалье, Байса; нижний мел?
- Фиг. 4. *Notocupes caducus* sp. nov. (стр. 96).  
Голотип, ПИН № 2284/7 (X4,2); Южный Казахстан, Кызыл-Джар; верхний мел
- Фиг. 5. *Notocupes nigrimonticola* Ponomarenko (стр. 90).  
Паратип, ПИН № 2554/430 (X3); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 6. *Notocupes excellens* Ponomarenko (стр. 90).  
Голотип, ПИН № 1989/3007 (X7,7); Забайкалье, Байса; нижний мел?
- Фиг. 7, 8. *Eurydictyon conspicuum* sp. nov. (стр. 97).  
7 — голотип, ПИН № 1060/1 (X3,3); а — прямой, б — обратный отпечаток; 8 — паратип, ПИН № 1059/64 (X4,6); Средняя Азия, Кизил-Кия; нижняя юра

#### Таблица VIII

##### Семейство Cupedidae, подсемейство Ommatinae

- Фиг. 1. *Tetraphalerus aphaleratus* sp. nov. (стр. 100).  
Голотип, ПИН № 1059/74; а — обратный отпечаток (X3,5), б — прямой отпечаток (X3,9); Средняя Азия, Кизил-Кия; нижняя юра
- Фиг. 2. *Tetraphalerus incertus* sp. nov. (стр. 101).  
Голотип, ПИН № 381/101 (X8,4); Средняя Азия, Иссык-Куль, нижняя юра?
- Фиг. 3. *Tetraphalerus verrucosus* Ponomarenko (стр. 100).  
Голотип, ПИН № 1989/2927 (X7,5); а — прямой, б — обратный отпечаток; Забайкалье, Байса; нижний мел?
- Фиг. 4. *Tetraphalerus maximus* Ponomarenko (стр. 100).  
Голотип, ПИН № 2384/401 (X2,3); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра

- Фиг. 5. *Omma aberratum* Ponomarenko (стр. 103).  
Голотип, ПИН № 2384/396 (X4,9); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 6. *Omma jurassicum* Ponomarenko (стр. 103).  
Голотип, ПИН № 2239/805 (X7,3); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 7. *Omma pilosum* (Ponomarenko) (стр. 103).  
Голотип, ПИН № 2335/14 (35) (X6); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра

#### Таблица IX

##### Семейство Cupedidae, подсемейства Ommatinae и Cupedinae

- Фиг. 1. *Omma avum* sp. nov. (стр. 103).  
Голотип, ПИН № 371/972 (X6); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 2. *Omma sibiricum* Ponomarenko (стр. 103).  
Голотип, ПИН № 1989/2996 (X3,2); Забайкалье, Байса; нижний мел?
- Фиг. 3, 4. *Mesocupoides proporeius* sp. nov. (стр. 106).  
3 — голотип, ПИН № 2240/3, 4 — паратип № 2069/1034 (X10); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 5. *Mesocupes spinosus* Ponomarenko (стр. 108).  
Голотип, ПИН № 2066/2294 (X8,2); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 6. *Mesocupes bidens* Ponomarenko (стр. 108).  
Голотип, ПИН № 2465/350 (X3,8); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 7. *Anaglyphites capitatus* Ponomarenko (стр. 109).  
Голотип, ПИН № 1989/2993 (X10); Забайкалье, Байса, нижний мел?
- Фиг. 8. *Priactopsis adumbrata* Ponomarenko (стр. 112).  
Голотип, ПИН № 1989/2993 (X3); Забайкалье, Байса, нижний мел?
- Фиг. 9. *Cupidium abavum* Ponomarenko (стр. 112).  
Голотип, ПИН № 2384/398 (X6); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра

#### Таблица X

##### Семейство Ademosynidae

- Фиг. 1. *Dolichosyne confragosa* sp. nov. (стр. 127).  
Голотип, ПИН № 2069/1336 (X7); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 2. *Dolichosyne rostrata* sp. nov. (стр. 129).  
Голотип, ПИН № 2555/1735 (X13); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 3. *Gnathosyne akkolkensis* sp. nov. (стр. 129).  
Голотип, ПИН № 2496/7 (X15); Восточный Казахстан, Кендерлык; нижняя юра
- Фиг. 4. *Ranis collevis* sp. nov. (стр. 131).  
Голотип, ПИН № 371/1735 (X14); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 5. *Ademosyne kirghizica* sp. nov. (стр. 132).  
Голотип, ПИН № 2069/1369 (X10); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 6. *Ademosyne bacca* sp. nov. (стр. 133).  
Голотип, ПИН № 2240/310 (X10); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 7. *Ademosyne elliptica* sp. nov. (стр. 133).  
Голотип, ПИН № 2240/244 (X10); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 8. *Cephalosyne capitata* sp. nov. (стр. 134).  
Голотип, ПИН № 2240/302 (X10); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 9. *Sphaerosyne globosa* sp. nov. (стр. 135).  
Голотип, ПИН № 1989/2952 (X8); Забайкалье, Байса; нижний мел?
- Фиг. 10. *Petrosyne liassica* sp. nov. (стр. 137).  
Голотип, ПИН № 166/39 (X3,3); Средняя Азия, Кизил-Кия; нижняя юра

#### Таблица XI

##### Семейства Aslocoleidae, Tricoleidae и Rhombocoleidae

- Фиг. 1. *Aslocoleus novoilovi* Rohdendorf (стр. 137).  
Голотип, ПИН № 1197/389 (X10); Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая свита

- Фиг. 2. *Tricoleus punctatus* sp. nov. (стр. 139).  
Голотип, ПИН № 1361/34 (X12); Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра
- Фиг. 3. *Tricoleus incertus* sp. nov. (стр. 140).  
Голотип, ПИН № 1361/41 (X6,7); Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра
- Фиг. 4. *Tricoleodes acutus* sp. nov. (стр. 140).  
Голотип, ПИН № 2069/1194 (X6,4); а — прямой, б — обратный отпечаток; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 5. *Tricoleodes longus* sp. nov. (стр. 141).  
Голотип, ПИН № 2344/257 (X4,8); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 6. *Sogdelytron latum* sp. nov. (стр. 142).  
Голотип, ПИН № 2070/912 (X7); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 7. *Schizotaldycupes ananjevi* Rohdendorf (стр. 144).  
Голотип, ПИН № 1197/388 (X10); Кузнецкий бассейн, Калтан; верхняя? пермь, кузнецкая свита
- Фиг. 8. *Rhombocoleus andreae* Rohdendorf (стр. 144).  
Голотип, ПИН № 673/327 (X12); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 9. *Karkanocoleus venjukovi* (Rohdendorf) (стр. 146).  
Голотип, ПИН № 673/347 (X13); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 10. *Erunakicupes krishtofovochi* Rohdendorf (стр. 147).  
Голотип, ПИН № 673/322 (X12); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 11. *Erunakicupes schmalhauseni* Rohdendorf (стр. 147).  
Голотип, ПИН № 673/353 (X13); Кузнецкий бассейн, Соколова II; верхняя пермь, ерунаковская свита
- Фиг. 12. *Rhombocoleites adumbratus* sp. nov. (стр. 147).  
Голотип, ПИН № 199/201 (X16); Южное Предуралье, Каргала; верхняя пермь

