

rest structures. Wide parallelisms with distinct adaptive value may rise in unrelated groups, but in these cases the characters separately developed are not correlated with tendencies inherited from a common ancestor and with any autonomic character.

Limits of related complexes in the Tenebrionidae allow to define the prohibitions often expressed within the bounds of separate groups as impossibility of development of organs that originated with a certain regularity in other groups.

Thus, study of evolutionary tendencies in different Tenebrionid groups allow to value objectively origin of similarity as a clue to the problems of kinship relations between these groups.

А. Г. Кирейчук

О СТАНОВЛЕНИИ ФИЛЛОФАГИИ (ФИЛЛОФАГИЗАЦИИ) СРЕДИ ЖУКОВ (COLEOPTERA)

A. G. Kirejtshuk. On formation of phyllophagy (phyllophagization) among beetles (Coleoptera)

В настоящей работе обсуждается гипотеза о наиболее вероятных путях перехода жуков к питанию живыми вегетативными органами высших растений от исходной мицетофагии через промежуточный этап питания пыльцой и другими частями генеративных органов растений. Ранее на Будапештском симпозиуме по энтомофауне Средней Европы мною был сделан доклад о различных путях становления антофагии среди жуков (Kirejtshuk, 1984). Основное содержание высказанной тогда гипотезы сводилось к тому, что при всем возможном разнообразии приспособлений к питанию пыльцой высших растений во всех активных фазах жизненного цикла преобладающим скорее всего был переход взрослых жуков к питанию пыльцой, а в дальнейшем также и их личинок (полная антофагия) от предшествующей грибной диеты. Формирование устойчивых трофических связей с генеративными органами открывало жукам перспективу дальнейшего освоения других органов растений. Ограничение мобильности жизненного цикла жуков определяется главным образом трудностями трансформации в диете и субстрате обитания личинок, в то время как взрослые жуки весьма пластичны в своих отношениях со средой, а питание последних на цветках может вызываться разными причинами. В настоящей работе предложенная схема дополнена одним звеном — становление филлофагии также и через промежуточную карпофагию или фитоэмбриофагию. В связи с очевидной независимостью освоения разными группами жуков питания мягкими частями живых вегетативных органов растений этот процесс назван здесь «филлофагизацией» по аналогии с уже используемыми в литературе «маммализацией», «артроподизацией», «ангиосперматизацией» (Красилов, 1977; 1986), поскольку в группах, где протекает этот процесс, он сопровождается параллельно возникающим и усаливающимся сходством ряда структур.

Сообщение на симпозиуме в 1983 г., а также и эта работа представляются начальными шагами в решении проблемы, которые призваны скорее определить направления исследований в

дальнейшем, чем довести до окончательного разрешения поднятые здесь проблемы. Некоторые факты и идеи, подкрепляющие высказываемую точку зрения, известны давно и приводятся здесь в ограниченном объеме с далеко неполными ссылками на многочисленные источники. Большое значение для развития данной гипотезы имело обсуждение доклада во время симпозиума, а также и после него, что позволило ряд первоначальных положений уточнить, а другие дополнить новыми материалами. Я искренне признателен всем коллегам, проявившим живой интерес к этой работе. Считаю приятным долгом особо поблагодарить щедро делившихся своими соображениями Р. А. Кроусона (R. A. Crowson, Glasgow University), а также многих сотрудников Зоологического института АН СССР, в первую очередь Д. Р. Каспаряна, Б. А. Коротяева, Г. С. Медведева, и коллег из других научных учреждений, в частности А. Ф. Бартенева (Харьковский университет), Б. М. Катаева (Всесоюзный институт защиты растений, г. Пушкин), И. К. Лопатина (Белорусский университет, г. Минск), А. Г. Пономаренко (Палеонтологический институт АН СССР, г. Москва), А. В. Присного (Белгородский пединститут), участие которых во многом способствовало формулировке гипотезы в предлагаемом здесь виде.

К отчасти сходным выводам пришли Дж. С. Манн и Р. А. Кроусон (Mann, Crowson, 1981; см. также Chen, 1985), изучая строение и образ жизни личинок примитивных форм жуков-листоедов, сохраняющих много архаичных черт не только в облике, но и в образе жизни. Содержание обеих этих статей мне стало известно лишь после симпозиума, а модели возникновения филлофагии среди жуков, предложенные в большой монографии одного из указанных авторов, опубликованной в том же году что и первая статья (Crowson, 1981), находятся в серьезном противоречии, которое детально было разобрано в докладе на симпозиуме. Кроусон в этой монографии допускал происхождение растительности у жуков от подкорной и ксилобионтной мицетофагии через промежуточный этап бурения сперва мертвой, а затем живой древесины, либо от тех же (ксило) мицетофагов через этап питания на грибах, поражающих «медвяную росу», выделяемую многими сосущими фитофагами из отряда равнокрылых хоботных (Notoptera). Однако, несмотря на весьма вероятное обилие в прошлом таких выделений, представляется более правдоподобным предлагаемое здесь объяснение, вероятность которого становится еще большей в силу сходства с аналогичными трофическими трансформациями в других отрядах. Многие другие высказываемые ранее мнения о появлении фитофагии, вытекавшие из изучения образа жизни взрослых жуков, в данной статье не рассматриваются, так как филлофагизация жуков не может быть правильно понята без учета образа жизни преимагинальных фаз развития.

Кроусон во многих своих работах (Crowson, 1975; 1981 и др.) подчеркивает значительную сопряженность расцвета и экспансии

высших растений и развития наиболее продвинутых групп полифаг, однако А. Г. Пономаренко (1983) считает, что предполагаемая Кроусоном корреляция эволюции продвинутых полифаг с эволюцией высших растений (особенно покрытосеменных) опровергается палеонтологической летописью, согласно которой многие продвинутые группы жуков, представленные ныне преимущественно или исключительно филлофагами, появились намного раньше, чем достоверные остатки покрытосеменных. Действительно, сведения по трофике ныне живущих архаичных хризомелоидных и куркулионидных скорее свидетельствуют об их исходной приуроченности к генеративным органам голосеменных, а антрибиды, возможно, сохраняют реликтовую ксиломицетофагию (см. ниже). Это противоречие кажется все же легко разрешимым, если предположить, что жуки могли прогрессивно эволюционировать, первоначально приспосабливаясь к группам растений, в которых протекали сходные с таковыми у позднейших покрытосеменных процессы, что отмечается в меловых и домеловых отпечатках как вегетативных, так и генеративных органах разных групп растений (Красилов, 1977, 1986). В истории взаимоотношений полифаг и высших растений уместно говорить о диффузной коэволюции в понимании Д. Дж. Футуймы (Futuyma, 1983).

