

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ЖУКОВ-КОЖЕЕДОВ (COLEOPTERA, DERMESTIDAE)

© 2000 г. Р. Д. Жантиев

Московский государственный университет, биологический факультет, Москва 119899

Поступила в редакцию 23.09.99 г.

Проведен филогенетический анализ семейства Dermestidae. Используются 36 морфологических признаков имаго, личинок и куколок. Полученные в результате кладограмма и филограмма представлены на рис. 4, 5 (в филограмме анагенетический компонент отражен в длине интернод пропорционально числу соответствующих апоморфий). Предложена новая система семейства Dermestidae. В состав семейства впервые включен род *Rhopalosilpha* Arrow, относившийся ранее к семейству Silphidae. Семейство Dermestidae разделено на 3 подсемейства: Dermestinae, Anthreninae и Orphilinae. Первое включает трибы Dermestini, Marioutini и Thorictini, второе – трибы Anthrenini, Attagenini, Trinodini и Thylo driini, третье – трибу Orphilini. Триба Marioutini подразделяется на подтрибы Marioutina и Rhopalosilphina, триба Attagenini – на подтрибы Attagenina и Egidyellina, а Trinodini – на подтрибы Trinodina и Trichelodina.

Сравнительно небольшое семейство жуков-кожеедов (Dermestidae) состоит из нескольких достаточно четко очерченных таксонов, границы которых обычно не вызывают дискуссий. Между тем общепринятой системы семейства до настоящего времени не существует. Как правило, этим таксонам придается один и тот же ранг – подсемейств (Rees, 1943; Hinton, 1945) или триб (Beal, 1959, 1961). Реже один из них – Anthrenini – подразделяется на 2–3 таксона (Lepesme, Paulian, 1939; Rees, 1943; Mroczkowsky, 1968). В 1976 г. нами была предложена более дифференцированная система семейства (Жантиев, 1976). Для ее разработки были использованы признаки имаго, личинок и некоторые экологические особенности кожеедов. Однако ее обоснование не могло быть включено в монографию по техническим причинам. В настоящей статье мы попытались восполнить этот пробел, а также представить результаты филогенетического анализа, выполненного на основе сравнительно-морфологических исследований имаго, личинок и куколок кожеедов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужила коллекция имаго и личинок, собранная в различных районах СССР и Западной Европы, а также материалы, полученные из США, Северной Африки, Саудовской Аравии, Индии, Монголии, Вьетнама и некоторых других стран. Кроме того были изучены коллекции Dermestidae Зоологического музея МГУ, Зоологического института РАН, Британского музея естественной истории (British Museum of Natural History), Венгерского национального музея естественной истории (Ter-

mezsettudományi Múzeum), Мадридского национального музея естественных наук (Museo Nacional de Ciencias Naturales) и ряда других учреждений.

Для реконструкции филогении и обоснования предлагаемой системы семейства Dermestidae используются кладистический анализ (Hennig, 1966) и некоторые его модификации (Песенко, 1989, Павлинов, 1989). В нашей работе были использованы признаки как имаго, так и личинок (а также частично – куколок). В этой связи следует отметить, что для многих кожеедов характерен разный уровень эволюционных изменений, происшедших на личиночной и имагинальной стадиях. В результате этого сходные по личиночным признакам таксоны могут очень сильно различаться по признакам имаго (например, Trinodini и Thylo driini) и наоборот (Attagenini и некоторые Megatomini). Поэтому филограммы и системы, построенные с учетом одного из этих классов признаков, могут не совпадать. Именно этим объясняются различия некоторых систем семейства Dermestidae, предлагавшиеся в прошлом. В наших построениях мы исходили из того, что оба класса признаков в каждом случае принадлежат одному организму и определяются одним генофондом, но проявляются у него на разных стадиях развития. Поэтому признаки имаго, личинок и куколок мы рассматривали как равноценные.

Некоторые трибы Dermestidae относятся к категории политетических таксонов. Для их анализа и характеристик были использованы признаки, имеющиеся у всех или подавляющего большинства членов этих групп. Вместе с тем признаки, отличающиеся значительной изменчивостью в пределах трибы (например, число члеников усиков и их булавы) нами не рассматривались.

Плезиоморфные и апоморфные состояния признаков в семействе Dermestidae

Признак	Плезиоморфное состояние	Апоморфное состояние
ИМАГО		
1 Кутикула покрыта	Более или менее прилегающими волосками или чешуйками	a. Только длинными торчащими волосками b. Волоски или чешуйки отсутствуют
2 Глаза	Хорошо развитые, выпуклые	a. Уплощенные b. Слабо развитые
3 Лобный глазок или его рудимент	Имеется	a. Отсутствует
4 Булава усиков	3-члениковая, все членики свободные	a. Более или менее слитная
5 Ротовой аппарат	I типа (рис. 1д)	a. II типа (рис. 1е) b. типа III ₁ c. типа III ₂ (рис. 1ж) d. IV типа (рис. 1з)
6 Переднеспинка	С прямым или двувыемчатым основанием, без латеральных складок	a. С закругленным основанием (рис. 1а, 1б) b. С двумя продольными латеральными складками
7 Надкрылья	Хорошо развитие, свободные	a. Более или менее укороченные и расходящиеся b. Сросшиеся c. Редуцированные
8 Крылья	Хорошо развитые	a. Более или менее редуцированные
9 Жилкование крыльев	С клиновидной ячейкой (рис. 2б)	a. Без клиновидной ячейки (рис. 2а)
10 Переднегрудь	Без воротничка (рис. 2в)	a. С воротничком (рис. 2г)
11 Задний отросток переднегруди	Широкий, короткий, разделяющий передние тазики	a. Более или менее удлиненный, разделяющий передние тазики b. Укороченный, не разделяющий передние тазики c. Средняя часть переднегруди редуцирована
12 Трихомы	Отсутствуют	a. Имеются
13 Ноги	Не копательные	a. Копательные (рис. 1б)
14 Передние тазики	Свободные, без дополнительного сочленения	a. С дополнительным сочленением (рис. 1в)
15 Задние тазики	Поперечные, с бедренными покрывками	a. Более или менее поперечные, без бедренных покрывок b. Шаровидные
16 Средние и задние лапки	1-й членик не укорочен	a. 1-й членик укорочен (короче 2-го)
17 Число видимых стернитов брюшка (в скобках – номера сегментов брюшка)	5 (3–7-й)	a. Самец: 7 (3–8-й, 10-й) b. Самец: 7 (2–8-й) самка: 8 (1–8-й)
18 Эдеагус	Дерместоидного типа (рис. 2д)	a. Мегатомоидного типа (рис. 2е)
ЛИЧИНКИ И КУКОЛКИ		
19 Тело (форма)	Веретеновидное (рис. 2ж, 2з)	a. Удлиненно-веретеновидное (рис. 2и) b. Овальное или удлинено-овальное (рис. 2к) c. Полуцилиндрическое (рис. 2л)

Таблица. (Окончание)