#### Таблица XII

##### Семейство Schizophoridae

- Фиг. 1. *Hadeocoleus gigas* sp. nov. (стр. 151).  
Голотип, ПИН № 2240/322; а — X3,6, б — X1,5; Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 2. *Hadeocoleus pelopius* sp. nov. (стр. 152).  
Голотип, ПИН № 2240/174 (X4,3); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 3. *Hadeocoleus catachtonicus* sp. nov. (стр. 153).  
Голотип, ПИН № 2240/172 (X3,6); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 4. *Hadeocoleodes calus* sp. nov. (стр. 154).  
Голотип, ПИН № 1361/20 (X9); Восточный Казахстан, Кетмень; нижняя юра
- Фиг. 5. *Triassocoleus sulcatus* sp. nov. (стр. 157).  
Голотип, ПИН № 2240/145 (X5,3); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 6. *Triassocoleus tortulosus* sp. nov. (стр. 158).  
Голотип, ПИН № 2240/209 (X7,5); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 7. *Salebroferus confragosus* sp. nov. (стр. 159).  
Голотип, ПИН № 2555/1692 (X8,3); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 8. *Salebroferus asper* sp. nov. (стр. 160).  
Голотип, ПИН № 2555/1707 (X7); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас

#### Таблица XIII

##### Семейство Schizophoridae

- Фиг. 1. *Salebrocoleus megacephalus* sp. nov. (стр. 162).  
Голотип, ПИН № 371/627 (X7,5); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 2. *Salebrocoleus sternalis* sp. nov. (стр. 162).  
Голотип, ПИН № 381/83 (X12); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 3. *Tersus karatavicus* Ponomarenko (стр. 164).  
Голотип, ПИН № 2554/422 (X6,5); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра

- Фиг. 4. *Tersoides elongatus* sp. nov. (стр. 165).  
Голотип, ПИН № 371/1687 (X10); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра?
- Фиг. 5. *Lethocoleus sternalis* sp. nov. (стр. 165).  
Голотип, ПИН № 2069/1273 (X6); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 6. *Schizophorinus punctatus* sp. nov. (стр. 167).  
Голотип, ПИН № 2240/176 (X6,5); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 7. *Schizophoroides rugosus* sp. nov. (стр. 168).  
Голотип, ПИН № 2069/1290 (X4,7); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 8. *Schizophoroides glabratus* sp. nov. (стр. 169).  
Голотип, ПИН № 2240/250 (X6,6); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 9. *Schizophoroides tuberculatus* sp. nov. (стр. 170).  
Голотип, ПИН № 2070/2359 (X5,8); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас

Таблица XIV  
Семейства Schizophoridae и Catiniidae

- Фиг. 1. *Praesagus capitatus* sp. nov. (стр. 171).  
Голотип, ПИН № 2240/272 (X7,7); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 2. *Thnesidius xiphophorus* sp. nov. (стр. 173).  
Голотип, ПИН № 2240/235 (X3,5); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 3. *Xiphosternum punctatum* Ponomarenko (стр. 174).  
Голотип, ПИН № 2452/452 (X4); Южный Казахстан, Каратау; верхняя? юра
- Фиг. 4. *Parathnesidius oculatus* sp. nov. (стр. 175).  
Голотип, ПИН № 371/235 (X8,5); Средняя Азия, Иссык-Куль; нижняя юра
- Фиг. 5. *Catabrycus hoplites* sp. nov. (стр. 176).  
Голотип, ПИН № 2555/1702 (X3,1); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 6. *Avocatinus elongatus* sp. nov. (стр. 178).  
Голотип, ПИН № 2240/232 (X6,4); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 7. *Catinoides rotundatus* sp. nov. (стр. 180).  
Голотип, ПИН № 2069/1358 (X); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 8. *Macrocatinus brachycephalus* sp. nov. (стр. 181).  
Голотип, ПИН № 2344/256 (X4); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас
- Фиг. 9. *Triassocatinus glabratus* sp. nov. (стр. 182).  
Голотип, ПИН № 2070/1492 (X8); Средняя Азия, Джайляучо; нижний триас

ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие . . . . .                                                                                                    | 3   |
| Глава I. Особенности захоронения вымерших жесткокрылых и некоторые методы их изучения . . . . .                          | 5   |
| Глава II. Геологическое и географическое распространение остатков жесткокрылых и их стратиграфическое значение . . . . . | 14  |
| Пермские жесткокрылые . . . . .                                                                                          | 15  |
| Триасовые жесткокрылые . . . . .                                                                                         | 20  |
| Юрские жесткокрылые . . . . .                                                                                            | 22  |
| Меловые жесткокрылые . . . . .                                                                                           | 26  |
| Третичные жесткокрылые . . . . .                                                                                         | 27  |
| Глава III. Систематическая часть . . . . .                                                                               | 28  |
| Подотряд Archostemata Kolbe, 1908 . . . . .                                                                              | 28  |
| Семейство Tshekardocoleidae Rohdendorf, 1944 . . . . .                                                                   | 43  |
| Семейство Permocupedidae Martynov, 1933 . . . . .                                                                        | 57  |
| Семейство Cupedidae Lacordaire, 1857 . . . . .                                                                           | 70  |
| Семейство Taldycupedidae Rohdendorf, 1961 . . . . .                                                                      | 118 |
| Семейство Ademosynidae Ponomarenko, 1968 . . . . .                                                                       | 124 |
| Семейство Asiocoleidae Rohdendorf, 1961 . . . . .                                                                        | 137 |
| Семейство Tricoleidae Ponomarenko, fam. nov. . . . .                                                                     | 138 |
| Семейство Rhombocoleidae Rohdendorf, 1961 . . . . .                                                                      | 142 |
| Семейство Schizophoridae Ponomarenko, 1968 . . . . .                                                                     | 148 |
| Семейство Catiniidae Ponomarenko, 1968 . . . . .                                                                         | 177 |
| Семейство Micromalthidae Barber, 1913 . . . . .                                                                          | 183 |
| Глава IV. Историческое развитие Archostemata . . . . .                                                                   | 187 |
| Происхождение подотряда Archostemata . . . . .                                                                           | 187 |
| Основные морфогенетические процессы в эволюции Archostemata . . . . .                                                    | 189 |
| Происхождение семейств Archostemata . . . . .                                                                            | 196 |
| Филогенез семейства Tshekardocoleidae . . . . .                                                                          | 199 |
| Филогенез семейства Permocupedidae . . . . .                                                                             | 200 |
| Филогенез семейства Cupedidae . . . . .                                                                                  | 203 |
| Филогенез семейства Taldycupedidae . . . . .                                                                             | 210 |
| Филогенез семейства Ademosynidae . . . . .                                                                               | 212 |
| Филогенез семейства Tricoleidae . . . . .                                                                                | 214 |
| Филогенез семейства Rhombocoleidae . . . . .                                                                             | 214 |
| Филогенез семейства Schizophoridae . . . . .                                                                             | 216 |
| Филогенез семейства Catiniidae . . . . .                                                                                 | 220 |
| Взаимоотношения Archostemata с другими подотрядами жуков . . . . .                                                       | 221 |
| Выводы . . . . .                                                                                                         | 225 |
| Литература . . . . .                                                                                                     | 228 |
| Объяснения к таблицам . . . . .                                                                                          | 233 |

*Александр Георгиевич Пономаренко*  
Историческое развитие жесткокрылых — архостемат  
Труды Палеонтологического института, т. 125