Границы используемых здесь обозначений режимов питания определяются видом пищевого субстрата. Широко используемый термин «фитофагия» должен рассматриваться как собирательный и требующий дальнейшей детализации в связи со структурными и экологическими различиями, а также различиями в генезисе питания в отдельных группах, виды которых питаются разными частями растений.

Под филлофагией мною понимается не только питание листьями дендро- и хортобионтных насекомых, но питание любыми мягкими надземными вегетативными органами растений, в противоположность ксилофагии, т. е. питанию древесиной и покрывающей ее корой, ризофагии — питанию корнями, а также антофагии — питанию генеративными органами растений, включая стробилы и микроспорангии голосеменных. В этом значении филлофагами являются также минеры листьев, черешков и вершин мягких стеблей растений или стеблевые бурильщики, которые есть не только среди рассматриваемых в данной статье групп, но и среди, например, златок, однако, поскольку образ жизни последних кажется несомненно производным от ксилобионтности, т. е. их филлофагия формировалась без промежуточной антофагии, такие случаи пока подробно не рассматриваются. Выделение особой группы минеров и стеблевых бурильщиков верхушек побегов из-за их высокой структурной и экологической специфичности вполне оправдано, но в настоящей работе они понимаются в качестве филлофагов в широком смысле. Обильную и довольно

гетерогенную группу, возникшую благодаря многочисленным переходам стеблевых бурильщиков из мягких частей, с одной стороны, и ксилофагов, с другой, к обитанию в частично одревесневших или отмирающих и сухих стеблях можно назвать каулофагами (от греческого *καυλος* — стебель), которые в отдельных случаях могли, по-видимому, служить как бы промежуточными звеном переходов как стеблевых бурильщиков к собственно ксилофагии (возможно, такой путь проходили предки короедов), так и в обратном направлении (бурильщики и минеры из златок). Вне обсуждения остаются также фито- и, в частности, альгофаги водных сообществ, которые имеют специфические особенности экологии, включая трофику этих групп.

Термин «антофагия» используется здесь для обозначения питания генеративными органами как покрытосеменных, так и голосеменных только по причине нецелесообразности разграничения в настоящей статье 2 типов для каждого из отделов растений, а спермато- и палинофагии (поллинофагия) рассматриваются как частные, не всегда встречающиеся в чистом виде случаи антофагии, хотя в рационе многих антофагов обычно преобладает именно пыльца. Не выделялась здесь и фитоэмбриофагия как особый тип, поскольку личинки антофагов порой после завершения цветения (вернее, при невозможности переползания на еще цветущий цветок) продолжают питаться не собственно цветками, а уже завязью, и этот момент становится ключевым для образования форм с промежуточным типом питания между антофагами и экологическими группами с другими типами фитофагии. Для таких специализированных форм термин «фитоэмбриофагия» в противовес анто- и карпофагии, по-видимому, вполне уместен. К фитофагам в широком смысле можно также отнести многочисленную группу чернотелок, щелкунов, златок (*Julodinae*), пластинчатых, лиодид (*Leiodidae* = *Anisotomidae*), лопастников (*Dascillidae*), плеокомид (*Pleocomidae*), среди которых есть и собственно ризофаги, но чаще они потребляют микоризу и отмершие или разлагающиеся корешки. К фитофагам должны относиться и карпофаги из различных групп главным образом кукуйиформных, куркулиониформных и жужелицы триб *Naupalini* и *Amarini*.

Термины «мицето-» и «сапрофагия», как отмечалось и ранее (например, Тихомирова, 1977), во многом пересекаются по значению, и выбор одного из них для того или иного случая может представлять почти неразрешимую дилемму. Обычно к мицетофагам относят формы, приуроченные в питании к настоящим или высшим грибам, т. е. к классам *Zygomycetes*, *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*. Но в грибы (*Mycetalia* = *Fungi*) включают еще много классов несовершенных или низших грибов, а некоторые — и слизевиков (Зеров, 1972; Мейен, 1987), поэтому формам, питающимся забродившим с участием дрожжевых грибов древесным соком или трофически связанными с плазмодием слизевиков, едва ли можно отказать в отнесении к мицетофагам. Потребителей

разлагающейся органики в широком смысле принято называть сапрофагами (от греческого *σαπρος* — гнилой, тухлый). Нередко под сапротрофными организмами понимаются те, которые используют в пищу органические соединения мертвых тел или выделения (в том числе и экскременты) других организмов. Типичными сапротрофами (сапрофагами) являются многие бактерии, актиномицеты, грибы и некоторые высшие растения и животные. Иногда к сапрофагам относят также некрофагов (падальщиков). Однако на несоответствие такого названия фактической стороне дела в случаях со многими насекомыми указывал еще Б. П. Уваров (1928), ввиду того, что насекомые питаются чаще всего не продуктами гниения, а организмами, которые его осуществляют, или метаболитами последних. Аналогичная проблема существует с применением термина «детритофагия» для насекомых, так как неизвестно, насколько велика доля живой или мертвой органики в поглощаемой теми или иными детритофагами пище. В почве, как и в детрите континентальных водоемов, нередко довольно много гифомицетов и сапролегнивых грибов, которые служат пищей для так называемых детритофагов, в том числе для многих приводных и водных форм из семейств *Scirtidae* (= *Helodidae*), *Ptilodactylidae*, *Eulichadidae* и *Elmidae*. Дж. Ф. Лоуренс (Lawrence, 1988) считает оправданным использование термина «сапрофагия» в случаях, если употребляемые в пищу разлагающиеся растительные остатки рассеяно пронизаны мицелием, без концентрации гифов и конидий, в то время как мицетофагия более применима в случае питания концентрированными грибными частицами. Однако даже при таком разграничении противопоставление их весьма проблематично.

