

А. Г. Кирейчук

АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ГЕНИТАЛИЙ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ И ОБОСНОВАНИЯ СИСТЕМЫ СЕМ. NITIDULIDAE (COLEOPTERA)

Жуки-блестянки (Nitidulidae), как и ряд других семейств секции Clavicornia, довольно разнообразны как по строению, так и по особенностям образа жизни, хотя это семейство сравнительно небольшое: около 3000 описанных видов и, по-видимому, столько же рецентных видов остаются пока не описанными. Почти все авторы рассматривают эту группу как сохранившую среди Clavicornia наибольшее число структур в архаичном или близком к нему состоянии.

По наружному строению в семействе можно выделить 3 более или менее выраженные группы:

1) Kateretinae — имеют слабо уплощенное сверху и снизу тело, с несколько укороченными надкрыльями, узкими и слабо уплощенными ногами, нерассеченным лабрумом, двумя узкими лопастями максилл, причем вершина галеа несет адоральный пузырек; 11-члениковые усики — с некомпактной и неуплощенной булавой.

2) Calonecrinae — похожи на Kateretinae, однако максиллы с 1 широкой лопастью сходны с таковыми у остальных подсемейств (3-я группа), но в отличие от всех объединяемых в семейство блестянок форм имеют 10-члениковые усики с 1-члениковой неуплощенной булавой и линзовидными предпоследними члениками, а вершины их надкрылий отчетливо вырезаны у наружных углов.

3) Все остальные блестянки имеют сравнительно уплощенное тело, по крайней мере снизу, уплощенные и в той или иной мере расширенные ноги, полные или укороченные надкрылья, рассеченный или полностью сросшийся со лбом лабрум, одну широкую лопасть максилл, 11-члениковые усики с 3—8-члениковой уплощенной булавой, которая у большинства компактная, но у некоторых с разобщенными члениками. Эта группа наиболее обильна, разнообразна по облику и показывает многочисленные параллелизмы.

Сравнение строения гениталий, особенно у самцов, позволяет выделить 3 группы, не вполне совпадающие с вышеуказанными:

I. Kateretinae. Самец: эдеагус асимметричный; пенис в виде косо срезанной на вершине, сильно склеротизованной трубки или конуса; тегмен с прикрепленными узкими параметрами (рис. 1, а—в); самка: яйцеклад неотчетливо дифференцирован на отдельные склериты.

II. Все остальные Nitidulidae. Самец: эдеагус симметричный; пенис дорсально уплощен, тегмен без прикрепленных параметров. Самка: яйцеклад с дифференцированными склеритами; за немногими исключениями, явно вторичной мембранизацией склеритов.

IIa. Calonecrinae, Saurophilinae, комплекс родов Erygaea и род *Amphicrosus*. Самец: пенис мембранизован и относительно укорочен, его вершинное отверстие обычно почти субапикально; тегмен очень глубоко дорсально рассечен, с охватывающими пенис снизу отростками, его вилоквидный склерит с длинной рукоятью и короткими ветвями (рис. 1, г—е).

IIб. Cillaeinae, Nitidulinae, Meligethinae и Curytarchinae. Самец: пенис склеротизован и редко укорочен, его вершинное отверстие — дорсально или прикрыто почти доходящей до его вершины цельной или рассеченной лопастью; тегмен не рассечено или самое большее с неглубокой выемкой, его вилоквидный склерит, как правило, со сравнительно короткой рукоятью и длинными ветвями (рис. 1, ж—и).

Есть все основания полагать, что механизм работы эдеагусов перечисленных типов существенно различен и заслуживает специального исследования. В первом приближении его состояние во время функционирования показано на рис. 2.