20	Тергиты	Склеротизованные	a. Не склеротизованные
21	Хеты на тергитах	Простые (гладкие)	a. Колосовидные (покрытые шипиками) (рис. 3e) b. Булавовидные (рис. 3ж) c. Чешуевидные (рис. 3з) или ребристые d. Стреловидные (рис. 3и) e. Притупленные (рис. 3к)
22	Число стемм	6	a. 3 b. Отсутствуют
23	Число медиальных папилл эпифаринкса	6 (рис. 3а, 3б)	a. 4 b. 2
24	Число дистальных папилл эпифаринкса	Отсутствуют	a. 2 (рис. 3б) b. 4+6
25	Мандибулы	Без перетяжки, степень склеротизации постепенно возрастает от основания к вершине (рис. 3в)	a. С более или менее заметной перетяжкой, отделяющей сильно склеротизованную дистальную часть от слабо склеротизованной базальной (рис. 3г)
26	Резцовый край мандибул	С двумя более или менее сглаженными зубцами (рис. 3г, 3д)	a. С тремя зубцами (рис. 3в)
27	Молярный выступ на мандибулах	Отсутствует	a. Имеется (рис. 3д)
28	Лациния	Без дополнительных сильных хет (кроме апикальных крючков) (рис. 3л)	a. С сильными хетами на медиальной поверхности (рис. 3м)
29	Гуларная пластинка (gula)	Более или менее развита, не слита с субментумом	a. Слита с субментумом
30	Антекостанальные швы	Простые	a. Зубчатые (фестончатые) (рис. 2л)
31	Вентральная поверхность сегментов брюшка	Не склеротизована	a. Склеротизована на последних сегментах b. Склеротизована на всех сегментах
32	9-й тергит брюшка	С урогомфами, без вдавления (рис. 2ж, 2з)	a. С урогомфами и вдавлением (рис. 2л) b. Без урогомф и вдавления (рис. 2и, 2к)
33	10-й сегмент брюшка	Хорошо развит (рис. 2ж)	a. Более или менее редуцирован
34	Каудальная кисточка волосков	Отсутствует	a. Имеется (рис. 2и, 2к)
35	Последняя личиночная шкурка	Сбрасывается полностью	a. Не сбрасывается (только лопаются по шву)
36	Урогомфы у куколок	Имеются	a. Отсутствуют

Полярность признаков определяли, исходя из общих эволюционных тенденций в изменениях некоторых структур у насекомых (редукция дорсальных глазков, сокращение числа члеников антенн и др.) или жесткокрылых (редукция или модификации в строении урогомф личинок, появление молярного выступа на мандибулах и др.). Кроме того, во многих случаях направление в изменениях признаков становилось очевидным в результате морфо-функционального анализа. Так,

например, можно проследить превращение колосовидных хет (рис. 3е), с одной стороны, в стреловидные хеты (рис. 3и), выполняющие защитную функцию у поверхностно живущих личинок, а с другой, – в кроющие чешуйки у личинок, обитающих в сыпучих субстратах (рис. 3з), или выделить комплекс признаков, характерных для мирмекофилов: редукция глаз и крыльев, появление трихом и др.

В качестве “внешних” групп для семейства Dermestidae были взяты не столько формально или условно относимые к Dermestoidea семейства (Crowson, 1955), сколько другие представители Archostemata, Polyphaga, и особенно Bostrichoidea.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время семейство Dermestidae включает 43 рода, которые обычно объединяются в 8–10 таксонов одного ранга – подсемейств или триб. На начальном этапе нашего анализа мы будем условно называть их трибами. Объем этих таксонов может быть представлен следующим образом.

1. Триба Dermestini включает род *Dermestes*, *Montandonia* рассматривается нами в качестве его подрода (Жантiev, Волкова, 1998).

2. Трибы Marioutini, Thylodriini и Orphilini являются монотипическими.

3. В трибу Thorictini входят роды *Thorictus* и *Thorictodes*.

4. Триба Attagenini состоит из нескольких, требующих ревизии групп видов, объединяемых в настоящее время в 3 рода – *Attagenus*, *Novelsis* и *Decamerus*. Сюда же нами был включен род *Egidyella* (Жантiev, 1976), выделявшийся ранее в самостоятельную трибу (Семенов-Тянь-Шанский, 1916) или подсемейство (Mroczkowsky, 1968). Для сравнительного анализа мы сохранили за ним статус трибы.

5. Триба Trinodini объединяла 4 близких рода – *Trinodes*, *Apsectus*, *Evorinea* и *Trichelodes*. Сравнительно недавно последний был выделен в трибу *Trichelodini* (Peacock, 1978).

6. Триба Anthrenini включает все остальные 28 родов рецентных кожедов. Ее иногда разделяют на 2: Anthrenini, состоящую из родов *Anthrenus* и *Neoanthrenus*, и Megatomini (остальные роды) (Lepesme, Paulian, 1939) или 3: Anthrenini, Megatomini и Ctesiini (Rees, 1943).

7. Кроме перечисленных родов в семейство Dermestidae должен быть включен монотипический род *Rhopalosilpha*, описанный в 1929 г. (Atgow) и помещенный в семейство Silphidae. Близость его к семейству Dermestidae в свое время была отмечена Кроусоном (Crowson, 1955). Изучение экземпляров *R. wasmanni* из Ирака, хранящихся в коллекции Британского музея естественной истории, показало, что этот род очень близок к *Mariouta*, но обладает комплексом своеобразных признаков (уплотненная булава антенн, выступающие мандибулы, уплощенные глаза, копательные ноги), позволяющих условно выделить его в самостоятельную трибу *Rhopalosilphini*.

Таким образом, мы будем рассматривать в дальнейшем только 11 триб: Dermestini, Marioutini, *Rhopalosilphini*, Thorictini, Attagenini, *Egidyelli-*

ni, Trinodini, Trichelodini, Anthrenini, Thylodriini и Orphilini.

Для филогенетического анализа было использовано 36 морфологических признаков имаго, личинок и, отчасти, куколок (таблица). Большинство из них описывалось ранее (см., например, Böving, Craighead, 1930–1931; Rees, 1943; Hinton, 1945; Жантiev, 1976) и не требует комментариев, но некоторые нуждаются в пояснениях.

Мы не включили в число рассматриваемых признаков общую форму тела имаго, так как она частично отражена в слагающих ее элементах (форма переднеспинки, структура надкрыльев и др.).

Типы строения ротового аппарата имаго (таблица, № 5) были описаны ранее (Жантiev, 1976): первый тип характерен для жуков, питающихся теми же веществами, что и личинки (рис. 1д), вторым обладают антофаги (рис. 1е), третьим – афаги (рис. 1ж), четвертый тип выделен для Orphilini, имеющих мандибулы с молярным выступом (рис. 1з).

Дополнительное сравнение ротовых органов III типа показало, что у *Egidyella* и *Thylotrias*, несмотря на заметную редукцию, они сохраняют признаки II типа, указывающие на происхождение этих кожедов от антофагов, а у Trinodini прослеживается общий план строения исходного, I, типа. Поэтому мы разделили ротовые органы афагов на 2 подгруппы: III₁ и III₂.

В строении переднеспинки (таблица, № 6) были выделены 2 особенности: характерное для *Mariouta* и *Rhopalosilpha* закругленное основание (рис. 1а, 1б), облегчающее изгибание тела в месте сочленения переднегруди со среднегрудью, и наблюдающиеся у всех Trinodini и Trichelodini латеральные складочки или бороздки.

Из двух основных типов жилкования крыльев (таблица, № 9) один, обнаруженный только у *Dermestes* (рис. 2б), можно принять за исходный для Dermestidae, так как характерная для него клиновидная ячейка имеется у представителей Archostemata и некоторых семейств Polyphaga.

Ноги копательного типа (таблица, № 13) хорошо развиты у *Rhopalosilphini* (рис. 1б), аналогичная специализация конечностей наблюдается и в трибе Attagenini, но она затрагивает только некоторые виды *Attagenus* и не достигает уровня, характерного для *Rhopalosilpha*.

Форма передних тазиков (таблица, № 14) довольно сильно варьирует в пределах семейства – от шаровидной до слабо поперечной или конической, но только у Orphilini имеются сильно поперечные тазики с бороздкой для вкладывания бедер и дополнительным сочленением, состоящим из мышелка на заднем отростке переднегруди и ямки на медиальной поверхности тазика (рис. 1в).