*Утверждено к печати  
Палеонтологическим институтом АН СССР*

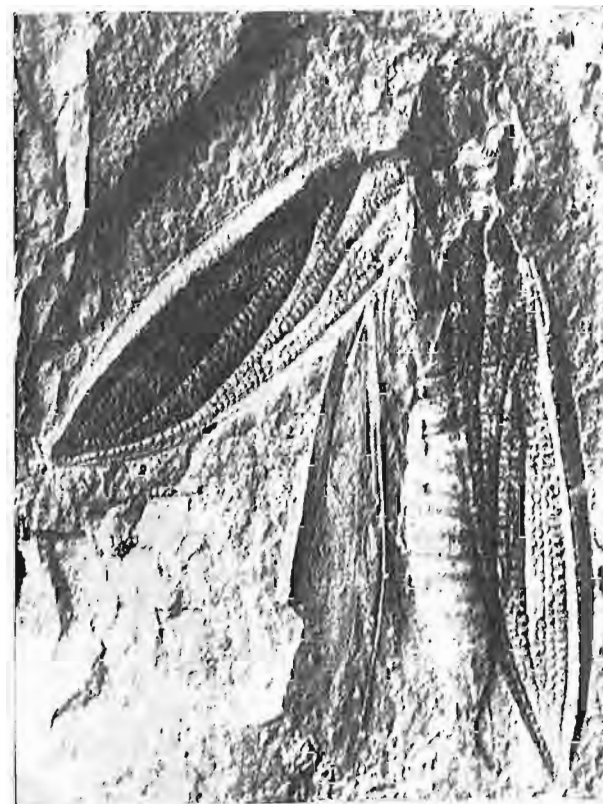
Редактор издательства *Д. В. Петрова*  
Технический редактор *В. Д. Прилепская*

Сдано в набор 3/VII 1969 г.  
Подписано к печати 18/IX 1969 г.  
Формат 70×108/16. Печ. л. 15,0+1,0 на мел. бумаге  
Усл. печ. л. 21,7. Уч.-изд. л. 21,1. Тираж 800 экз.  
Бумага № 2. Тип. зак. 5738. Т-13620

*Цена 2 р. 21 к.*

Издательство «Наука»  
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21  
2-я типография издательства «Наука»  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

## ТАБЛИЦЫ I—XIV И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

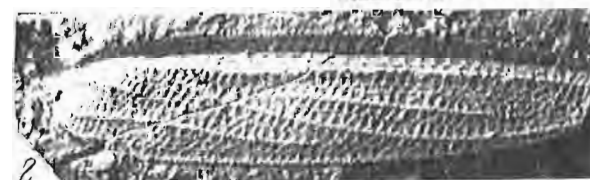


1



7

3



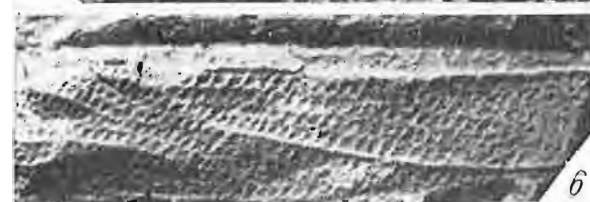
2



4



5



6

Таблица II

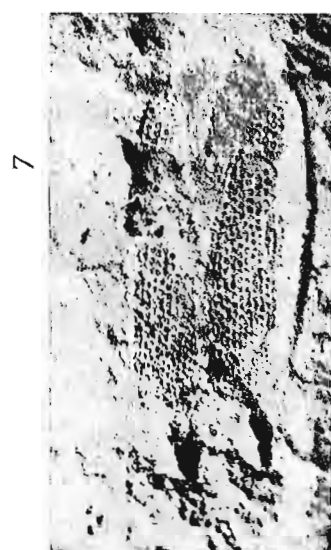
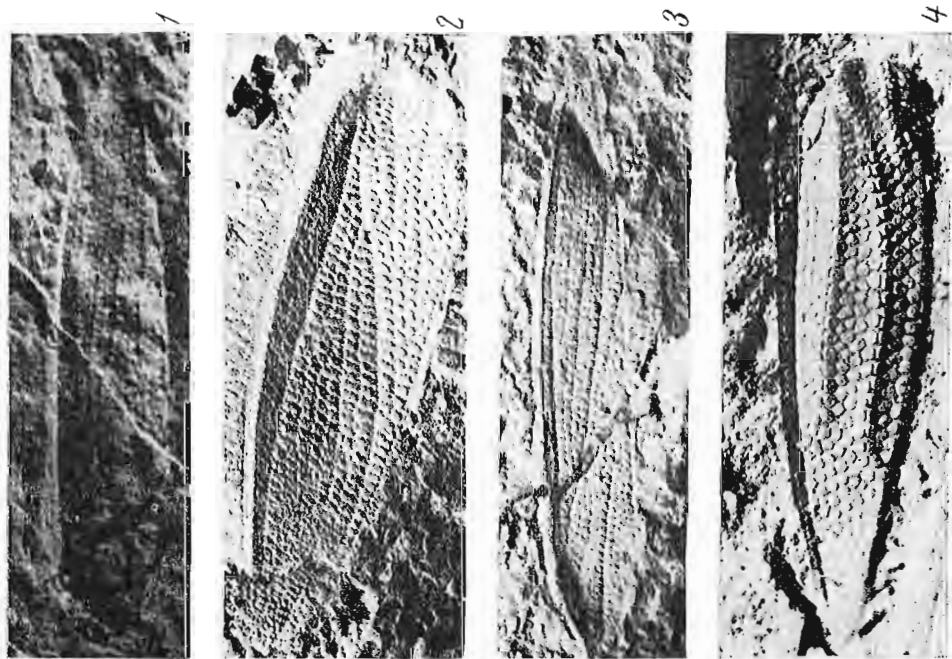


Таблица III

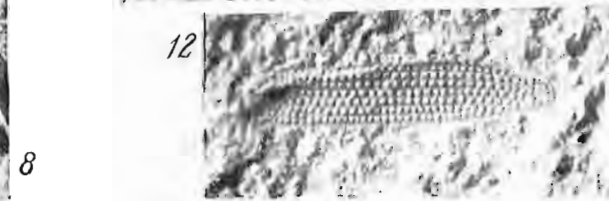
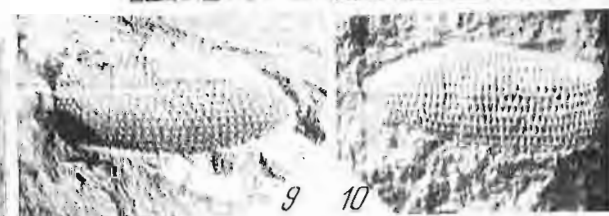
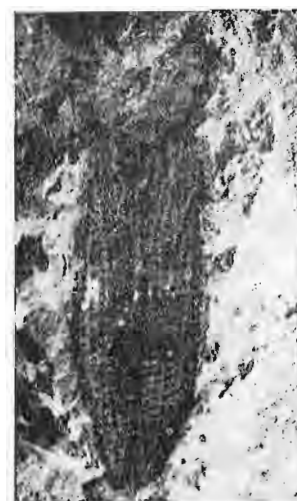