Межгрупповое сравнение семейств секции показало, что сходство *Kateretinae* и *Salopescinae* определяется плезiomорфными признаками, и только укороченные надкрылья и сильно редуцированное жилкование крыльев являются производными, которые, однако, могли развиться параллельно. Синапоморфий, которые свидетельствовали бы о монофилетичности, нет у *Kateretinae* не только с *Salopescinae*, но и с остальными блестянками. Данное обстоятельство ставит

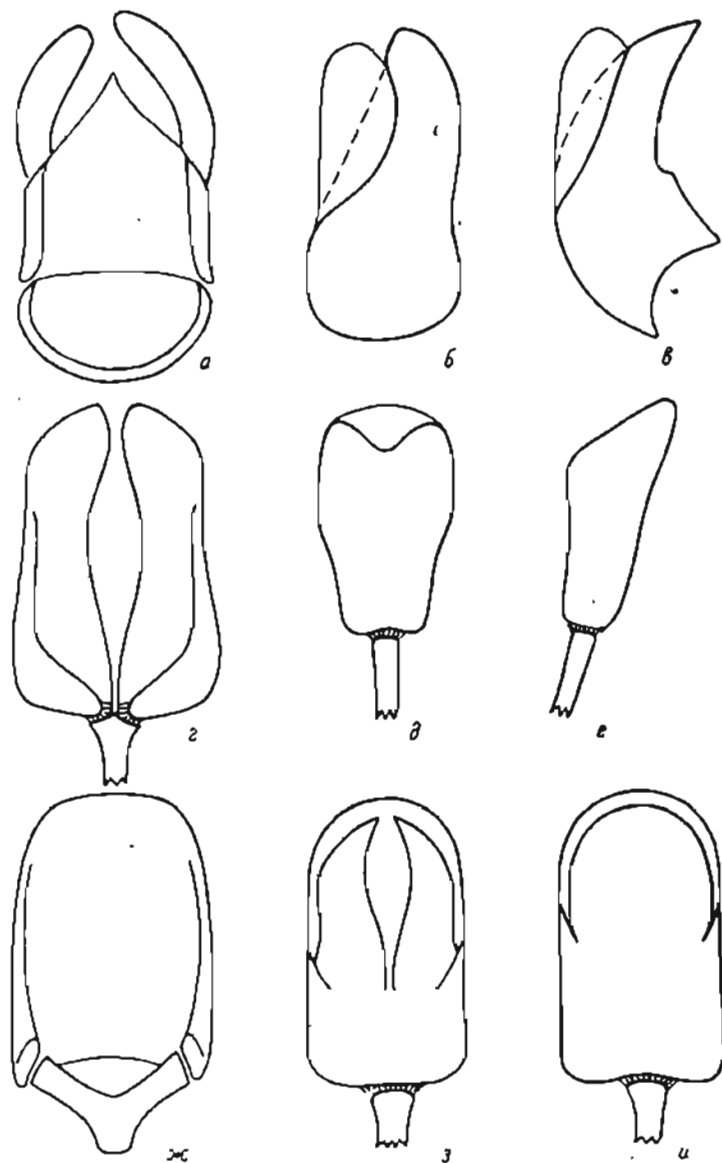


Рис. 1. Типы строения эдегусов.

Kateretinae: а — тегмен с вентральной стороны, б — пенис с дорсальной стороны, в — то же сбоку; *Salopescinae*, *Sagrophilinae*: г — тегмен с вентральной стороны, д — пенис с дорсальной стороны, е — то же сбоку; *Suboscephalinae*, *Cryptarchinae*, *Cillacinae*, *Meligethinae*, *Nitidulinae*: ж — тегмен с вентральной стороны, з, и — пенис с дорсальной стороны.

под сомнение традиционное объединение этих групп в одно семейство и дает более надежное основание для недавно высказанного мнения Аудизио (Audisio, 1984) о целесообразности разделения этих групп. Группа *Kateretinae* обнаруживает много плезiomорфий для секции *Clavicornia* в целом как в наружном строении, так и в строении гениталий, при этом наибольшее сходство, в том числе и в особенностях строения эдегуса, эта группа показывает с представителями реликтового семейства *Boagiiidae*, охватывающего небольшое число видов с очень рассеянным распространением: Австралия, Новая Зеландия, Оклендские острова, Южная Америка, южная Африка (африканские формы этого семейства еще не описаны). Очень возможно, что подсем. *Katere-*

inae и Boganiidae целесообразно трактовать как сестринские группы, филогенетически разошедшиеся позднее, чем их общий предок обособился от предков остальных семейств секции. Следовательно, таксон Kateretinae необходимо поднять до ранга семейства, которое в силу большого числа архаичных черт должно, по-видимому, занимать место в системе секции, принадлежавшее до сих пор сем. Nitidulidae.