Опыты с жуками-блестянками, которым предлагалась в качестве пищи обработанная пенициллином древесина (Neel и др., 1967), как и другие сходные с ними лабораторные исследования, показали выраженную трофическую приуроченность именно к организмам, осуществляющим разложение. Причем любое гниение нормально не обходится без участия, по меньшей мере, низших грибов (*Mycobionta*). Вместе с тем питающиеся сухой органикой формы (обычные особенно в аридных условиях или в создаваемых человеком помещениях для хранения продуктов) едва ли могут быть названы сапрофагами в буквальном смысле слова. И, наконец, участие в пищеварении симбиотических как низших, так и высших грибов еще более затрудняет удачный выбор подходящего термина. Тем не менее кажется, что в рассматриваемом здесь аспекте эволюционных преобразований трофики использование терминов «мицето-» и «ксиломицетофагия» достаточно оправдано (несмотря на непременное участие в процессах разложения и бактерий), причем последний понимается намного шире, чем в дробной, но требующей дальнейших уточнений классификации Б. М. Мамаева (1977; 1985) термин «сапроксилофагия».

Если говорить о специализации узкого круга веществ, составляющих диету определенного вида, в принципе, то она чаще, по-видимому, обуславливается не специфичными белками, как полагали в 20-е годы М. Херинг (Hering, 1928) и Ф. Хайкертингер (Heikertinger, 1924, 1925, 1926), а вслед за ними и некоторые другие исследователи (например, Кожанчиков, 1951; Klausnitzer, 1984 и т. д.), но, прежде всего, биотической обстановкой, степенью расчлененности пространства для возможных экологических ниш и остротой конкурентных взаимоотношений между потенциальными потребителями того или иного ресурса (Whittaker, 1972). Это вовсе не означает, что насекомые (особенно их личинки) весьма терпимы к пище, а переход с одного типа питания на другой осуществляется достаточно свободно во всех направлениях. Однако и чрезвычайно узкая трофическая специализация, вероятно, намного реже встречается в действительности, чем полагают некоторые исследователи. Во многих случаях правильнее говорить не о специализации, а о большей или меньшей избирательности, предпочтении или приуроченности, поскольку видовая специфичность определяется, скорее, поведенческим ответом на аттрактанты или репеленты, чем физиологическими адаптациями пищеварительного процесса (Dethier, 1970; Шапиро, 1985), а детоксицирующие механизмы насекомых настолько универсальны, что вследствие этого для них часто важно не качество токсичного вещества в пище, а требуемое в том или ином случае количество детоксицирующих компонентов (Futuyma, 1983).

Особое взаимодействие между пищевым субстратом в виде живых организмов и его потребителем возникает в связи с большей или меньшей активной реакцией друг на друга участвующих в таком взаимодействии живых компонентов. Особенно большую активность показывают в трофических взаимоотношениях насекомые и высшие растения; эти взаимоотношения, представляя значительный практический интерес, наиболее интенсивно изучаются, особенно в последние десятилетия. Они чаще всего носят негативный для отдельных растений характер, и поэтому вызывают у последних появление защитных (иммунных) приспособлений (как структурных, экологических, так и накопления в теле или отдельных органах растений токсинов, отпугивающих или препятствующих повреждению насекомых веществ, подобных смоле и кремнийсодержащих соединений в эпидермальных клетках) (Шапиро, 1985). Такая реакция растений определяет две стратегии (или модуса) адаптивных изменений у фитофагов: избегание потребления в пищу токсичных и неусвояемых растений или, напротив, формирование приспособлений, смягчающих эффективность защитных механизмов растений. Специализированные виды характеризуются высокой эффективностью утилизации пищи по сравнению с полифагами (Auerbach, Strong, 1981) и сравнительно более низкими энергетическими затратами на детоксикацию примесей в пище (Futuyma, 1983 и др.). Однако выбор той или иной

стратегии в каждом конкретном случае реализуется все же в зависимости от экологического императива фитофага.

Существует мнение, будто бы монофагия более характерна для сравнительно древних и примитивных форм растительноядных насекомых (Dethier, 1954, согласно Crowson, 1981), в то время как продвинутые группы фитофагов (такие, как короткохоботные долгоносики, плеуростиктные пластинчатоусые, листоеды подсемейства Galerucinae и др.) — чаще полифаги. Мне кажется, что причины широты или узости трофической приуроченности даже в приведенных случаях на самом деле другие. Личинки указанных групп долгоносиков, пластинчатоусых и листоедов обычно развиваются в почве и не имеют узкой кормовой специализации, что и вызывает ослабление трофической приуроченности взрослых жуков (к тому же строгая избирательность растений не характерна для личинок пластинчатоусых (Медведев, 1952), которые, по-видимому, не давали личинок-филлофагов, а пищевая специализация взрослых жуков этого семейства весьма относительна, а у многих скорее отсутствует).

Концепция нормальной трофической специализации Г. Ф. Ван Эмдена, допускающая специализацию лишь в одном направлении от поли- к олиго- и монофагии, едва ли может выдержать уже не раз высказанные критические замечания (например, Панфилов, 1961, Crowson, 1981; Жегу, 1984 и др.). С ее помощью нельзя интерпретировать ни палеонтологические сведения о жуках, ни процессы смены диеты в различных группах, и ей не соответствуют данные по экологии, развитию и трофической приуроченности жуков в целом. Тем не менее сходные с такой концепцией взгляды довольно широко распространены среди исследователей растительноядных насекомых. Следует, однако, указать, что вызванная биотическими обстоятельствами узкая специализация по кормовым растениям нередко ведет к соответствующей структурной и физиологической специализации, протекающей, как правило, по пути упрощения строения, сужения функциональной мобильности и сенсорной реакции на пищу и достигающей, в конечном счете, такого узкого диапазона нормы реакции, когда направление специализации становится необратимым (сходно протекает специализация в группах, в том числе и насекомых, паразитирующих на животных). Вместе с процессами дегенерации происходит и совершенствование отдельных свойств, позволяющих потреблять в пищу растения, которые не доступны другим фитофагам из-за надежности защищающих их механизмов.