Таблица IV

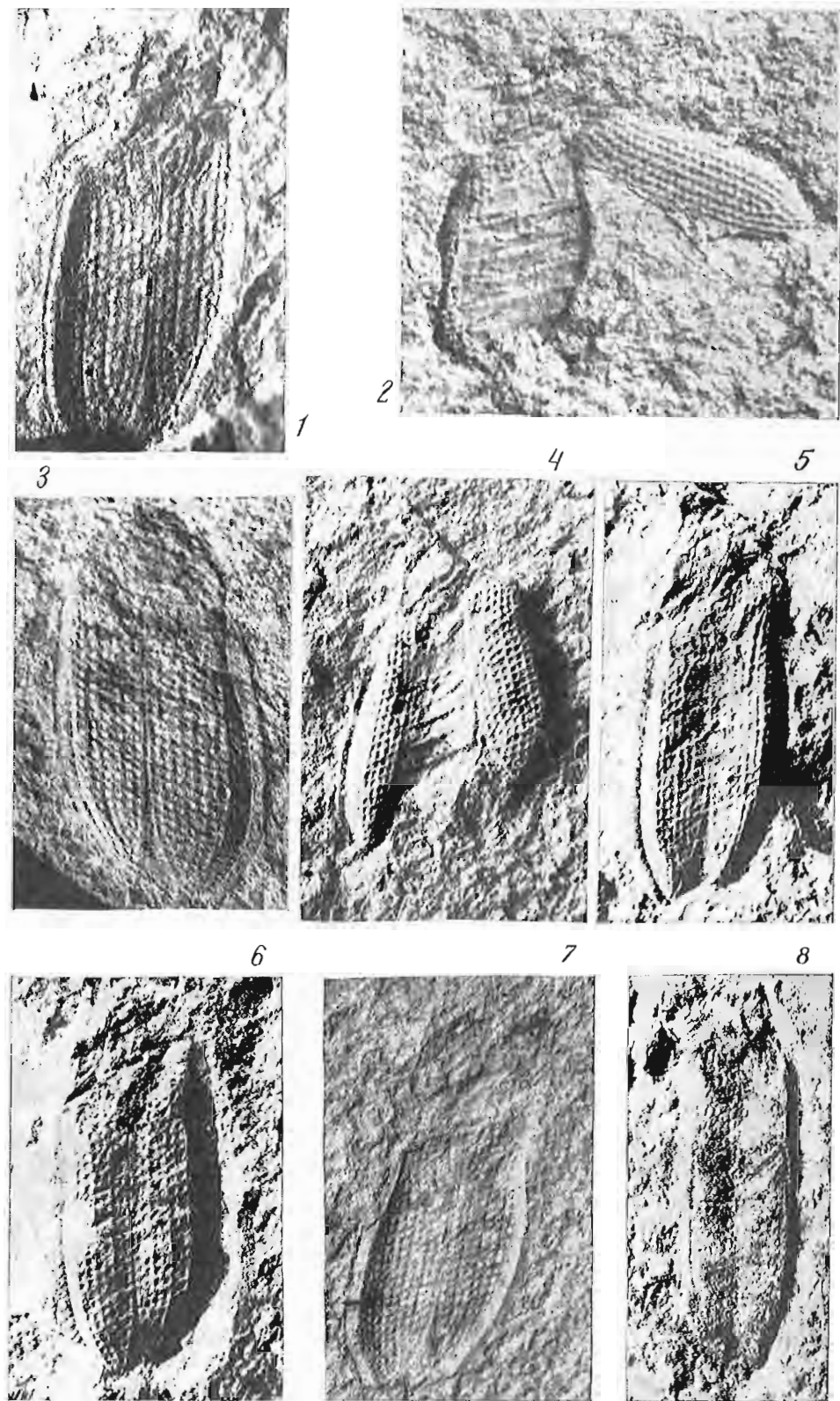


Таблица V

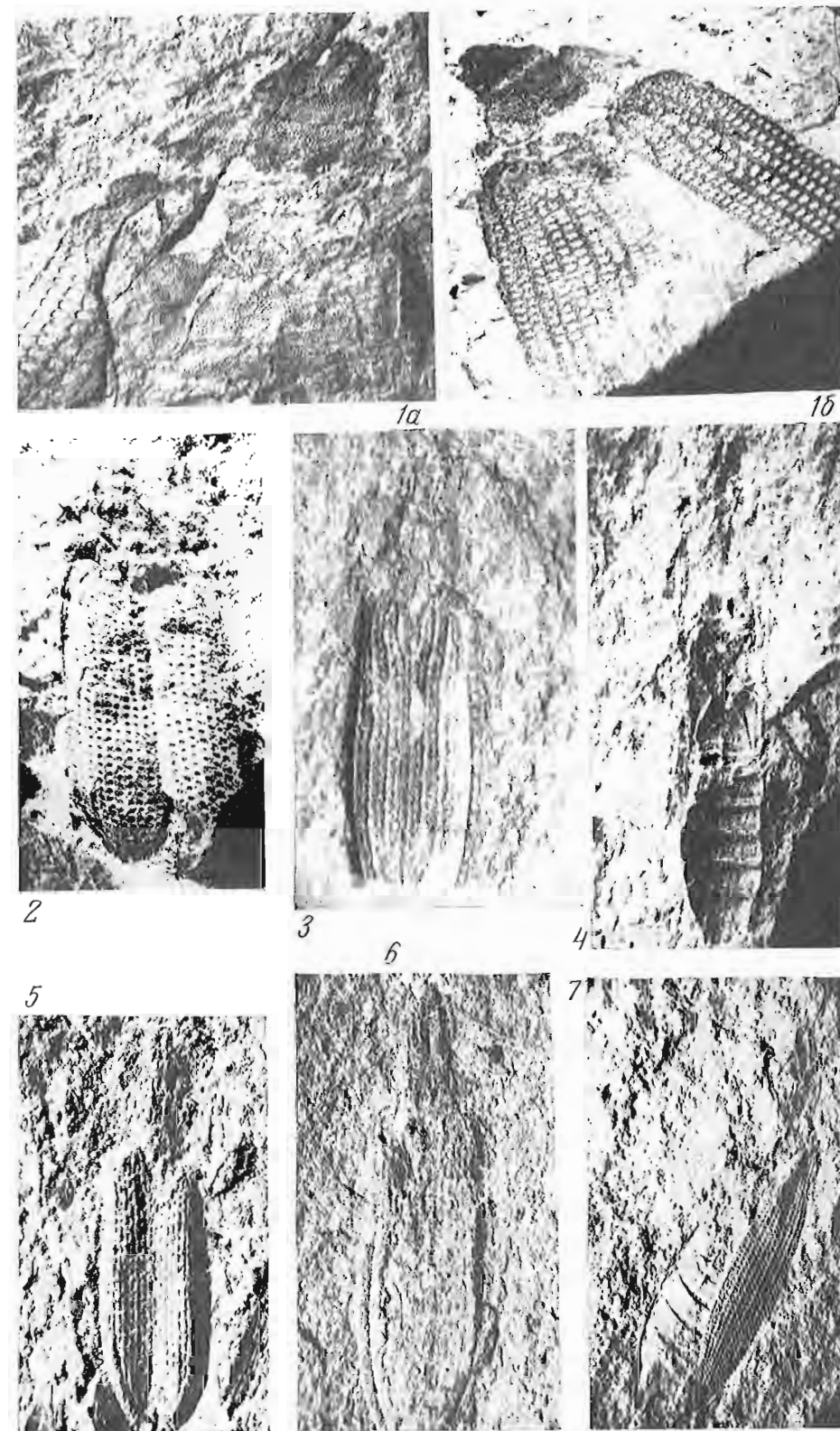


Таблица VI

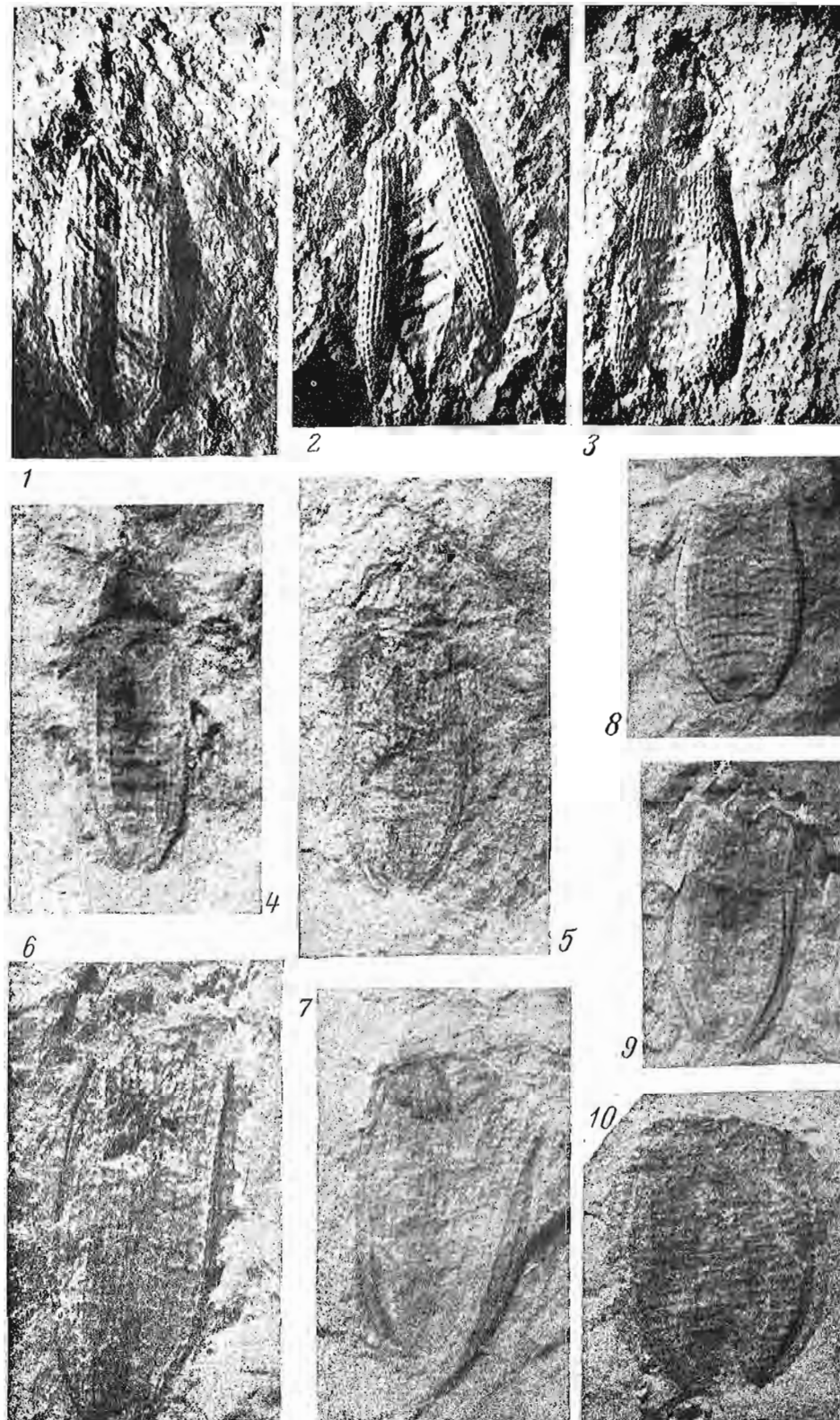


Таблица VII

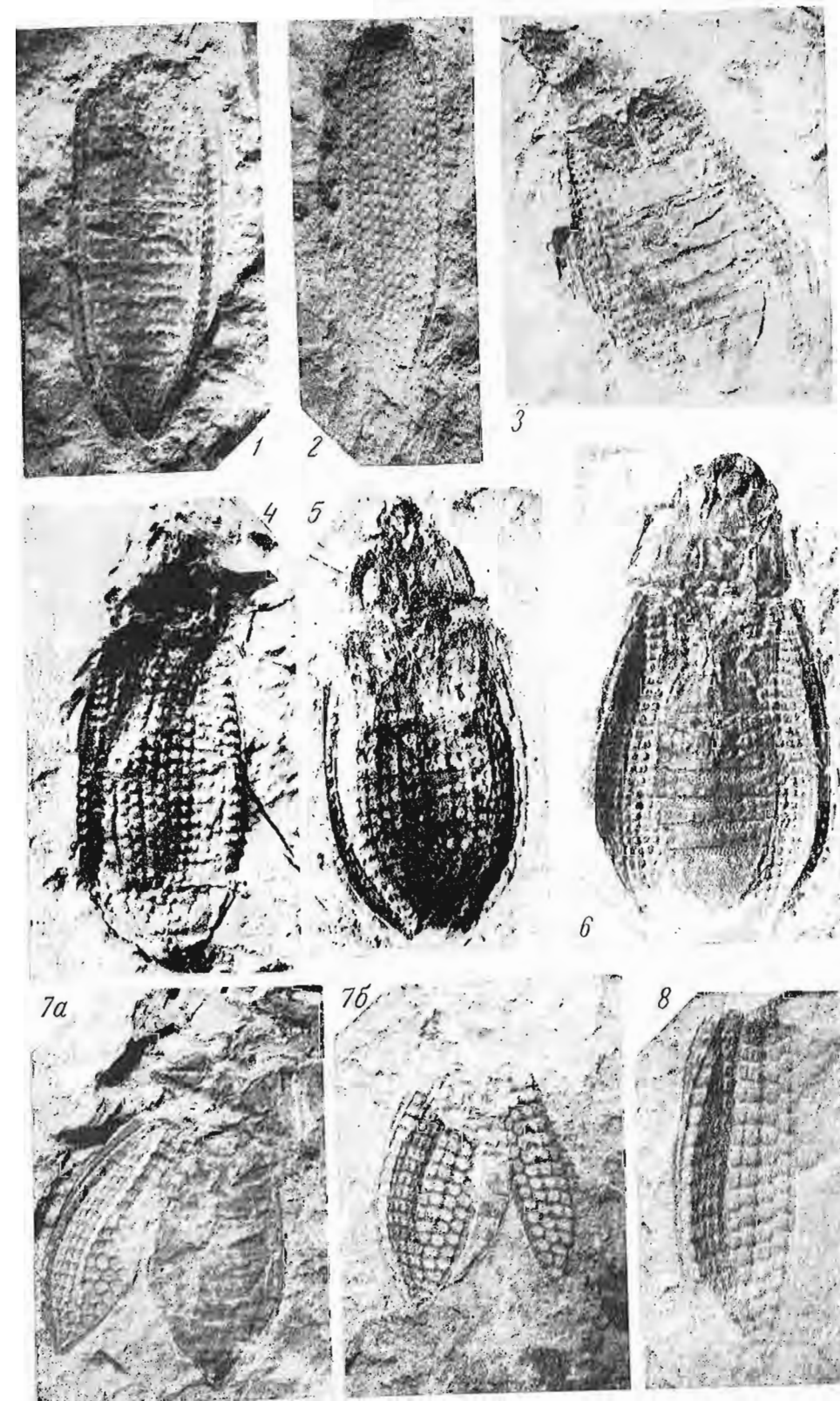


Таблица VIII

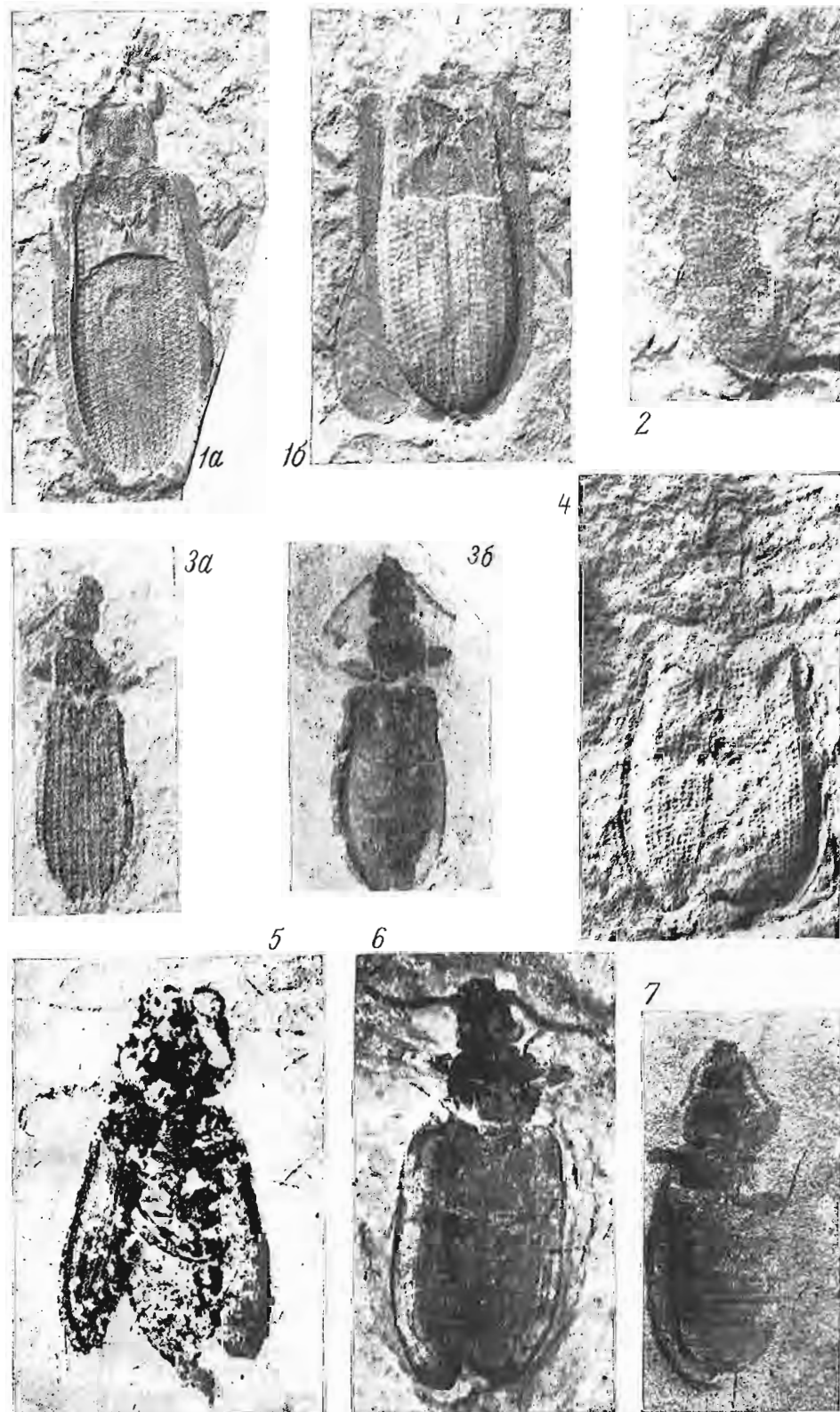


Таблица IX