Задние тазики могут быть сведены к 3 основным типам (таблица, № 15). За плезиоморфное

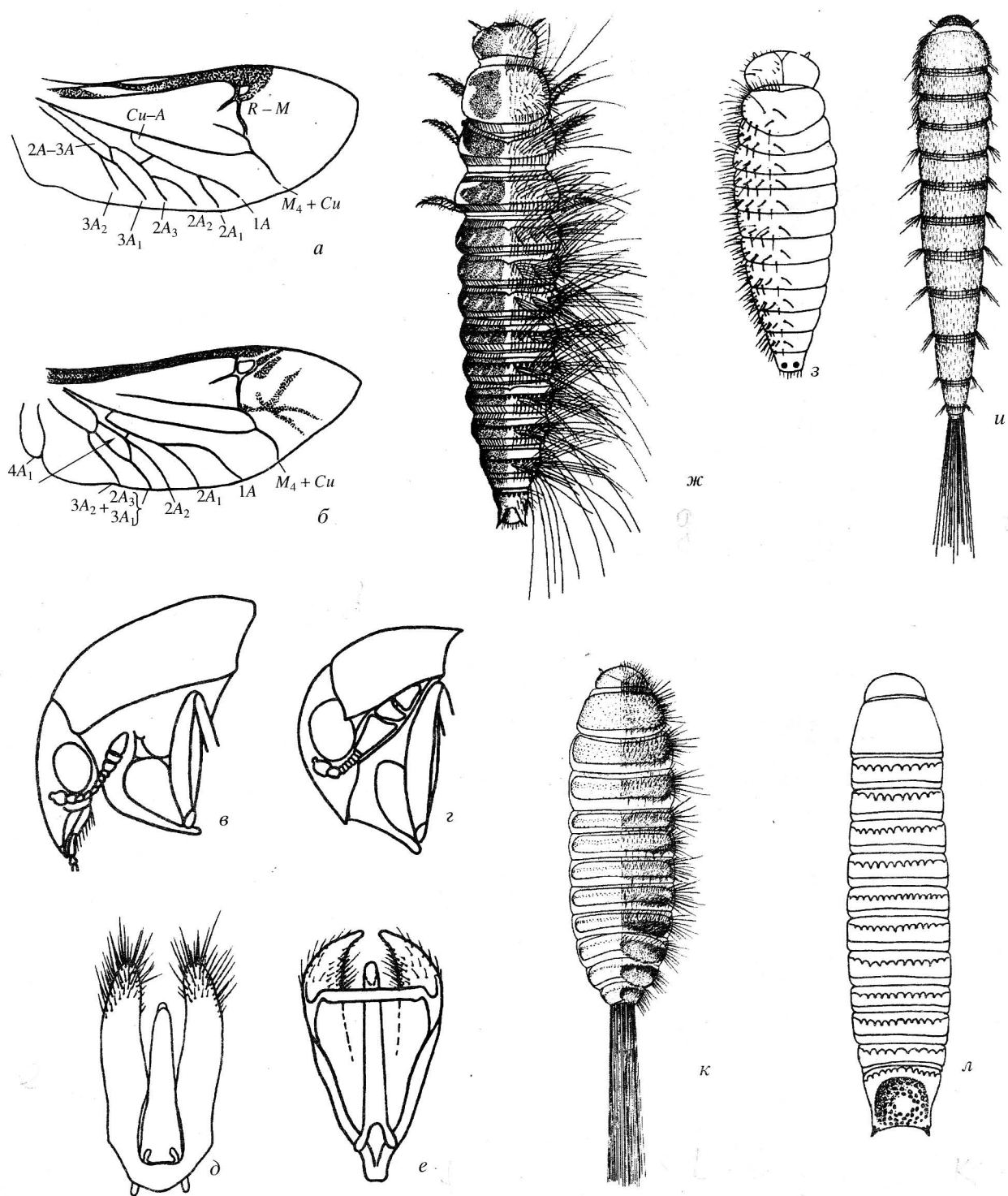


Рис. 2. *Megatoma undata* (L.) (а), *Dermestes bicolor* F., (б), *Attagenus unicolor* (Brahm.) (в), *Ctesias serra* (F.) (г), *Dermestes lardarius* L. (д), *Trogoderma bacrianum* Zhant. (е), *Dermestes maculatus* Deg. (ж), *Thorictus grandicollis* Ger. (з), *Attagenus fasciolatus* Sols. (и), *Trogoderma variabile* Ball. (к), *Orphilus niger* (Rossi) (л): а, б – крыло, стрелкой отмечена клиновидная ячейка, в, г – голова и переднегрудь, д, е – эдеагус, ж–л – личинка.

мание не принимается. У личинок *Dermestes* полностью склеротизованы 9-й и 10-й сегменты, кроме того частично или полностью склеротизована вентральная поверхность 7-го и 8-го сегментов.

Хорошо развитыми урогомфами (таблица, № 32) обладают все изученные личинки *Thorictodes*, *Thorictus* и почти все личинки *Dermestes*. Тенденция к уменьшению их размеров в послед-

нем роде заметна только у некоторых герпетобитонтов, а полная редукция обнаружена пока только у одного вида – *D. depressus* Geb., развивающегося в гнездах шмелей (Жантиев, Волкова, 1998). У этого вида наблюдается также общее ослабление склеротизации тергитов.

Личинки *Mariouta* и *Rhopalosilpha* остаются не изученными. Слишком краткое описание экзувия личинки *Trichelodes* (Blair, 1941) позволяет составить представление только о ее общем облике.

В результате филогенетического анализа была получена схема (кладограмма), представленная на рис. 4.

Ее рассмотрение целесообразно начать с трибы *Orphilini*, которая по ряду важных прогрессивных признаков может быть противопоставлена всем остальным кожеедам. К числу таких аутопоморфий относятся особенности строения ротового аппарата имаго (наличие молярного выступа на мандибулах), появление уникального не только для кожеедов, но и, возможно, отряда *Coeloptera* в целом дополнительного сочленения передних тазиков, отсутствие волосяного покрова и др. Их дополняют апоморфные признаки личинок: полуцилиндрическое тело, наличие молярных выступов на мандибулах, сильно модифицированный 9-й тергит, склеротизованная вентральная поверхность брюшка, фестончатые акротергиты. Все эти особенности объясняются тем, что, в отличие от остальных кожеедов, личинки *Orphilus* являются мицетофагами и активно прокладывают ходы в древесине, насыщенной гифами грибов, а жуки вынуждены прогрызать древесину по крайней мере для выхода из куколочной камеры.

Комплекс перечисленных морфологических и биологических особенностей настолько отделяет *Orphilini* от остальных кожеедов, что может возникнуть вопрос об их принадлежности к этому семейству. Однако анализ плезиоморфных признаков, таких как наличие глазка, эдеагуса “дерместоидного типа”, урогомф, строение максилл и эпифаринкса, дает основания считать всех кожеедов монофилетической группой.

Согласно кладограмме (рис. 4), после отделения *Orphilini* произошло разделение кожеедов на 2 основные ветви. У представителей правой ветви происходит специализация ротового аппарата, вызванная переходом к антофагии или афагии, возникают разнообразные модификации в строении усиков и появляется эдеагус “мегатомоидного” типа. Ни у одного из представителей этой группы не сохраняется клиновидная ячейка. У личинок наблюдается широкий спектр преобразований хет вплоть до возникновения стреловидных волосков, редукция урогомф и 10-го сегмента брюшка, а также специализация ротового аппарата.

Для второй, левой, ветви характерно сохранение комплекса альтернативных плезиоморфных признаков. К числу синапоморфий можно отнести только утрату глазка и укорочение отростка переднегруди. Другие прогрессивные преобразования возникают здесь только на уровне отдельных триб.

Анализируя далее эту часть кладограммы, мы видим, что от общего ствола, дающего в конечном итоге трибу *Dermestini*, отделяется ветвь, приводящая к образованию трех других триб. К сожалению, нам неизвестны личинки *Mariouta* и *Rhopalosilpha*, поэтому для обоснования этого филогенетического этапа были использованы только признаки имаго. В целом можно считать, что предки этой линии отличались от *Dermestini*, как минимум, двумя апоморфиями – закругленным основанием переднеспинки (обеспечивавшим большую подвижность переднегруди) и слабопоперечными задними тазиками, лишенными бедренных покрывшек. Эти преобразования в сочетании с уменьшением размеров тела, возможно, были связаны с переходом к обитанию в узких скважинах или ходах. По данным, полученным нами от В.Г. Долина, в Пакистане один из видов *Mariouta* встречается под камнями (сборы Х.И. Атамурадова).