Футуйма (Futuyma, 1983) считает, что отбор способности к специализированной детоксикации будет сильнее, если фитофаг освобожден от отбора, направленного на адаптации к другим растениям, поэтому, по его мнению, специализированный вид, раз возникнув, имеет устойчивую тенденцию давать начало другому, не менее специализированному виду, но не виду с более широким диапазоном кормовых растений. Т. Ерми (Жегу, 1984) пола-

гает, что логически более оправдано интерпретировать усиливающуюся специализацию насекомых как ответ на усиливающуюся биохимическую или структурную специализацию их кормовых растений. Вместе с тем неравномерное и разнонаправленное в различных группах растений совершенствование способов защиты от фитофагов приводит к значительному разнообразию специализированных форм, а, с другой стороны, к большому или меньшему сужению кормовой базы полифагов в большинстве сообществ (Емельянов, 1967 и др.). И. В. Кожанчиков (1958) показал, что многоядные листоеды рода *Galerucella* обычно в конкретных условиях ведут себя как олиго- или, чаще, монофаги, при этом свойство предпочитать то или иное растение легко меняется уже в рамках одного жизненного цикла, а экологические формы, возникающие вследствие дивергенции по предпочитаемости корма, способны к скрещиванию, и в результате такие многоядные виды могут формировать очень сложные полиморфные комплексы «биологических» форм, потенциально панмиксичных, но реально сохраняющих ту или иную степень изолированности друг от друга.

Известным случаям параллельного кладогенеза среди различных групп фитофагов, кажется, следует давать скорее экологическое объяснение, нежели пытаться объяснить это филетическим родством фитофагов либо параллелизмом филогенезов фитофагов и кормовых растений. В подсемействе Cleoninae (Curculionidae) представители разных родов, по-видимому, независимо освоили разные органы цинаровых Древнего Средиземья, а некоторые вторично колонизировали и другие сложноцветные (Zwölfer, Herbst, 1988). Родство среди насекомых и их кормовых растений в этом, как и в других случаях, строго не коррелировано, потому что дивергенция обеих групп в силу сходства экологических притязаний их предков протекала лишь примерно параллельно.

Распределение по кормовым растениям блестянок подсемейства Meligethinae весьма показательно. Взрослые — нередко полифаги, а личинки этих блестянок, как правило, моно- или олигофаги, причем у обильных видами родов *Meligethes* и *Pria* круг кормовых растений очень широкий, охватывает многие филогенетически разобщенные группы. Это позволяет предполагать значительную пластичность трофики этих насекомых, хотя отдельно взятая особь любого из них в своем личиночном развитии является монофагом. Исследование мелигетин Палеарктической области позволило установить, что близкородственные виды чаще всего развиваются на цветках растений одного семейства, в то время как даже филетически близкие группы видов нередко приурочены к систематически далеким семействам растений (например, группы палеарктических видов *erythropus*, *lugubris* и *obscurus*, развивающиеся в цветках мотыльковых и губоцветных).

Важным, способствующим трофической специализации фактором следует рассматривать обилие и доступность однородного пищевого субстрата (Емельянов, 1967; Фалькович, 1969 и др.),

как и возможность его утилизации при достаточном обеспечении организма насекомых необходимыми белками, витаминами, микроэлементами. У изученных мной антофильных блестянок подсемейства Meligethinae наблюдается широкий диапазон решений проблемы кормового обилия и избежания острой конкуренции, из которых два варианта наиболее показательны. Пример одного из таких решений дают виды подгруппы *viduatus* рода *Meligethes*, которая состоит из форм, предпочитающих для питания и развития только виды немногих родов губоцветных (Аудицио, Кирейчук, 1988), нередко сосуществующих в различных травостоях (виды родов *Stachys*, *Galeopsis*, *Melittis*, *Lamium*). Конкуренция этих видов ослабляется тем, что в каждой из стадий в зависимости от микроклиматической обстановки в цветках того или иного растения развивается лишь один вид антофагов, тогда как этот вид блестянок в другой стадии, порой даже примыкающей к первой, развивается в цветках другого вида растений, а растение, на котором он развивается в первой стадии, занимают здесь личинки жуков другого вида. Альтернативный способ ослабления конкуренции среди жуков можно проиллюстрировать на примере нескольких видов блестянок, развивающихся в цветках *Lamium album* L., каждый из которых проходит личиночное развитие в разное время растянутого периода цветения этого растения, в то время как взрослые жуки нескольких видов нередко встречаются в одном соцветии. Сходные способы предотвращения межвидовой конкуренции известны и среди других фитофагов (Zwölfer, 1984; Jermy, 1984). Аналогичным образом ведут себя сосуществующие виды рода *Epiraea*, развивающиеся в одном и том же местообитании (збродившем древесном соке или под корой деревьев, где протекают процессы брожения сока и развития мицелия грибов).

«Нормальная» специализация не соблюдается, например, в сообществах тропических лесов, где среди всех экологических групп преобладают, кажется, полифаги, в том числе и среди филлофагов, что объясняется увеличением разнообразия сообщества (Панфилов, 1961). В тропиках же намного обильнее, чем в умеренных широтах, представлены жуки-антофаги, при этом так же преобладают неспециализированные формы (Фегри, Ван дер Пейл, 1982). Все это позволяет утверждать, что возможна лишь та трофическая специализация, которая вписывается в сообщество, а не нарушает его ценотическую устойчивость и не приводит к предельному истощению ресурса (этот аспект порой недооценивается при планировании биологических мер по подавлению вредной человеку растительности с использованием фитофагов).

Можно резюмировать, что при всей возможной мобильности в трофике большинства групп жуков все же обнаруживается значительный консерватизм, который определяется не столько структурными адаптациями взрослых особей, сколько особен-

ностями жизненного цикла и, в частности, строением и образом жизни личинок. Поскольку мягкие эруковидные личинки многих архаичных жуков имели крайне ограниченные возможности выхода за пределы субстрата, в котором они обитали, то в трансформации питания и образе жизни этой фазы жизненного цикла наиболее уязвимой по отношению к внешним воздействиям и вследствие этого наиболее консервативной, нужно искать ключ к пониманию рассматриваемой проблемы.