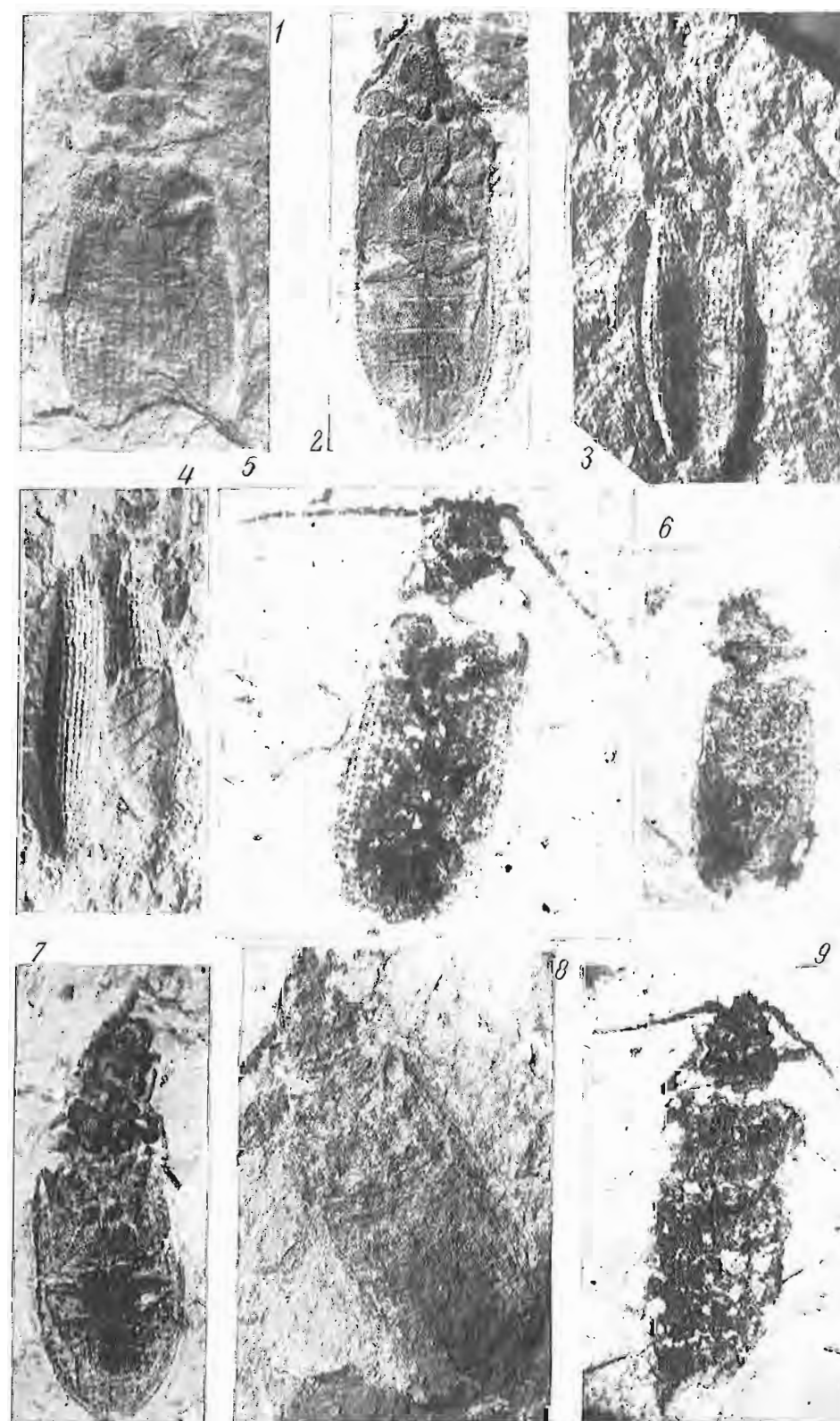


Таблица X

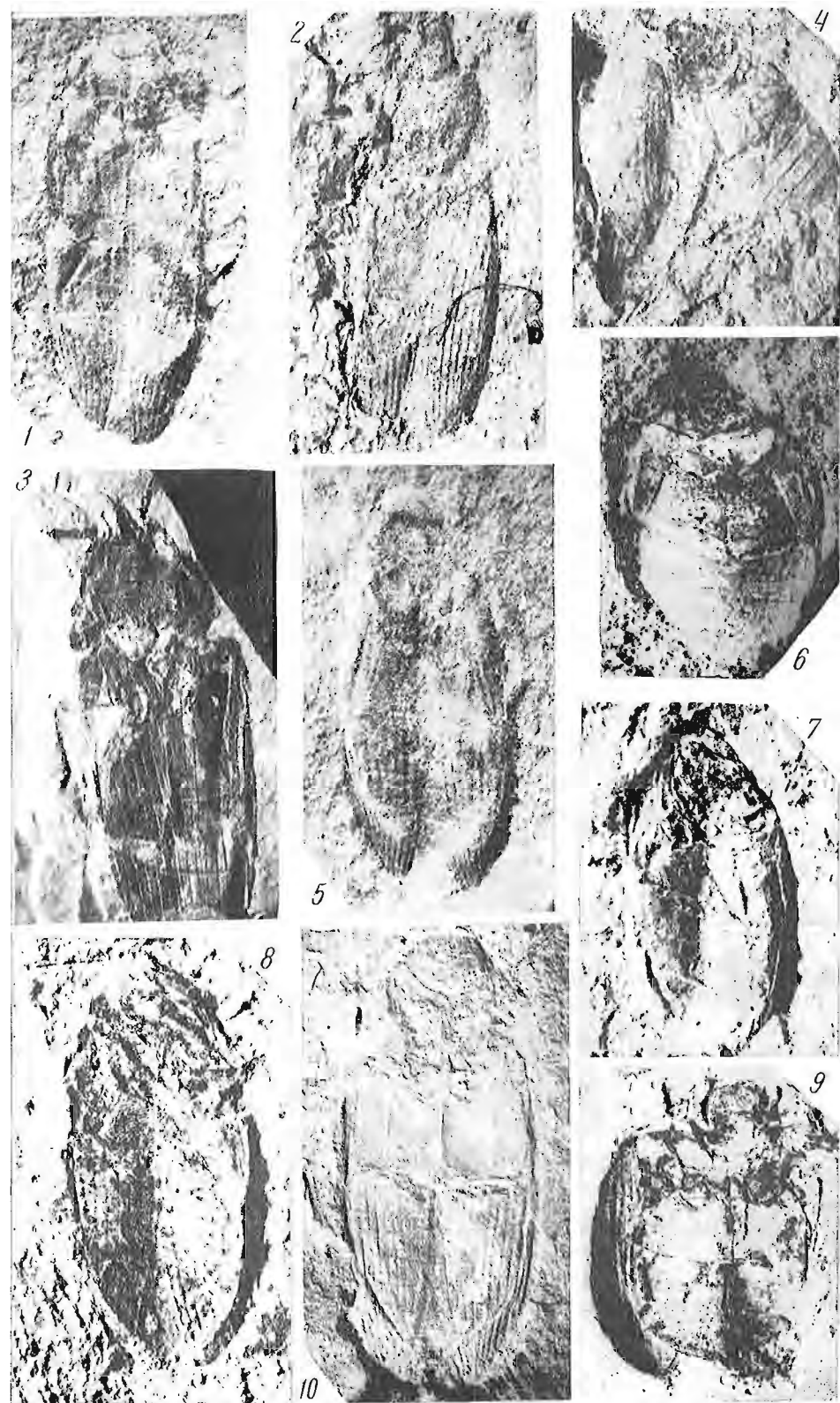


Таблица XI

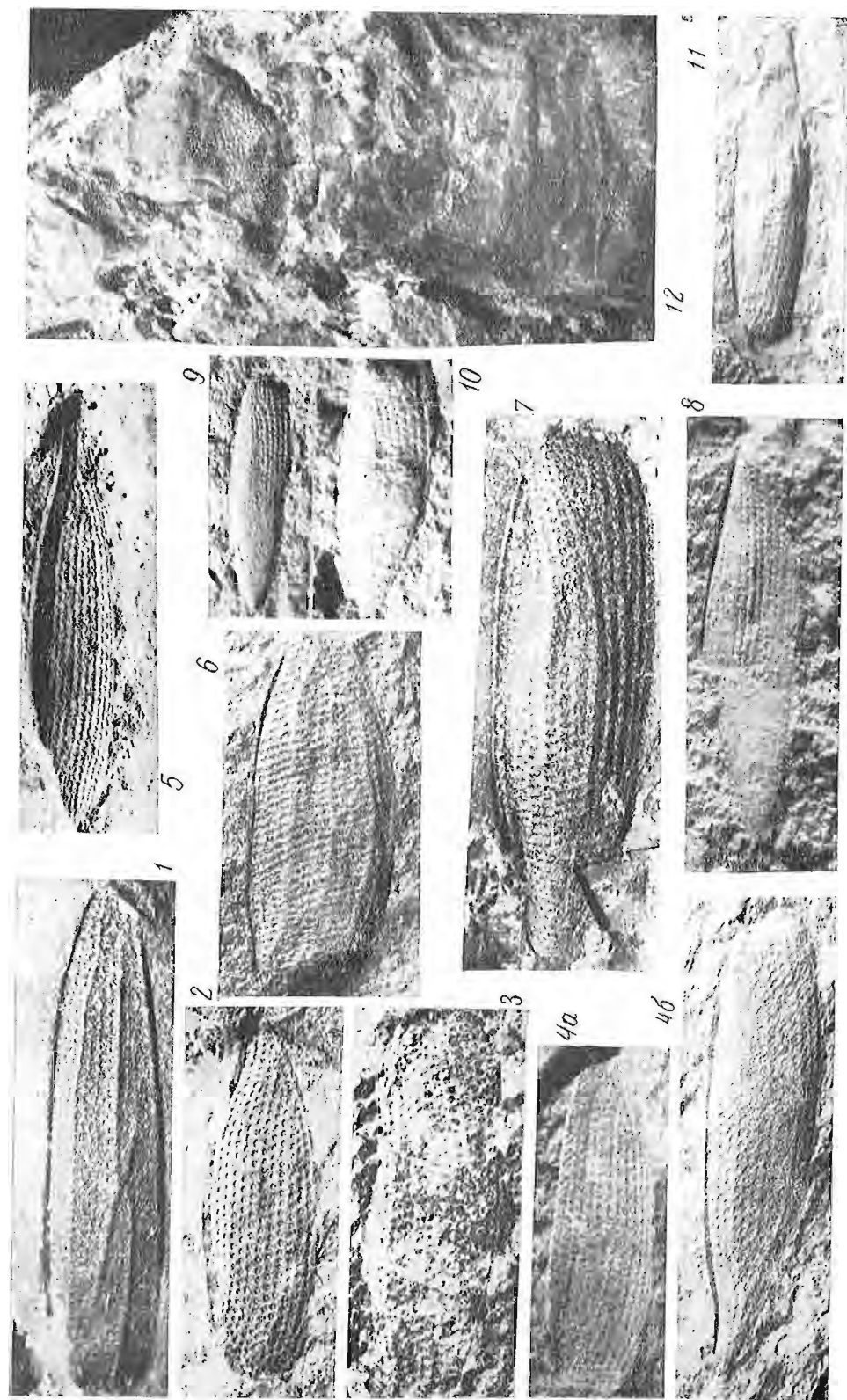


Таблица XII

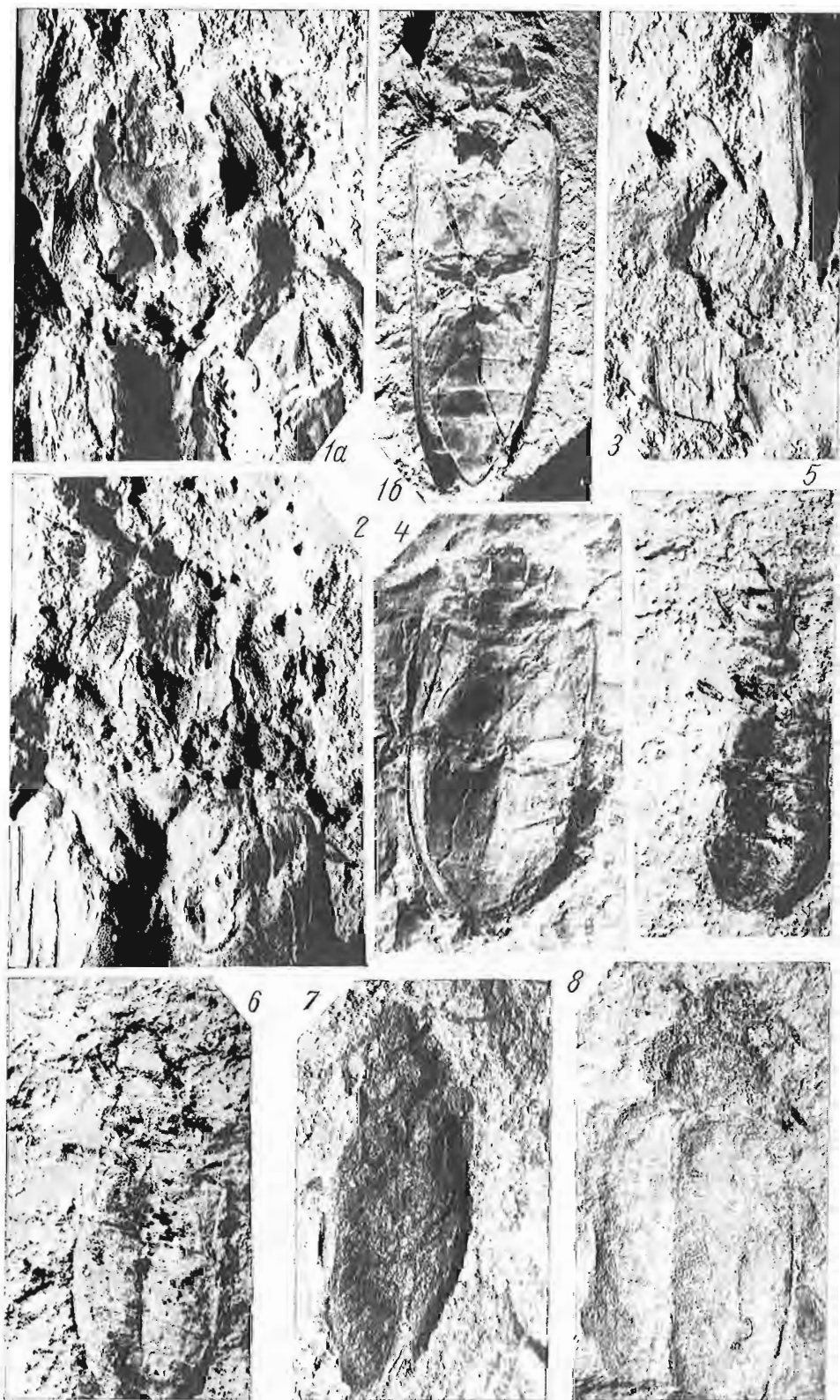


Таблица XIII

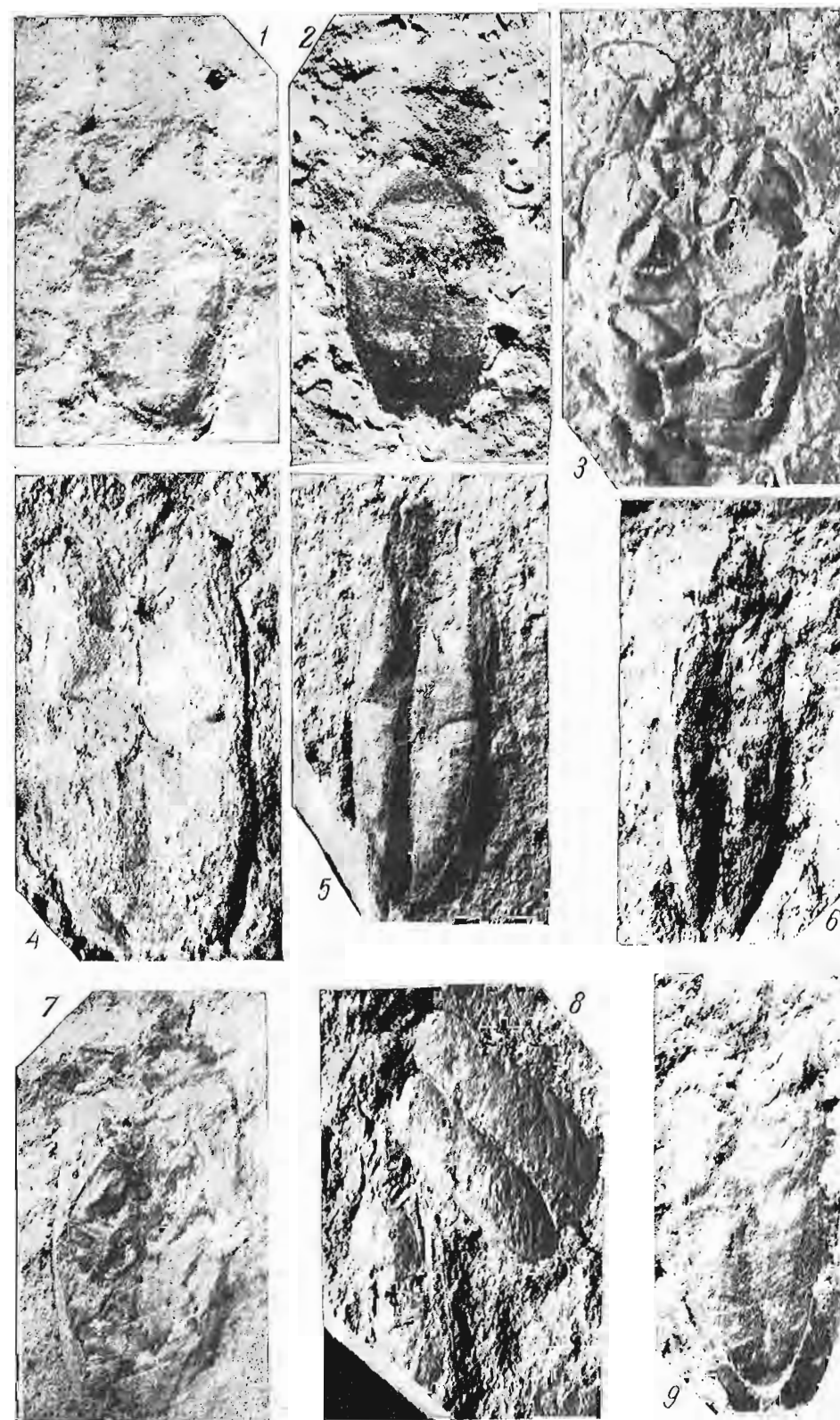
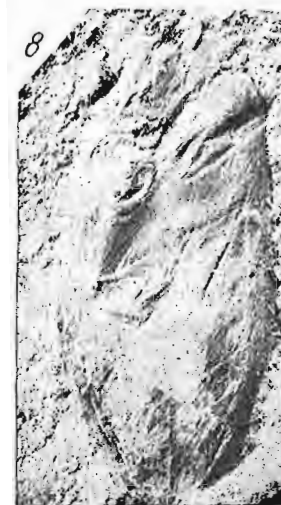


Таблица XIV



| ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ |        |                     |                      |
|------------------------|--------|---------------------|----------------------|
| Стр.                   | Строка | Напечатано          | Должно быть          |
| 85                     | 8 стр. | <i>N. capitatus</i> | <i>N. triassicus</i> |
| 93                     | 8 св.  | IV                  | VI                   |
| 94                     | 9 стр. | IV                  | VI                   |
| 95                     | 9 св.  | IV                  | VI                   |
| 123                    | 27 св. | Выходит             | CuA выходит          |
| 125                    | 13 св. | 18, ж—з             | 20, д—е              |

А. Г. Пономаренко. Историческое развитие жесткокрылых архосемат. Тр. ПИН.  
т. 125