Следующим этапом в развитии этой линии было появление мирмекофилов (*Thorictini*). Переход к жизни в гнездах муравьев повлек за собой глубокие структурные преобразования как имаго, так и личинок: утрату крыльев и срастание надкрылий, редукцию глаз, появление трихом и шаровидных задних тазиков, десклеротизацию покровов личинок, утрату стемм, специализацию хет и др. Из двух известных родов *Thorictini* один (*Thorictodes*) сохранил больше плезиоморфных признаков (отсутствие трихом) и внешнее сходство с представителями сестринской группы *Marioutini*. Напротив, многочисленные виды *Thorictus* продвинулись в этом направлении несколько дальше, что привело к появлению трихом, вторичному укреплению сочленения переднегруди и среднегруди, распластыванию боковых краев тела и др.

Что касается двух других триб – *Marioutini* и *Rhopalosilphini*, – то первая, по-видимому, сохранила максимальное сходство с предковой формой, в то время как вторая приобрела несколько адаптивных признаков, характерных для жуков, активно прокладывающих ходы в почве: копательные конечности, уплощенные глаза, укороченные усики с очень плотной булавой, увеличенные серповидные мандибулы, которые, возможно, используются для рыхления почвы, и, соответственно, увеличенную головную капсулу.

Возвращаясь далее к рассмотрению второй крупной группы триб (правая часть кладограммы на рис. 4), следует отметить, что образование *Att-*

agenini несомненно связано с переходом личинок к обитанию в рыхлых или сыпучих субстратах. Этим определяется изменение формы их тела (рис. 2*u*) и появление разнообразных кроющих чешуевидных хет. У видов, обитающих в песке или лессовой пыли, развиваются копательные ноги. Вместе с тем имаго Attagenini в целом сохраняют значительное число плезиоморфных черт, сближающих их с Dermestini. Более специализированные формы возникают только у псаммобионтов (копательные конечности у *Attagenus*, подрод *Telopes*). У высокоспециализированных видов, самцы которых, будучи афагами, летают в ночное время (*Egidyella*), развивается комплекс адаптивных признаков, характерный для представителей других семейств жесткокрылых, ведущих сходный образ жизни (например, *Petria*, *Alleculidae*) – увеличение булавы усиков (6–7 члеников), глаз, укорочение надкрылий, выдвижение 8-го (и частично 10-го) сегмента брюшка. По этим признакам род *Egidyella* может быть выделен в самостоятельную подтрибу. Подробнее эволюция Attagenini будет рассмотрена в специальной статье.

Личинки трех остальных триб, обитающие на поверхности субстрата или в скважинах, обладают удлинено-овальным, более или менее уплощенным телом, густо покрытым торчащими колосовидными или другими специализированными хетами. Их защитная функция сохраняется и после окукливания, так как последняя личиночная шкурка не сбрасывается, а только лопается по шву. С этим связана и утрата куколками урогомф.

Положение на кладограмме монотипической трибы Thylodriini и помещение ее в подсемейство Anthreninae (см. далее) может вызвать возражения. Основанием для них могут послужить удивительные морфологические особенности имаго и их отличия от остальных кожеедов. Действительно, необычный габитус по большей части бескрылых самцов и педоморфоз самок *Thylodrias contractus* не раз вызывали в прошлом сомнения в принадлежности этого удивительного вида к семейству Dermestidae. Однако знакомство с его личинками не только сразу же устраняет подобные предположения, но и однозначно свидетельствует о его чрезвычайной близости к трибе Trinodini. По существу личинки этих двух триб различаются только по двум признакам – числу стемм (3 и 6) и форме колосовидных хет, да и то у личинок старших возрастов (у *Thylodrias* они утолщены к концу). Сходство же проявляется даже в таких деталях как число папилл медиальной группы на эпифаринксе.

Резкое отклонение имаго *Thylodrias contractus* от общего для кожеедов типа объясняется тем, что его личинки выполняют расселительную функцию. Высказывавшееся ранее предположе-

ние (Жантiev, 1976), что они форезируют на млекопитающих и птицах, получило недавно подтверждение – личинки младших возрастов были найдены паразитологами в Киргизии в шерсти грызунов вместе с другими эктопаразитами (материалы предоставлены С.Н. Рыбиным).

Представители небольшой трибы Trinodini, развивающиеся только в гнездах пауков и сохранившие значительное число архаических черт, в имагинальной стадии не питаются, что привело к ослаблению их ротового аппарата (тип III₁). У представителей новозеландского рода *Trichelodes*, в отличие от других известных видов Trinodini, редуцирована медиальная часть переднегруди и увеличено число члеников булавы усиков до 6. Эти и некоторые другие второстепенные признаки были использованы для выделения самостоятельной трибы Trichelodini (Peacock, 1978). Однако комплексный анализ всех признаков имаго и тех ограниченных сведений о личинках, которыми мы располагаем (Blair, 1941), свидетельствуют о том, что различия между *Trichelodes* и остальными родами Trinodini не достигают уровня, характерного для других триб Dermestidae. Поэтому мы считаем необходимым понизить статус этого таксона до подтрибы.

Наиболее важным событием в эволюции предков Anthrenini, обеспечившим этой группе широчайшие адаптивные возможности, стало появление у личинок стреловидных хет (рис. 3*u*). Благодаря этому чрезвычайно эффективному средству, надежно защищающему личинок от любых хищных и паразитических членистоногих, представители этой трибы освоили широкий спектр мест скопления сухих веществ животного происхождения (гнезда птиц, перепончатокрылых, ходы ксилобионтов, скальные ниши, оотеки богомоллов и т.п.). Вторым важным фактором эволюционного успеха Anthrenini явился переход имаго к антофагии и соответствующие преобразования их ротового аппарата (II тип, рис. 1*e*).

Сравнивая далее Trinodini с Anthrenini, можно заключить, что помимо признаков, общих с Thylodriini, их объединяет только одна синапоморфия – наличие воротничка переднегруди (несомненно вторично утраченного у *Trichelodes*). У хорошо изученных личинок Trinodini и Anthrenini синапоморфий обнаружить не удастся, но по данным Била (Beal, 1959 и личное сообщение) у неописанных личинок одного из представителей первой трибы им были обнаружены хеты, занимающие промежуточное положение между колосовидными и стреловидными. Кроме того, на наличие сегментированных хет у *Trichelodes* указывал Блэйр (Blair, 1941), но это сообщение подверглось сомнениям (Peacock, 1978). Если в дальнейшем наличие подобных хет у личинок Trinodini будет