Одним из решающих факторов филлофагизации являлись эволюционные преобразования связей насекомых с симбионтами. Хотя в последние десятилетия эти проблемы интенсивно разрабатываются, широкая филогенетическая интерпретация таких связей у жуков, подобно таковой интерпретации для термитов, кажется пока преждевременной.

Помимо исследований по физиологии, симбиотическим отношениям и биологии неожиданные результаты могут быть получены из сравнительно биохимических данных. По-видимому, целлюлозосодержащие грибы, подобные широко распространенным видам рода *Ceratocystis*, с которыми наблюдаются устойчивые и, вероятно, древние связи жуков, могли стать промежуточным объектом питания при переходе от потребления грибов с хитиноподобными веществами к потреблению клетчатки растений. Инфектирование здоровых растений конидиями и аскоспорами *Ceratocystis* spp., которое осуществляется взрослыми жуками многих обитающих под корой жуков-блестянок (*Juzwik*, French, 1983; 1986 и др.), может рассматриваться как начальный этап эволюции симбиотических отношений. Формирование же симбиотических отношений у блестянок рода *Glischrochilus* с грибами *Fusarium* spp. (Windels и др., 1977 и т. д.), когда гриб от личинки через куколку переходит в тело взрослого насекомого, или когда заражение симбиотическими грибами происходит благодаря переносу через пищеварительную систему жуков (*Leiodidae*, *Nitidulidae*, *Silvanidae*) либо половую систему самки (*Anobiidae*), можно понимать как следующий этап развития облигатных взаимоотношений: Уже на этих этапах наблюдается и тенденция к узкой специализации (например, Attwater, Busch, 1983), причем, кроме исходной разлагающейся древесины, вступившие в симбиоз с грибами жуки сравнительно легко переходят на другую диету (*Audisio*, 1984) и таким образом становятся полифагами или, напротив, становятся специализированными на уже производной диете (например, питающиеся только семенами виды австралийского рода *Idaethina* (*Nitidulidae*) — Kirejtshuk, Lawrence, 1990).

Другим образом совершенствовались взаимоотношения остающихся в древесине сверлиль, короедов и плоскоходов (*Platypodiinae*) с амброзийными и сопутствующими им грибами. В изучении этих отношений удалось достигнуть значительных успехов

(Francke—Grosmann, 1967; Аксентьев, Участвова, 1986), однако эти взаимоотношения, хотя и будут еще затрагиваться ниже, все же имеют косвенное отношение к настоящей работе. Обращает на себя внимание тот факт, что у настоящих филлофагов обнаруживаются обычно бактериальные эндосимбионты, реже актиномицеты (Amourig, 1973), тогда как среди эндосимбионтов мицето- и ксиломицетофагов, как и фитофагов других типов, встречаются как бактерии, так и дрожжевые грибки (Crowson, 1981). Удачной филогенетической интерпретацией эндосимбиотических связей жуков-филлофагов можно признать работу Дж. С. Манна и Р. А. Кроусона (Mann, Crowson, 1983), но она касается в основном строения органов насекомых, где проживают симбионты, а не самих симбионтов, и охватывает лишь небольшую группу близкородственных семейств. По крайней мере, обилие полученных данных по мутуалистическим отношениям и приспособлениям друг к другу дендрофильных грибов и жуков (включая передачу жуками грибных заболеваний: см. обзор Carter, 1962 и мн. др.), а также остальные указанные здесь доводы в пользу древности этих взаимоотношений позволяют предполагать, что кантарофилия грибов и мицетофилия жуков несравненно более древние, чем кантарофилия высших сосудистых растений и антофилия жуков в традиционном значении (например, Гриффельд, 1978; Фегри, Ван дер Пейл, 1982).

Особые симбиотические взаимоотношения формируются у термитофильных и мирмекофильных групп, среди которых немало по существу мицетофагов. Достоверные галлообразователи известны среди долгоносиков (*Ceutorrhynchinae*), во многих других случаях, в том числе и среди куркулионидных, личинки жуков используют галлы, образованные другими насекомыми или грибами (Burke, 1976). Мирмекофильные хищники и мицетофаги (инквилины) сходны в адаптациях к обитанию в гнездах муравьев и опасным для большинства насекомых контактам с хозяевами гнезд. Случаи перехода мирмекофильных форм в галлы, по-видимому, объясняются тем, что мирмекофильные мицетофаги в галлах питаются развивающимися там грибами (например, мирмекофильный *Amphotis marginata* F. (*Nitidulidae*) по сведениям Е. Пикарда нередко встречался в мягких галлах орехотворки *Biorhiza pallida* Ol. (Lengerken, 1941), где, вероятно, указанная блестянка питалась грибами, участвующими в разложении галлов). Грибными частицами, по-видимому, питаются собираемые в галлах *Uromycladium* блестянки *Cryptarcha australis* Rtt. (Кирейчук, 1987).

Палеоэкология жуков, как и палеоэкология насекомых в целом, несмотря на достигнутый в последние десятилетия значительный прогресс — благодаря работам Е. Кукаловой (Kukalova, 1965), Р. А. Кроусона (Crowson, 1955; 1970; 1973; 1975; 1981), А. Г. Пономаренко (1969; 1973; 1977; 1983), В. В. Жерихина (1978; 1980)

и многих других, все же остается слабо разработанной областью знаний. Тем не менее все палеозентомологи единодушны во мнении, что грызущая филлофагия жуков, как и вообще насекомых — явление сравнительно молодое (В. Сох, 1974), возникшее может быть в юре, но получившее широкое распространение значительно позднее. Для пермских и триасовых насекомых в какой-то мере достоверную фитофагию можно признать главным образом для сосущих форм, которые в эти периоды были обильными и разнообразными (Жерихин, 1980). Это мнение аргументируется не только строением насекомых, установленным по отпечаткам, но также отсутствием следов повреждений на ископаемых высших растениях, которые можно было бы принять за погрызы насекомых. Из палеонтологической летописи известно, что остатки погрызов насекомых появляются лишь в перми, в весьма незначительных количествах и только в гондванских ориктоценозах. В триасе грызущая филлофагия признается за появившимися к тому времени палочниками и, возможно, некоторыми прямокрылыми (Жерихин, 1980), роль которых рассматривается, однако, как незначительная.