В свете новых представлений следует также пересмотреть положение рода *Cybocephalus* и близких форм. Согласно выше выделенным признакам гениталий, последние можно расположить в группе IIa, а по наружному строению — в группе 3. Несмотря на многие отличия в наружном строении, связанные с уменьшением размеров, редукцией отдельных органов и преобразованием склеритов для обеспечения сворачивания тела, *Cybocephalidae* имеют характер-

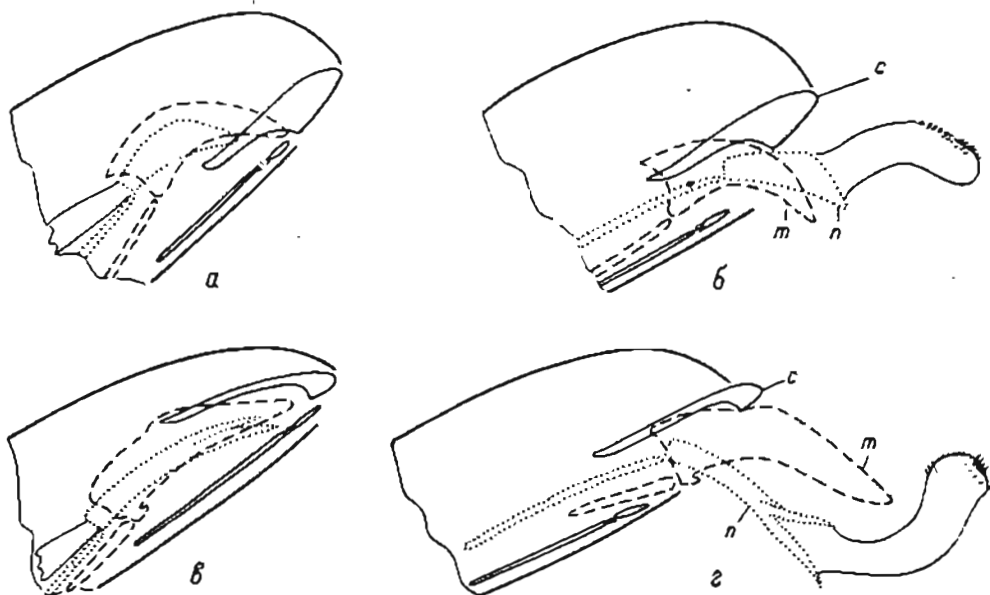


Рис. 2. Механизм работы эдеагусов. Сагиттальный разрез.

Calopescinae, Saprophilinae: а — эдеагус в покое, б — то же с вывернутым внутренним мешком пениса; *Cybocephalinae, Cryptarchinae, Cillaciinae, Meligethinae, Nitidulinae*: в — эдеагус в покое, г — то же с вывернутым внутренним мешком пениса (с — анальный склерит, т — тегмен, п — пенис).

ные для блестянок уплощенную компактную булаву усиков, 1-лопастную максиллу и другие существенные черты, свойственные всем блестянкам. Поэтому последнюю группу естественно рассматривать в ранге подсемейства в составе сем. Nitidulidae, как ранее предлагал Кроусон (Crowson, 1955).

В строении гениталий самцов и самок *Calopescinae* имеются все черты, характерные для остальных блестянок, особенно для группы IIa, а поскольку их строение довольно специфично и вряд ли явилось результатом параллельного развития, то эти структуры можно интерпретировать как синапоморфии, подтверждающие монофилетичность обладающих ими форм. К тому же, максилла *Calopescinae* очень сходна с таковой у остальных блестянок и вместе с тем достаточно характерна, что опять же вряд ли можно объяснить параллелизмом развития. Поэтому группа *Calopescinae*, несмотря на ряд плезиоморфий секции *Clavicornia*, отсутствующих у остальных блестянок, по всей видимости, является сестринской группой последних, находясь с ними в очень близком родстве.