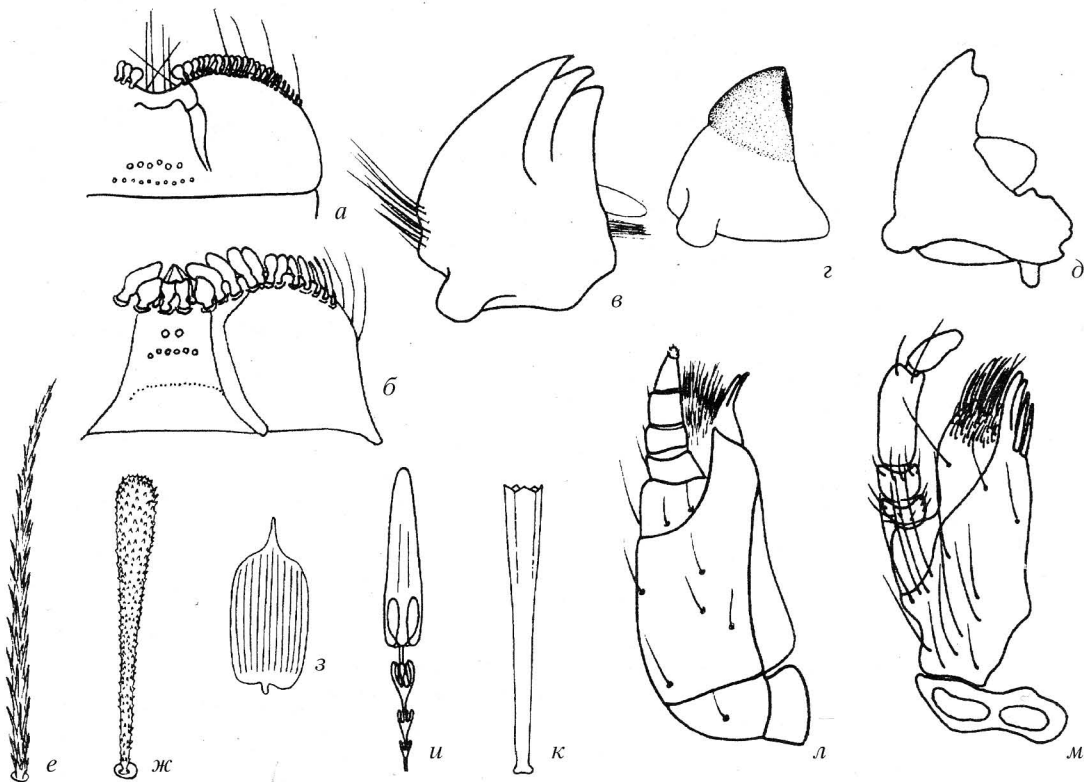


Рис. 3. Детали строения личинок Dermestidae: *Dermestes dimidiatus* Stev. (а), *Attagenus unicolor* (Brahm.) (б), *Dermestes dimidiatus* Stev. (в), *Thyloedrias contractus* Motsch. (г), *Orphilus niger* (Rossi) (д), *Dermestes frischii* Kug. (е), *Thyloedrias contractus* Motsch. (ж), *Attagenus pellio* (L.) (з), *Anthrenus museorum* (L.) (и), *Thorictus* sp. (к), *Dermestes dimidiatus* Stev. (л), *Attagenus unicolor* (Brahm.) (м); а, б – эпифаринкс; в–д – мандибула; е – колосовидная хета; ж – булавовидная хета; з – чешуевидная хета; и – вершина стреловидной хеты; к – притупленная хета; л, м – максилла.

подтверждено, мы получим неоспоримое свидетельство их ближайшего родства с Anthrenini.

Схема на рис. 4, как любая другая кладограмма, отражает только кладогенетический компонент филогении. Для представления анагенетического компонента и перехода от кладограммы к филограмме в последнее время предлагается изменять на схемах длину интернод пропорционально числу соответствующих апоморфий (Песенко, 1989; Павлинов, 1989). При этом всем признакам условно придается равный вес (отрезки на интернодах, соответствующие отдельным признакам, равны по длине), хотя признается, что реальный вклад разных признаков в величину анагенетического компонента может быть разным (Песенко, 1992).

Филогения семейства Dermestidae, построенная с учетом этих методов, изображена на рис. 5.

Эта схема (филограмма) иллюстрирует не только паттерн ветвления филетических линий, но и степень эволюционного прогресса в каждой из них. В частности, она позволяет наглядно продемонстрировать наличие нескольких таксонов,

сохранивших максимальное число плезиоморфных признаков и по существу являющихся предками других рецентных групп. К числу таких “плезионов” относятся 3 подтрибы (см. далее): Marioutina, Attagenina и Trinodina. Сравнение первой из них с Rhopalosilphina, второй – с Egidyellina и третьей – с Trichelodina свидетельствует о том, что в каждой паре один из таксонов обладает только плезиоморфным, а второй – апоморфным набором признаков. Это дает нам право считать первые 3 таксона предками трех других, что отражено в положении каждой пары на соответствующей ветви филограммы.

К числу относительно слабо продвинутых групп должна быть отнесена и триба Dermestini. Наличие у нее только трех апоморфий (по признакам личинок) указывает на ее архаичность и близость к предкам Dermestidae.

Система семейства Dermestidae

Переходя далее к обсуждению системы семейства, следует прежде всего отметить, что для ее построения были использованы обе полученные

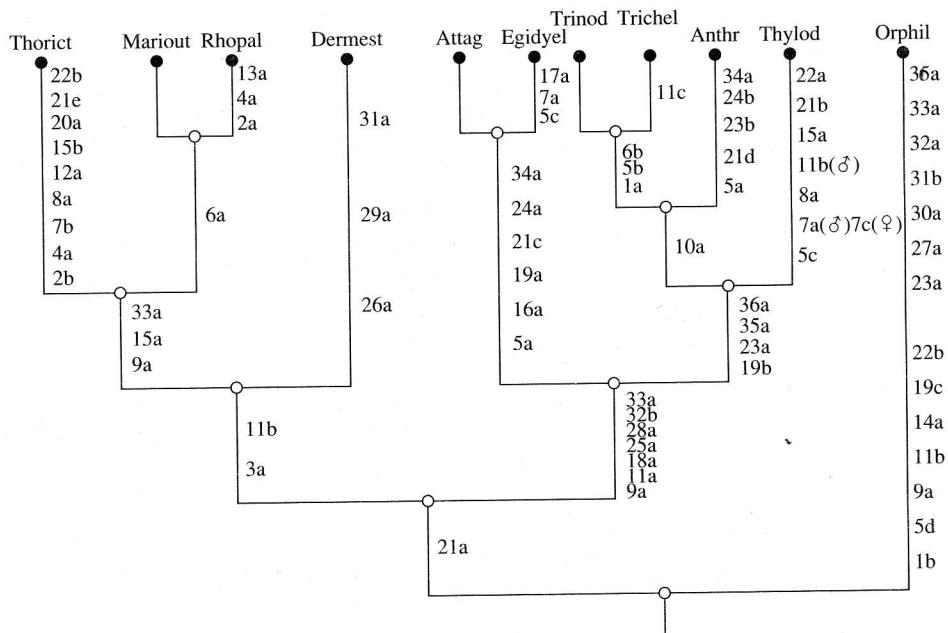


Рис. 4. Схема (кладограмма) филогенетических отношений между основными таксонами ("трибами") семейства Dermestidae. Названия таксонов даны в сокращении (см. текст). Числами и буквами обозначены признаки (см. таблицу).

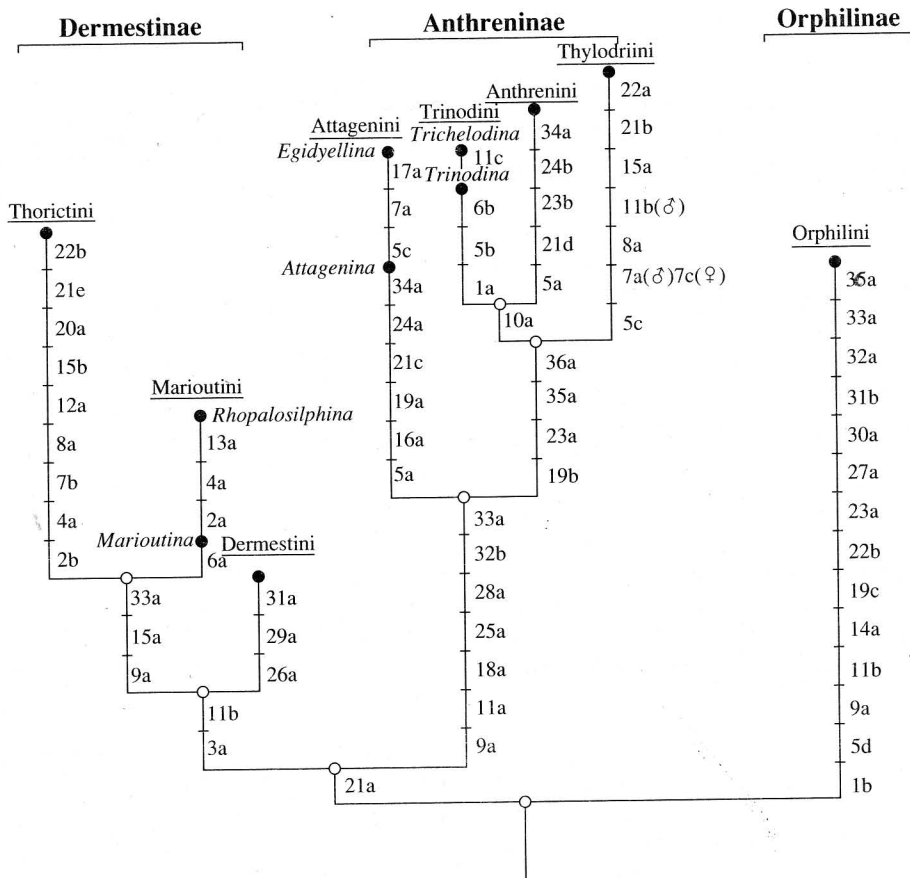


Рис. 5. Схема филогенетических отношений между подсемействами, трибами и подтрибами сем. Dermestidae. Числами и буквами обозначены признаки по таблице. Длина вертикальных отрезков интернод пропорциональна числу апоморфий.