Я разделяю ту точку зрения, что для жуков первичной экологической нишей, вероятнее всего, были разлагающиеся при участии грибов и микроорганизмов стволы и ветки деревьев, где жуки обитали под отслаивающейся корой (Crowson, 1955; 1975; Пономаренко, 1969 и др.). Структурные адаптации к подкорному обитанию взрослых хорошо обоснованы, особенно, в одной из работ Кроусона (Crowson, 1975). В подкорных условиях долго жившие геронтоморфные взрослые особи были сравнительно малоподвижны, в связи с чем их покровы, включая покрывающие брюшко и передние крылья, претерпели значительную склеротизацию, и таким образом их тело оказалось в панцире, необходимом для защиты малоподвижных форм. Соответствующие преобразования претерпели и другие структуры, особенно склериты головы, груди, строение усиков и ног (Crowson, 1975). Вместе с тем их личинки не склеротизовались, а скорее всего оставались мягкими либо, напротив, стали мягче и менее подвижными, что позволяет предполагать их быстрое развитие в сравнительно богатом пищевой субстрате. Различные направления структурных преобразований у взрослых и их личинок связаны с разной стратегией ювенильных и дефинитивных фаз насекомых с полным превращением: для личинок определяющим внутренним фактором их стратегии является необходимый для них рост, а для жуков — расселение и размножение. К моменту обособления от других нейронтероидных групп жуки были уже в полной мере *Holometabola* с характерными для них различиями в структуре и образе жизни разных активных фаз жизненного цикла (Crowson, 1981; Пономаренко, 1983). Это обстоятельство согласуется с гипотезой А. Ламера (Lameere, 1900), которая в дальнейшем стала называться «гипотезой Берлеза-Ежикова», получившая новые подтверждения бла-

годаря исследованиям онтогенеза в последние десятилетия, особенно в работах А. Л. Тихомировой (1981; 1982 и др.).

Едва ли можно согласиться с Дж. Ф. Лоуренсом и А. Ф. Ньютоном (Lawrence, Newton, 1982), что предки жуков были почвенными скважниками в течение всей индивидуальной жизни, поскольку в этом случае развитие всей личинки скорее бы акселерировалось, в то время как для арханчных жуков, по-видимому, была характерна свойственная всем группам *Holometabola* дезэмбрионизация и ретардация раннего постэмбрионального развития, а сокращение продолжительности личиночного развития происходило в основном за счет последних возрастов (Тихомирова, 1976). Поэтому предки жуков скорее всего имели уже малоподвижные ювенильные стадии, которые должны были проходить развитие в богатом пищевой субстрате. Если же в ранней дифференциации филетического ствола жуков происходили отдельные переходы личинок в почву, то эти плохо защищенные и неприспособленные к активным перемещениям личинки, вопреки мнению М. С. Гилярова (1957), вынуждены были вступать в отношения острой конкуренции с другими почвенными насекомыми и многоножками того времени. Приспособленность, конкурентноспособность и обилие некоторых форм довольно подвижных почвенных членистоногих уже тогда были, по-видимому, достаточно велики, а малоподвижные мягкие личинки жуков едва ли могли рассчитывать на серьезный успех в конкуренции с ними в почве. Группы жуков, для современных представителей которых характерны почвообитающие личинки, относятся к сравнительно продвинутым группам. Современные знания не дают оснований допускать для мезозойских пластинчатоусых (быть может *Geotrupidae* — Накритиц, 1977) личиночное развитие в почве, более вероятно их приуроченность к сильно перегнившей древесине. Согласно Кроусону (Crowson, 1975) шелкоуны и златки произошли от обитавших вблизи уреза воды дриоподных форм, многие современные представители которых до настоящего времени сохраняют следы амфибиотического и водного образа жизни. Почвообитающие, конвергентно сходные друг с другом личинки шелкоунов и чернотелок несут отпечаток древности своих приспособлений к жизни в почве, хотя в строении личинок многие мицето- и ксиломицетобиотные чернотелки сохраняют много архаичных черт, плезиоморфных для кукуйiformных жуков, свидетельствующих об исходной для чернотелок приуроченности к стволам деревьев. Что касается морфологии, здесь принята точка зрения, согласно которой сходство личинок современных *Cupedidae* и ряда архаичных форм разных линий *Polyphaga*, а также Мухорфага понимается как плезиоморфность, а небольшие выросты на вершине брюшка у первых (Ross, Pothecary, 1970) и урогомфы (= псевдоцерки) вторых и третьих (Crowson, 1981; Lawrence, 1982) гомологичны, являясь достаточно архаичными признаками, в то время как у имагинизированных вторично по многим органам

личинок Adepnaga и Staphyliniformia (Polyphaga) эти структуры стали членистыми в связи с высокой активностью этих, часто открытоживущих личинок. Гомологизация урогомф и церок (Lawrence, Newton, 1982; Крыжановский, 1983) обычно основана на внешнем сходстве их строения и сходства их функционирования. Лоуренс и Ньютон указывают также на еще неописанную личинку пермского жука с 6-члениковыми ногами и членистыми урогомфами («церками»). Однако по данным А. Г. Пономаренко (лич. сообщ.) пермские личинки голометабола уже в то время были достаточно разнообразными в своем строении, вплоть до безногих и слабосклеротизованных форм, как у современных долгоносиков. К сожалению, изучение ископаемых личинок голометабола из-за технических и таксономических трудностей почти не проводилось. Вместе с тем серьезные аргументы против гомологизации церок и урогомф подробно приводит Кроусон (Crowson, 1981). Наверное, пока целесообразно оставить этот вопрос открытым, хотя, конечно, можно допускать «перескок» (метатопию) в онтогенезе церок на 9-й личиночный сегмент, благодаря сохранению креода развития этой структуры (Шишкин, 1988; Тихомирова, 1982) или благодаря, быть может, модели эволюционной инсталляции в смысле А. Ф. Емельянова (1987) самих урогомф (=церок) и, в том числе, членистости этих структур у Adepnaga и Staphyliniformia, однако такие допущения сами требуют дальнейшего обоснования или опровержения. Трудно объяснить обнаружение урогомфоподобных структур у куркулианоидных личинок рода *Bruchela* (Bruchelidae = Urodonidae), поскольку для родственных им форм характерна полная редукция этих плезиоморфных органов.