Два типа строения гениталий IIa и IIб не обнаруживают переходов, хотя тенденция к срастанию вырезки между лопастями тегмена проявляется у многих форм с типом эдеагуса IIa. Можно предположить, что эти типы соответствуют двум филогенетическим линиям, сводимым к общему корню. При этом тип IIa может быть плезиоморфным по отношению к IIб, поскольку этот тип имеется не только у явно эволюционно продвинутых форм с синапоморфиями, общими для видов линии IIб, но и у архаичных *Calopescinae*. Если эти рассуждения считать доказательными, то комплекс родов *Erigaea* и род *Amphicrossus* следует рассматривать не в составе подсем. Nitidulinae, к которому их ранее относили, а в составе

подсем. *Carpophilinae* и выделять их в качестве двух самостоятельных триб или может быть в ранге подсемейств линии IIa.

Эволюцию семейства теперь можно представить следующим образом (рис. 3). Предок блестянок, по-видимому, имел довольно много плезиоморфных для всей секции черт в строении и биологических особенностях. Наиболее вероятно, что он был так же, как и большинство современных форм из разных подсемейств, мицетофагом, а скорее всего ксиломицетофагом, т. е. трофически был связан с грибами, плазмодиями миксофитов и, возможно, другими агентами разложения древесины. Уже на ранних этапах становления семейства (может быть,

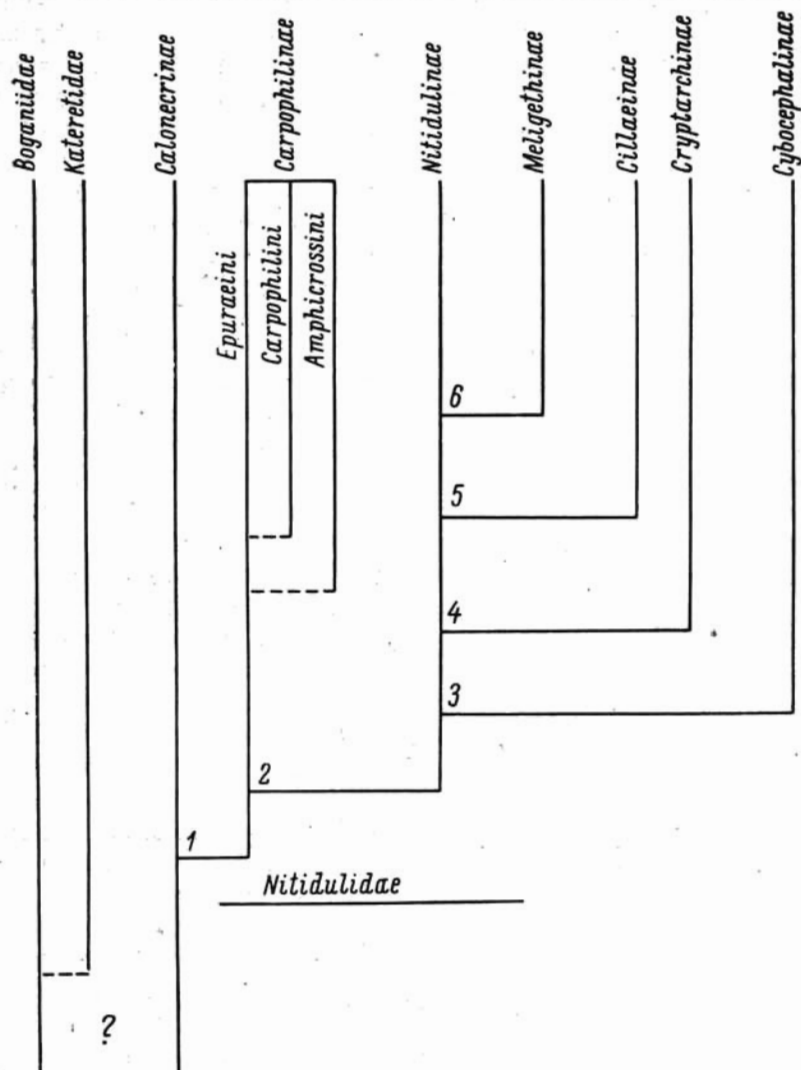


Рис. 3. Схема филогенетических отношений семейств *Kateretidae*, *Boganiidae*, *Nitidulidae*.
Объяснения в тексте.