ранее схемы – кладограмма и филограмма, но предпочтение отдавалось последней.

Использование подобных схем для таксономических целей, как известно, сопряжено с определенными трудностями, которые обусловлены необходимостью соблюдения принципа сестринских групп (Hennig, 1966). Строгое следование этому принципу требует полного соответствия между паттерном ветвления филетических линий и иерархией таксонов, что неизбежно ведет к увеличению числа таксономических уровней в системе. Стремясь не выходить за рамки существующей номенклатуры, мы использовали этот принцип в “слабой форме”, позволяющей отражать в системе не все уровни ветвления филетических линий.

Результаты нашего анализа не оставляют сомнения в том, что системы, в которых рассматриваемые нами таксоны (трибы) имеют равный ранг и не образуют никаких группировок, не соответствуют ни кладистической, ни филогенетической схемам.

Оставив на время в стороне трибу *Orphilini*, нельзя не признать, что остальные таксоны четко разделяются на 2 большие группы, которым должен быть присвоен ранг подсемейств – *Dermestinae* и *Anthreninae* (= *Megatominae* – Жантиев, 1976). Первое из них включает 3 трибы: *Dermestini*, *Thorictini*, и *Marioutini*. Отношения между *Mariouta* и *Rhopalosilpha* могут быть окончательно установлены только после описания их личинок. Если различия между ними окажутся значительными, появятся основания для сохранения за ними статуса триб. Сейчас же (по признакам имаго) мы вынуждены объединить их в одну трибу в качестве подтриб.

В подсемействе *Anthreninae* за всеми рассмотренными таксонами целесообразно сохранить статус триб. Теоретически возможное противопоставление *Attagenini* трем другим трибам потребовало бы введения дополнительной таксономической категории между подсемейством и трибой, что противоречит нашим задачам (см. ранее). По этой же причине нецелесообразно повышать ранг *Thylo driini*. Выделение же этого таксона в отдельное подсемейство не только придет в очевидное противоречие с данными филогенетического анализа, но и будет свидетельствовать о явной переоценке признаков имаго в ущерб не менее важным особенностям строения личинок.

Как ранее отмечалось, комплекс признаков, отличающий *Orphilini* от остальных кожеедов, настолько значителен, что может вызвать сомнения в их принадлежности к этому семейству. Некоторые из этих признаков в прошлом давали основания говорить о родственных связях *Orphilus* с *Cuscujoidea* (Paulian, 1942). Оставив в стороне эти сомнения, мы, тем не менее, вынуждены при-

знать, что *Orphilini* не могут быть помещены ни в одно из рассмотренных подсемейств *Dermestidae* не только потому, что они обладают уникальным комплексом аутапоморфий, но и потому, что у них сохранилось неповторимое сочетание важнейших плезиоморфных признаков – имагинального глазка и урогомф личинок, характерное, по видимому, только для предков *Dermestidae*. Все это вынуждает нас выделить третье подсемейство – *Orphilinae*.

В итоге предлагаемая нами система выглядит следующим образом:

Подсемейство *Dermestinae*

Триба *Dermestini*

Триба *Marioutini*

Подтриба *Marioutina*

Подтриба *Rhopalosilphina* stat. n.

Триба *Thorictini*

Подсемейство *Anthreninae*

Триба *Attagenini*

Подтриба *Attagenina*

Подтриба *Egidyellina* stat. n.

Триба *Trinodini*

Подтриба *Trinodina*

Подтриба *Trichelodina* stat. n.

Триба *Anthrenini*

Триба *Thylo driini*

Подсемейство *Orphilinae*

Ниже даны диагнозы всех этих таксонов.

Подсемейство Dermestinae Latreille, 1807

Имаго. Тело удлинненное, удлинненно-овальное или овальное. Кутикула покрыта короткими волосками. Лоб без глазка. Усики 11-члениковые с 3-члениковой булавой. Ротовой аппарат I типа. Переднегрудь без воротничка. Ее задний отросток укороченный, не разделяющий передние тазики. Передние тазики конусовидные или шаровидные, соприкасающиеся; средние – шаровидные, расставленные, задние – поперечные или шаровидные. Голени обычно с несколькими продольными рядами коротких шипиков или хет. Брюшко с пятью видимыми стернитами. Эдеагус “дерместоидного” типа.

Личинка. Тело веретенновидное. Тергиты покрыты колосовидными, либо простыми и припухлыми хетами, обычно образующими на тергитах брюшка косые ряды. Эпифаринкс без дистальной группы папилл. Мандибулы без перетяжки, степень их склеротизации возрастает постепенно от основания к вершине. Резцовый край с двумя-тремя зубцами. Лациния вооружена толь-

ко двумя сросшимися у основания зубцами. Максиллярные щупики 4-члениковые. Гуларная пластинка свободная, либо сросшаяся с субментумом. 9-й сегмент брюшка с урогомфами. 10-й — хорошо развит, либо редуцирован.

Куколка. Последняя личиночная шкурка сбрасывается полностью. На дорсальной стороне тела имеются пять зажимов. 9-й сегмент брюшка с урогомфами.

Триба Dermestini Latreille, 1807

Имаго. Тело сравнительно крупное — 6–11 мм, удлинненное или удлинненно-овальное. Глаза хорошо развиты. Членики булавы усиков свободные. Основание переднеспинки не закруглено. Крылья хорошо развиты, надкрылья свободные. Гипомеры переднегруди с неглубокими ямками для вкладывания булавы усиков. Задние тазики соприкасающиеся, поперечные, с бедренными покрывками. 1-й стернит брюшка с латеральными ямками или глубокими бороздками. У самцов большинства видов на 3–4-м (как исключение — 5-м) стернитах брюшка открываются отверстия специальных желез.

Личинка. Тергиты, как правило, сильно склеротизованы и покрыты колосовидными хетами, среди которых иногда встречаются их модификации — кистевидные или булавовидные хеты. Стеммы имеются (исключение — *D. depressus* Gebl.). Мандибулы с тремя зубцами, простекой и пучком волосков у основания внутреннего края. Гуларная пластинка слита с субментумом, 9–10-й, реже 7–10-й сегменты брюшка полностью склеротизованы. Урогомфы, как правило, хорошо развиты (у *D. lanarius* Ш. рудиментарны, у *D. depressus* Gebl. — отсутствуют). 10-й сегмент превращен в подталкиватель (pygopodium).

Триба Marioutini Jacobson, 1905

Имаго. Тело удлинненное, вальковатое. Длина 4–6 мм. Глаза хорошо развиты. Мандибулы с простекой. Переднеспинка с закругленным основанием. Крылья развиты, надкрылья свободные. Задние тазики поперечные, без бедренных покрывок. Железы на 3–5-м стернитах брюшка отсутствуют.

Подтриба Marioutina Jacobson, 1905

Имаго. Голова не увеличена. Глаза выпуклые. Все членики булавы антенн свободные. Мандибулы не выступающие, с двумя вершинными зубцами. 1-й стернит брюшка без латеральных вдавлений. Ноги не копательные.

Подтриба Rhopalosiphina Argow, 1929

Имаго. Голова очень крупная. Глаза уплощены. Усики с очень плотной (возможно, слитной) булавой. Мандибулы выступающие, с одним вершинным зубцом. 1-й стернит брюшка со слабыми латеральными вдавлениями. Ноги копательные.