Первые жуки долгое время после их обособления как группы, вероятно, оставались потребителями в основном мицелия грибов, забродивших растительных выделений и древесины (с корой), проходящей грибное и бактериальное разложение. Если они хищничали, то только факультативно, подобно многим современным ксиломицетофагам, которые при встрече с мягкими беспозвоночными могут на них нападать, возможно, в качестве защитной реакции либо как на потенциальных конкурентов в потреблении пищевого ресурса. Их хищнические свойства в литературе нередко преувеличиваются как для современных форм (например, Мамаев и др., 1977 и т. д.), так и, по-видимому, для вымерших (Жерихин, 1978; 1980 и др.). Только, возможно, в триасе, но особенно в юре, когда представители Adepnaga и некоторые Polyphaga приобрели способность к активным поисковым перемещениям на суше и в воде, хищничество стало достаточно характерным для некоторых групп жуков (Пономаренко, 1983).

Весьма показателен факт, что питающиеся живыми вегетативными органами высших растений во всех активных фазах жизненного цикла формы сконцентрированы среди полифаг главным образом в нескольких надсемействах Cuscijormia и Cuscilioniformia. В настоящее время питающиеся живыми

растениями взрослые жуки известны почти во всех надсемействах, однако личинки многих из них питаются грибами, а также разлагающейся при содействии грибов и микроорганизмов органикой, корешками с микоризными грибами и т. п. Это позволяет предполагать, что взрослые жуки благодаря универсальности строения грызущего ротового аппарата приспособились к потреблению живых растений, тогда как произошедшие преобразования в организации личинок при их адаптации к ксилобионтному образу жизни и их слабые возможности к перемещениям долгое время были, по-видимому, препятствием для филлофагизации личинок жуков. Совершенная специализация к филлофагии взрослых жуков хризомелоидных и куркулианоидных (Crowson, 1981), по-видимому, достигнута сравнительно недавно, но закономерности процесса, который происходил у их предков, лучше прослеживаются в группах, где сохраняются свидетельства менее продвинутых этапов филлофагизации.

Перечисленные выше обстоятельства позволяют предполагать, что появление грызущей филлофагии было в некотором роде явлением революционным, произошедшим на фоне, а скорее всего — в связи с процессами, приведшими к меловой биоценотической революции (Жерихин, 1978; Красилов, 1986). К сожалению, как справедливо отмечали А. Ф. Емельянов и М. И. Фалькович (1983), возможные трофические связи древних насекомых с низшими сосудистыми растениями и грибами еще не привлекли должного внимания, как и роль этих связей в эволюции многих групп. Примечательно, что если среди высших полифаг наблюдается тенденция к филлофагизации всех активных стадий развития, то среди реликтовых групп подотряда Muxophaga, ряда групп Hydradepnaga и низших Polyphaga распространена, к примеру, альгофагия.

Есть основания полагать, что многочисленные случаи альгофагизации имели место в ранней истории жуков (быть может, уже в перми — Schizophoroidea), но до сих пор сохраняются реликтовые связи с водорослями некоторых древних групп жуков (Toggidincolidae, Hydroscaaphidae, Haliplidae и т. д.). Следует отметить также, что освоение личинками жуков питания мягкими частями живых растений не сопровождалось на первых этапах значительной, специфической и существенной структурной перестройкой, кроме адаптаций к соответственному в том или ином случаях типу передвижения. Кроме того, при таком переходе, по-видимому, происходили также некоторые преобразования в ротовом аппарате, связанные со специализацией (часто с упрощением) механизма приема пищи, а не с качеством потребляемого субстрата. Таким образом, строение ротового аппарата в большей степени определяется типом функционирования, а не режимом питания. Такой вывод следует и из сравнительно-морфологических исследований ротовых частей жуков, выполненных Б. Р. Стригановой (1966). Вместе с тем у филлофагов происходят большие или меньшие

модификации в сенсорных системах и биохимии пищеварения, что, однако, не препятствует вторичным возвратам к мицето- или ксиломицетофагии, как это происходит среди некоторых продвинутых куркулионоидных и усачей среди хризомелоидных.

Дж. Ф. Лоуренс (Lawrence, 1988) отмечает, что среди жуков можно проследить тенденцию перехода от исходной микрофагии (т. е. питания мицелием и часто мелкими частицами) к макрофагии (т. е. питания крупными твердыми частицами плодовых тел высших грибов, растительными тканями и т. п.). Макрофагия, по крайней мере личиночная, преимущественно отмечается среди кукуйиформных жуков, где чаще встречается и личиночная филлофагия. Исследования Б. Р. Стригановой (1966) и других показали, что сходство способов переработки пищи определяет структурную конвергенцию (см. выше). Следовательно, тенденция к макрофагии у кукуйиформных должна интерпретироваться как выражение отношения их к субстрату питания. Этим, по-видимому, определяется сходство ротового аппарата филлофагов из хризомелоидных и куркулионоидных с таковыми у макромицетофагов из тенебрионоидных и др.

Постулирование первичной ксиломицетофагии жуков вовсе не означает, что все первые жуки жили исключительно в разлагающейся грибами древесине, а предполагает то, что пронизанные мицелием грибов древесина и кора, особенно зазоры и полости между ними, где концентрировались и мицелий грибов, и плазмодий миксомицетов, были основной, но не единственной нишей для обитания обособляющейся группы. Во-первых, возможность дополнительного питания другими субстратами при расселении во взрослом состоянии, по-видимому, нередко использовалась, а во-вторых, помимо полной (т. е. личиночной и имагинальной) ксиломицетофагии, как у современного *Tenomerga mucida* (Chevr.) из архостемат (Fukuda, 1941), в результате уже начальной дивергенции группы могли появляться формы с другими режимами питания, которые, однако, не имели филогенетического успеха.