в триасе) в максилле произошла редукция галеа, отросток переднегруди стал довольно широким и заходящим далеко на среднегрудь, а в эдеагусе исчезли причлененные парамеры, при этом оставшаяся часть фалобазы окружила основание пениса и на ее дорсальной стороне возникла глубокая вырезка, в которую проходит выпячивающийся наружу пенис.

Первое разветвление, можно предположить, было связано с уплощением тела (в частности, его нижней стороны) и соответствующим уплощением и расширением ног, по наружному краю средних и задних голеней которых развились 2 отчетливых ранта с шипиками, формированием уплощенной компактной булавы усиков и глубоко рассеченного лабрума. Вероятно, что эти изменения до некоторой степени связаны с адаптацией к условиям жизни под корой или в расслаивающейся древесине. Из форм, у которых не произошли такие изменения, до настоящего времени дожили лишь ориентальные виды рода *Calonecrus*,

которые, однако, приобрели ряд уже упомянутых аутопоморфий. Экологически и трофически все активные фазы жизненного цикла этих видов связаны с забродившим соком диптерокарповых.

Второе прослеживающееся разветвление отчетливо заметно главным образом в преобразовании генитальных структур самца: у одних сохранилось более архаичное строение эдеагуса, у других тегмен превратился в уплощенную нерассеченную пластинку, а пенис — в склеротизованное образование с 1 или 2 лопастями, прикрывающими вершинное отверстие. Эволюция обеих групп в силу ряда общих анагенетических тенденций дала параллельные направления как по строению, так и по образу жизни. С грибами связаны внешне очень сходные виды рода *Cyathramus* (Nitidulinae) и Amphicrossini. Развитие полной антофагии, т. е. жизненного цикла, активные фазы которого питаются преимущественно пылью высших растений, привело к формированию упрощенных и сходных по строению форм Erygaeini и Meligethinae. Укорочение надкрылий и увеличение подвижности брюшка привели к сходству Carporophilini и Cillaeinae. Однако, как можно допустить на основании рецентных форм, темпы структурных преобразований в линиях IIa и IIб были разными. Если первые эволюционировали, по-видимому, сравнительно медленно и дали 3 слабо дифференцированные группы, обозначенные мною как трибы, то во второй группе морфогенез протекал более продуктивно.

Данные по распространению позволяют предположить, что подсемейства CRYPTARCHINAE и SUBOSERPHALINAE со всеветным ареалом имеют, возможно, более древнее обособление от общего ствола IIб. Обособление ныне очень мономорфной и обильной специализированными видами группы SUBOSERPHALINAE, возможно, произошло раньше, поскольку, помимо ограниченности расселительных способностей, в этой группе несравненно больше апоморфных черт, нежели у CRYPTARCHINAE. Формирование группы, по-видимому, было связано с приспособлением их предков к питанию на грибах, связанных с выделениями равнокрылых, и последовавшим переходом в узкую экологическую нишу, а именно, к хищничеству всех активных фаз этой группы на щитовках.

Обособление CRYPTARCHINAE сопровождалось главным образом морфологическими перестройками, наиболее характерной и высоко специализированной из которых является срастание лабрума и клипеальной части эпикраннума. Предками этой группы были также микетофильные формы, возможно, сходные с современными представителями комплекса родов, близких к Nitidula.

Вероятно, в более позднее время обособилась группа, давшая подсем. CILLAEINAE. Архаичные формы его ограничены в своем распространении почти исключительно Гавайскими островами, где они достигли чрезвычайного разнообразия и обилия, что свидетельствует о их происхождении не позднее эоцена. Эти архаичные формы показывают наибольшее сходство с представителями родов комплекса Nitidula. Продвинутое формы Cillaeinae имеют преимущественно пантропическое распространение, правда, немало их представлено и в умеренных областях Южного полушария, и только немногие приурочены к Неарктике, а несколько первоначально тропических видов, завозимых с древесины и плодами, стали карантинными объектами в Палеарктике.