Триба Thorictini Wollaston, 1854

Имаго. Мелкие формы (1.3–2.55 мм). Тело овальное, уплощенное или удлинненное, вальковатое. Глаза слабо развиты. Усики с более или менее слитной булавой. Мандибулы без простеки. Основание переднеспинки не закруглено. Надкрылья сросшиеся, крылья редуцированы. Гипомеры переднегруди с ямками для вкладывания булавы антенн. Среднегрудь, заднегрудь, иногда и переднегрудь с трихомами (*Thorictus*). Задние тазики шаровидные, без бедренных покрывок. 1-й стернит брюшка иногда с латеральными ямками (*Thorictodes*). Железы на 3–5-м стернитах брюшка отсутствуют.

Личинка. Тергиты не склеротизованы. Тело покрыто простыми и притупленными хетами. Стеммы отсутствуют. Мандибулы с двумя зубцами и простекой, без пучка волосков у основания внутреннего края. Гуларная пластинка не слита с субментумом. 10-й сегмент брюшка редуцирован.

Подсемейство Anthreninae LeConte, 1861

Имаго. Тело овальное, удлинненно-овальное или почти круглое, реже удлинненное или личинковидное (*Thylophorus*). Кутикула покрыта волосками или чешуйками. Глазок или его рудимент имеется. Антенны 4–11-члениковые, число члеников в булаве колеблется от 1 до 9. Ротовой аппарат II или III типа. Задний отросток переднегруди, как правило, разделяет тазики и упирается в диск среднегруди, на котором обычно есть соответствующая ямка или бороздка. Средние тазики расставленные, шаровидные или конусовидные. Задние — поперечные, соприкасающиеся, реже конусовидные, расставленные. Брюшко с пятью-восемью видимыми стернитами. Эдеагус “мегатомоидного” типа.

Личинка. Тело удлинненно-овальное или удлинненно-веретеновидное. Кутикула покрыта хетами двух-трех типов. 9-й сегмент брюшка часто с кисточкой из простых волосков. Эпифаринкс часто с дистальной группой папилл, медиальная группа состоит из 2, 4 или 6 папилл. Мандибулы с поперечной перетяжкой, их апикальная часть склеротизована гораздо сильнее базальной. Резцовый край вогнут, с двумя более или менее явственными зубцами. Простека обычно имеется. Лациния помимо двух сросшихся у основания крюч-

ков вооружена сильными хетами. Максиллярные щупики 3–4-члениковые. Гуларная пластинка свободная. Урогомфы отсутствуют.

Куколка. Последняя личиночная шкурка сбрасывается полностью, либо только лопаается по шву. В первом случае урогомфы имеются, во втором – отсутствуют. Дорсальная сторона тела часто с зажимами.

Триба Attagenini Castelnau, 1840

Имаго. Тело овальное, удлинено-овальное, иногда каплевидное. Кутикула покрыта волосками. Усики 10–11-члениковые с 3- или 6–7-члениковой булавой. Ротовой аппарат II или III типа. Переднегрудь без воротничка. Гипомеры без ямок для вкладывания булавы усиков. Передние тазики конусовидные, расставленные, средние – шаровидные, задние – поперечные, соприкасающиеся, с хорошо развитыми бедренными покровками. Ноги ходильные или копательные. 1-й членик задних лапок короче 2-го. Крылья хорошо развиты, надкрылья иногда укорочены. Брюшко с пятью-семью видимыми стернитами.

Личинка. Тело удлинено-веретеновидное. Помимо колосовидных хет кутикула часто покрыта чешуевидными и ребристыми хетами. 9-й сегмент брюшка с кисточкой из длинных, простых волосков. На каждой щеке располагается по 6 стемм. Усики длинные, длина двух первых члеников превышает их ширину в 3 раза. Мандибулы с простекой и пучком волосков у основания внутреннего края. Максиллярные щупики 4-члениковые. Эпифаринкс с двумя папиллами в дистальной группе (у некоторых видов отсутствуют) и шестью – в медиальной. У многих видов голени копательного типа.

Куколка. Последняя личиночная шкурка сбрасывается полностью. Зажимы и урогомфы, как правило, имеются.

Подтриба Attagenina Castelnau, 1840

Имаго. Глазок хорошо развит. Глаза умеренной величины. Усики 10–11-члениковые с 3-члениковой булавой. Ротовой аппарат II типа. Надкрылья не укорочены. Ноги ходильные или копательные. Брюшко с пятью видимыми стернитами.

Личинка. Верх, как правило, в прилегающих и коротких торчащих хетах. Длина последних не превышает суммарной длины двух тергитов. Простые волоски, образующие довольно длинную кисточку на заднем конце тела, покрывают всю поверхность или весь задний край 9-го тергита брюшка.

Куколка с шестью зажимами, урогомфы имеются.

Подтриба Egidyellina Semenov, 1916

Имаго. Известны только самцы. Глазок иногда недоразвит. Глаза крупные, выпуклые. Усики 11-члениковые с 6–7-члениковой булавой. Ротовой аппарат типа III₂. Ноги ходильные. Надкрылья более или менее укорочены. Брюшко с семью видимыми стернитами.

Личинка. Верх в прилегающих узких ланцетовидных хетах и торчащих простых волосках (их длина превышает суммарную длину 2–3 тергитов). Простые волоски, образующие короткую кисточку на заднем конце тела, сконцентрированы только у середины заднего края 9-го тергита брюшка.

Куколка без зажимов и урогомф.

Триба Trinodini Casey, 1900

Имаго. Тело овальное. Верх в торчащих волосках. Глазок иногда неясный. Усики 11-члениковые с 1–6-члениковой булавой. Ротовой аппарат типа III₁. Переднеспинка с двумя продольными складочками или бороздками по бокам. Переднегрудь с воротничком или редуцированной медиальной частью. Гипомеры без ямок для вкладывания булавы усиков. Крылья и надкрылья хорошо развиты. Брюшко с пятью видимыми стернитами

Личинка и куколка – см. Trinodina.

Подтриба Trinodina Casey, 1900

Имаго. Глазок явственный. Усики с 1–3-члениковой булавой. Переднеспинки с боковыми краями хотя бы в базальной половине. Переднегрудь с воротничком, ее медиальная часть не редуцирована. Передние тазики шаровидные, не выступающие. Задние – доходят только до эпистернов заднегрудки. У самок на 1-м или 5-м стернитах брюшка имеются пучки длинных волосков.

Личинка. Тело удлинено-овальное. Верх в длинных колосовидных хетах. 9-й сегмент брюшка без кисточки из простых волосков. Два первых членика усиков очень коротки (короче своей ширины приблизительно в 2 раза). Мандибулы без простеки. Эпифаринкс без дистальной группы папилл, медиальная группа состоит из четырех папилл.

Куколка. Последняя личиночная шкурка не сбрасывается. Зажимы и урогомфы отсутствуют.

Подтриба Trichelodina Peacock, 1978

Имаго. Глазок неясный. Усики с 4–6-члениковой булавой. Переднеспинка без заметных боковых краев, ее бока покрыты крупными бугорками. Медиальная часть переднегрудки редуцирована. Передние тазики удлиненные, выступаю-

щие. Задние – доходят до эпимеров заднегруди. Стерниты брюшка самок без пучков длинных волосков.

Триба Anthrenini LeConte, 1861

И м а г о. Тело овальное, удлинено-овальное или почти круглое. Кутикула покрыта волосками или чешуйками. Усики 4–11-члениковые с 1–9-члениковой булавой. Ротовой аппарат II типа. Переднегрудь с воротничком. На гипомерах часто имеются резко очерченные ямки для вкладывания булавы усиков. Среднегрудь с ямкой или бороздкой, в которую упирается задний отросток переднегруди. Передние и средние тазики шаровидные, расставленные, задние – поперечные, как правило, соприкасающиеся, с бедренными покрывками. Ноги ходильные. Бедря с бороздками для вкладывания голеней. Крылья и надкрылья хорошо развиты. Брюшко с пятью видимыми стернитами.