Распространение подавляющего большинства Meligethinae ограничивается странами Старого Света, и только виды архаичного рода *Pria* обнаружены в Новой Каледонии и Австралии, а несколько видов продвинутых родов Meligethinae проникли в западные и северные районы Северной Америки. Предки этой группы были, по-видимому, близки к предкам представителей комплекса родов *Aethina*. Формирование Meligethinae как обособленной группы связано с освоением новой для их предков экологической ниши — переходом к жизни на цветках, который происходил независимо несколько раз в разных группах блестянок: Erygaeini trib. n., Carporophilini, Nitidulinae, Meligethinae. Тем не менее из всех антофильных групп только последние приобрели достаточно много специализированных черт, позволяющих рассматривать их как наиболее молодое подсемейство блестянок.

Подсем. CARPHILINAE sensu n.

Тело обычно удлиненное, уплощенное или выпуклое по бокам, или если оно овальное, то с покатыми боками. Усики почти всегда с 3-члениковой немодифицированной (компактной) булавой, только у видов *Haptoncognathus* они удлинены, а их булава — с разобщенными друг от друга члениками. Переднеспинка часто без базального канта. Надкрылья обычно более или менее укорочены, только у некоторых *Amphicrossus* они почти полные. Отросток переднегруди чаще узкий, его вершина никогда не бывает вертикально обрезанной, а всегда в виде складки. Передние тазиковые впадины не полностью замкнутые, с мембранизованной задней стенкой или реже полностью замкнутые с узкой склеротизованной складкой по заднему краю. Анальный склерит самца отчетливо выступает и нередко подогнут на вентральную сторону, и только у *Amphicrossini* не выступает или едва выступает. Последний брюшной стернит самца нередко глубоко вырезан по заднему краю, часто с предвершинным углублением или даже с подвижной лопастью посередине. Тегмен с глубокой дорсальной вырезкой, разделяющей его на латеральные лопасти. Пенис короткий, мембранизованный или очень слабо склеротизован с субапикальным вершинным отверстием.

Д и а г н о з. Подсем. Carporphilinae в новом понимании довольно разнообразно, некоторые его виды сходны с частью Nitidulinae, а некоторые с Cillaeinae; однако оно отчетливо отличается от основной массы представителей обеих групп строением эдегуса, а также часто далеко выступающим анальным склеритом самца, нередко подогнутым на вентральную сторону, или если он едва заметен, то последний стернит брюшка глубоко вырезан с подвижной лопастью посередине.

Триба EPURAEINI Kirejtshuk, trib. n.

Типовой род *Eपुरaea* Erichson, 1843

Тело более или менее продолговатое, уплощенное; без выраженного базального канта переднеспинки; надкрылья часто поперечно обрезанные и укороченные, никогда не оставляют непокрытым предпоследний тергит брюшка полностью, т. е. самое большее оставляют непокрытыми пигидий и нередко вершину предпоследнего тергита. Анальный склерит самца всегда выступающий назад и плоский, никогда не подогнут на нижнюю сторону. Последний брюшной стернит никогда глубоко не вырезан посередине.

Состав: *Amystrops* Grouv., 1906; *Apria* Grouvelle, 1919; *Eपुरaea* Erichson, 1843; *Grouvellia* Kirejtshuk, 1984; *Haptoncognathus* Gillogly, 1962; *Haptoncus* Murray, 1864 (включая *Haptoncurina* Jelinek, 1977); *Pareपुरaea* Jelinek, 1977; *Trimenus* Murray, 1864; *Tritesus* Heller, 1916. Кроме того, в эту трибу, по-видимому, следует включить неизвестные мне роды: *Cryptoraea* Reitter, 1873; *Cychropiestus* Reitter, 1875; *Prioschema* Reitter, 1876 и *Propetes* Reitter, 1876. Род *Thaenioncus* Kirejtshuk, 1984 занимает как бы промежуточное положение между *Eपुरaeini* trib. n. и *Carporphilini*, имея генитальные структуры, как у представителей первой, а наружное строение скорее как у таковых из второй трибы. Наконец, возможно, к этой же трибе должны относиться слабо изученные таксоны: *Eपुरaeopsis* Reitter, 1875; *Eumystrops* Sharp, 1889; *Craptonura* Reitter, 1875; *Somaphorus* Murray, 1864.