Л и ч и н к а. Тело удлиненное или овальное. Кутикула покрыта колосовидными и стреловидными хетами. Последние образуют на брюшных (а часто и на грудных) тергитах плотные подушечки. 9-й сегмент с подвижной кисточкой из простых волосков. На каждой щеке располагается по 6 стемм. По крайней мере 2-й членик усиков длиннее своей ширины. Мандибулы с простекой, но без пучка волосков на внутреннем крае. Эпифаринкс с 4–6 папиллами в дистальной группе, медиальная группа состоит из двух папилл. Голени никогда не бывают копательными.

К у к о л к а. Последняя личиночная шкурка не сбрасывается. Зажимы у многих форм редуцированы, если они имеются, число их не превышает 3. Урогомфы отсутствуют.

Триба Thylodriini Jacobson, 1905

И м а г о. Тело удлиненное (самец) или личинковидное (самка). Кутикула покрыта волосками. Усики 9-члениковые, 3 последних членика у самцов сильно, у самок слегка удлинены. Ротовой аппарат типа III₂. Переднегрудь без воротничка, ее задний отросток трапециевидный (самки) или треугольный (самцы). Ямки для вкладывания булавы усиков отсутствуют. Среднегрудь без медиальной ямки или бороздки. Все тазики конические, расставленные (у самцов передние тазики почти соприкасаются). Задние тазики лишены бедренных покрывок. Бедря без бороздок для вкладывания голеней. У самок крылья и надкрылья редуцированы, у самцов иногда отсутствуют крылья. Брюшко с семью (самцы) или восемью (самки) видимыми стернитами.

Л и ч и н к а. Тело удлиненно-овальное, сверху выпуклое, снизу уплощенное. Кутикула покрыта колосовидными и булавовидными хетами (по-

следние сосредоточены на краях тергитов). 9-й сегмент брюшка без пучка простых волосков. На каждой щеке располагаются 3 стеммы. Усики короткие, длина их 1-го членика не превышает его ширину. Мандибула без простеки и пучка волосков у основания внутреннего края. Максиллярные щупики 4-члениковые. Эпифаринкс без дистальной группы папилл, медиальная группа состоит из четырех папилл. Голени не копательные.

К у к о л к а. Последняя личиночная шкурка не сбрасывается. Урогомфы и зажимы отсутствуют.

Подсемейство Orphilinae LeConte, 1861

И м а г о. Тело коротко-овальное. Кутикула голая. Лоб с глазком. Антенны 11-члениковые с 3-члениковой булавой. Ротовой аппарат IV типа. Крылья и надкрылья хорошо развиты. Переднегрудь без воротничка. Ее задний отросток укороченный, не разделяющий передние тазики. Передние тазики очень длинные, поперечные, с дополнительным сочленением у вершины. Средние тазики шаровидные, расставленные, задние – поперечные, соприкасающиеся. Их латеральные края достигают боков тела. Бедренные покрывки хорошо развиты. Бедря с глубокими бороздками для вкладывания голеней. Брюшко с пятью видимыми стернитами. Эдеагус “дерместоидного” типа.

Л и ч и н к а. Тело полуцилиндрическое, параллельностороннее. Кутикула покрыта простыми длинными волосками и короткими изогнутыми хетами. Стеммы отсутствуют. Дистальная группа папилл на эпифаринксе отсутствует, медиальная – состоит из четырех папилл. Мандибулы без перетяжки. Резцовый край с двумя зубцами; на внутреннем крае имеется массивная простека и хорошо выраженный молярный выступ. Лациния вооружена двумя сросшимися у основания крючками. Макиллярные щупики 4-члениковые. Гуларная пластинка свободная. Антекостальные швы среднегруди, заднегруди и брюшных сегментов зубчатые (фестончатые). 9-й тергит брюшка с глубоким округлым вдавлением и двумя урогомфами, 10-й сегмент рудиментарный. Вентральная поверхность 1–8-го брюшных сегментов с явственными склеритами, 9-й сегмент полностью склеротизован.

К у к о л к а. Последняя личиночная шкурка сбрасывается полностью. Зажимы и урогомфы отсутствуют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность за помощь в работе профессору R.S. Beal (США), профессору В.Г. Долину, Б.А. Коротяеву, А.В. Компанцеву и О.С. Корсуновской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., 1976. Жуки-Кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 1–181.
- Жантиев Р.Д., Волкова Т.Г., 1998. Личинки жуков-кожеедов рода *Dermestes* (Coleoptera, Dermestidae) России и сопредельных стран. I. Подрод *Dermestes* // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 8. С. 891–897.
- Павлинов И.Я., 1989. Методы кладистики. М.: Изд-во МГУ. С. 3–118.
- Песенко Ю.А., 1989. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 206. С. 8–119. – 1992. Методологический анализ систематики и эколого-фаунистических исследований на основе изучения перепончатокрылых насекомых надсемейства Apoidea // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П., 1916. Поправка (Corrigendum) // Русск. энтомол. обозр. Т. XVI. С. 414.
- Пономаренко А.Г., 1969. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. М.: Наука. С. 1–239.
- Arrow G.J., 1929. A new genus of Silphid Coleoptera from Persia // Zool. Anz. Bd. 82. S. 96–99.
- Beal R.S., 1959. A key to the Nearctic genera of Dermestidae // The Coleopterologists' Bulletin, VXIII. P. 99–101. – 1959a. Notes on the biology and systematics of the Dermestid beetle genus *Apsectus* with descriptions of two new species // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 52 (2). P. 132–137. – 1961. Coleoptera, Dermestidae. Insects of Micronesia. V. 16(3). P. 109–131.
- Blair K.G., 1941. A new genus of Dermestidae (Col.) from New Zealand // Entomologist's Monthly Magazine. V. 77. P. 15–16.
- Böving A.G., Craighead F.C., 1930–1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera // Ent. Amer. VII (n.s.). P. 1–351.
- Crowson R.A., 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. L.: Lloyd. P. 1–187.
- Hennig W., 1966. Phylogenetic systematics. Urbana. P. 1–263.
- Hinton H.E. 1945. A monograph of the beetles associated with stored products. L. V. 1. P. 1–443.
- Lepesme P., Paulian R., 1939. Etude biologique et morphologique d'*Entomotrogus megatomoides* Rtt. (Col., Dermestidae) // Soc. Zool.de France. Bul. V. 64.
- Mroczkowsky M., 1968. Distribution of the Dermestidae (Coleoptera) of the world with a catalogue of all known species // Ann. zoologici. V. 26(3). P. 15–191.
- Paulian R., 1942. The larvae of the sub-family Orphilinae and their bearing on the systematic status of the family Dermestidae (Col.) // Ann. Entomol. Soc. America. V. 35. P. 393–396.
- Peacock E.R., 1978. *Trichelodes* (=Hexanodes) type of *Trichelodini* new tribe, and its affinities with the *Trinodini* (Coleoptera: Dermestidae) // New Zealand J. of Zoology. V. 5. P. 341–349.
- Rees B.E., 1943. Classification of the Dermestidae based on larval characters, with a key to the North American genera. Miscellaneous Publications, United States Department of Agriculture. № 511. P. 1–18.

CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF DERMESTIDS (COLEOPTERA, DERMESTIDAE)

R. D. Zhantiev

Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow 119899, Russia

Phylogenetic analysis of Dermestidae family was performed. Thirty-six morphological parameters of imago, larvae, and pupae were used. The cladogram and phylogram of Dermestidae are presented. The anagenetic component on the phylogram is reflected by the length of internodes which is proportional to the number of apomorphic characters. A new classification of Dermestidae is proposed. The family is divided into three subfamilies: Dermestinae, Anthreninae, and Orphilinae. The first subfamily consists of the tribes Dermestini, Marioutini, and Thorictini; the second one includes the tribes Attagenini, Trinodini, Anthrenini, Thylo driini; the third subfamily is monotypic. Marioutini tribe is subdivided into Marioutina and Rhopalosilphina subtribes; Attagenini tribe includes Attagenina and Egidyellina subtribes; Trinodini tribe consists of Trinodina and Trichelodina subtribes. Diagnoses of these taxa are given.