Д и а г н о з. Триба отличается от *Carporphilini* и *Amphicrossini* trib. n. далеко выступающим назад анальным склеритом и отсутствием вырезки на последнем брюшном стерните самца, а также формой тела более уплощенной, чем у *Carporphilini*. и более продолговатой, чем у *Amphicrossini* trib. n.

Триба CARPHILINI Erichson, 1843

Д и а г н о з. Эта триба отличается от предыдущей вершиной брюшка самца: подогнутым на вентральную сторону анальным склеритом и вырезанной вершинной последнего стернита, а также более выпуклым телом, как правило,

с резко ниспадающими боками. С другой стороны, она отличается от *Amphicrossini* trib. n. выступающим на вентральной стороне анальным склеритом и отсутствием выраженной подвижной лопасти на последнем стерните самца, а также более удлиненным телом с резко ниспадающими боками.

Триба AMPHICROSSINI Kirejtshuk, trib. n.

Типовой и единственный род — *Amphicrossus* Erichson, 1843

Тело более или менее овальное с плавно ниспадающими боками, без отчетливого базального канта переднеспинки; надкрылья слабо или едва укорочены, за их вершины выступают самое большее пигидий и иногда вершина предыдущего тергита. Анальный склерит самца небольшой и плоский, никогда далеко не выступающий назад и не подогнут на вентральную сторону. Последний брюшной стернит самца глубоко вырезан посередине, с хорошо выраженной подвижной лопастью.

Д и а г н о з. От обеих предыдущих триб отличается овальным телом с покатыми боками и вершиной брюшка самца: невыступающим анальным склеритом и подвижной лопастью на последнем брюшном стерните.

Л И Т Е Р А Т У Р А

Кирейчук А. Г. Систематическое положение рода *Calonecrus* J. Thomson и замечания по филогении семейства жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae). — Энтомол. обозрение, 1982, т. 61, вып. 1, стр. 117—130.

Audisio P. Necessità di ridefinizione delle sottofamiglie nei Nitidulidae e nuove prospettive per la ricostruzione filogenetica del gruppo (Coleoptera). — Boll. Zool., 1984, vol. 51, Suppl., p. 1—5.

Crowson R. A. Natural classification of the families of Coleoptera. London, 1955. 187 p.

Общая энтомология. — Л.: Наука, 1986. — 28—31. — (Тр. ВЭО; Т. 68)

А. Г. Шатровский

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВОДОЛЮБОВ (COLEOPTERA, HYDROPHILIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР И КАВКАЗА

Изучение фондовых коллекций водолюбов Зоологического института АН СССР в Ленинграде, Зоологического музея МГУ и некоторых других материалов позволило выявить ряд закономерностей в распространении семейства на территории европейской части СССР и Кавказа.

На изучаемой территории обнаружены 154 вида из 21 рода семейства Hydrophilidae. Это составляет относительно небольшую часть мировой фауны, насчитывающей около 2200 известных видов, распространенных преимущественно в тропических зонах; 127 видов найдены на территории европейской части страны, 106 — на Кавказе (включая восточное Закавказье).

Распределение видов по зонам, выделенным в соответствии с типом растительности (Физико-географический атлас мира, 1964) и в зависимости от рельефа, представлено в табл. 1. Наиболее богато представлен род *Helophorus* Ill. (57 видов), что составляет около $\frac{1}{3}$ мировой фауны, насчитывающей 145 известных видов. Бедно представлены роды, распространенные большей частью в Северной и Центральной Америке: *Crenitis* Bed. — 1 вид (в мировой фауне — 14 видов), *Cymbiodyta* Bed. — 1 (29) и *Chaetarthria* Bed. — 1 (44), а также приуроченные к тропическим зонам: *Enochrus* Thoms. — 10 (173), *Berosus* Leach — 5 (202) и *Helochares* Muls. — 1 (178).

Наиболее богат видовой состав неморальной и степной зон, наиболее беден — зоны тундры. Ряд авторов (Арнольди, 1952; Медведев, 1957; Крыжанов-