Вероятно, что взрослые жуки древних форм, подобно современным представителям наиболее архаичного среди современных жуков подотряда Archostemata, могли потреблять в качестве дополнительного питания споры и микроспоры растений древних флор и даже в какой-то, вначале, наверное, незначительной мере участвовать в опылении (Atkins, 1963; Пономаренко, 1969). В отличие от питания пыльцой, нектарофагия не характерна современным жукам (за исключением немногих форм, таких как *Priacma* из архостемат, ряда представителей семейства Meloidae из полифаг и некоторых других) так же, как, вероятнее всего, и древним. Это легко принять, учитывая уже упомянутые тесные симбиотические отношения грибов и жуков, а также широкую распространенность среди жуков различных приспособлений для

переноса грибных спор. Такие приспособления найдены даже у ризидид (Crowson, 1981) из подотряда адефаг, большинство представителей которого в личиночной, а часто и в имагинальных фазах хищники, водные сапро- или альгофаги, и лишь иногда мицетофаги, паразиты или карпофаги. Питание спорами грибов и приспособления для их переноса можно рассматривать как своего рода «преадаптации» к антофагии. Однако более или менее надежная связь с генеративными органами растений допускается в палеонтологической летописи не ранее триаса для семейства Nemonychidae (Пономаренко, 1983), относящегося к одному из наиболее продвинутых из надсемейств (Curculionoidea). Показательно, что в юрское время наблюдается расцвет голосеменных (Мейен, 1987), с современными представителями которых связаны ныне живущие немоникиды.

Многие исследователи придерживаются мнения, что если насекомые в нижнем мелу и ранее принимали участие в опылении, что можно без колебаний предположить, то именно жуки были первыми опылителями, давшими толчок к развитию цветка (Diels, 1916; Тахтаджян, 1961; Фегри и Ван дер Пейл, 1982), однако другими (например, Гринфельд, 1978) теория первичности кантарофильного опыления оспаривается на том основании, что еще в палеозое и раннем мезозое питание пыльцой, вероятно, допустимо для многих других отрядов древних насекомых (см. в кн.: «Историческое развитие класса насекомых», 1980).

Для рассматриваемой здесь проблемы важна другая сторона, а именно то, что среди даже современных голосеменных и реже покрытосеменных (особенно в тропических и субтропических биоценозах) встречаются цветки с гнилостным или грибным запахом. Сапрокантарофилия растений, по-видимому, была весьма характерна для позднемезофитных флор. Запах гниющего белка, обычный для соцветий саговниковых, а также сильный фруктовый, бродильный, плесневый или аминоидный запах тропических кантарофильных цветков покрытосеменных (в том числе из семейств Apocynaceae, Calycanthaceae, Magnoliaceae, Fagaceae, Proteaceae и др.) могут рассматриваться как реликтовая адаптация растений к опылению насекомыми. Фегри и Ван дер Пейл (1982) считают, что нередкие ныне в тропиках сапромиофильные цветки во многих случаях могли быть первоначально кантаро- или сапрокантарофильными, т. е. их первоначальными опылителями были не мухи, как в настоящее время, а жуки. С. Фогель (Vogel, 1973) описал в различных группах покрытосеменных цветки, напоминающие по виду и по запаху базидиальные грибы (особенно агариковые), привлекающие, по-видимому, не только антофагов, но и мицетофагов.

О возможном синдроме опыления насекомыми, и в частности жуками мезозойских голосеменных, можно судить не только по их преимущественной однодомности, по крайней мере, среди доминирующих в палео- и мезофитных флорах беннеттитовых и кордан-

тантовых (Мейен, 1987), но также по многим атавистическим особенностям в строении современных голосеменных и в их отношениях с насекомыми. В частности, среди оболочкосеменных у эфедровых, гнетовых и вельвичий в мужских стробилах присутствует стерильный семезачаток, рудимент исходный обоеполости, привлекающий насекомых так же, как и сладковатая опылительная капля, выделяемая женской шишкой (Жуковский, 1982; Фегри, Ван дер Пейл, 1982; Мейен, 1987). Для мужских шишек гнетовых и эфедр многими авторами отмечается фруктовый, привлекающий насекомых запах.

Насекомоопыление между издающими резкий запах мужскими и женскими шишками саговников, как и личиночная анто- и карпофагия связанных с ними жуков, вероятно, достаточно характерное явление. Известно, что жуки, питающиеся пылью на мужских шишках, например, на *Encerphalartos*, перелетают для откладки яиц на женские (Ratray, 1913 по Фегри и Ван дер Пейлу, 1982). Некоторые куркулионоидные развиваются в мужских шишках, а отродившиеся взрослые жуки, покрывшись пылью при выходе из этих шишек, перелетают питаться на женские и вместе с этим опыляют их (Norstog, Stevenson, 1982). Вероятная энтомофилия саговниковых и гнетовых не исключает первичной анемофилии у гинкговых и хвойных, хотя обнаруженные опылительные капли у примитивных хвойных (Doyle, 1945) дают основание для предположения о первичности насекомопопыления и у этой группы голосеменных.

Таким образом, растения показывают следы возможной встречной адаптации, способствующей и способствовавшей ранее переходам к антофагии от исходно грибного рациона. Заметим, что эта адаптация развивается, вероятно, параллельно с усилением иммунных свойств сосудистых растений, в том числе и появление смолopodobных выделений, как у современных хвойных.

Другим из возможных подходов в решении проблемы возникновения филофагии среди жуков может быть исследование эволюции образа жизни, и в этом отношении особый интерес представляют группы, сохраняющие архаичные черты, а также группы с аберрантным метаморфозом. Взрослые жуки, благодаря совершенству организации и обусловленной ею экологической пластичности, обильно представлены практически во всех наземных и пресноводных стадиях, составляя важное звено в круговороте вещества и энергии биогеоценозов, и они, как правило, могут выдерживать значительные колебания факторов среды, в том числе и использовать в пищу сравнительно широкий спектр органики. Требовательность личинок жуков к условиям обитания, да и к пище, в подавляющем большинстве случаев намного выше, чем у взрослых. Последнее касается, в том числе, и форм с более или менее имагинизированными личинками. Кроме того, для личинок, обитающих в условиях, где пищевые ресурсы бедны,

малопитательны или сильно рассеяны среди субстрата обитания (например, в почве), характерно длительное, порой многолетнее развитие, тогда как обитающие в богатом пищевой субстрате личинки жуков, подобно личинкам из других отрядов голометабола, проходят развитие в считанные дни. Соответственно с этим, а также в зависимости от конкретного адаптивного решения возможных способов передвижения, происходят структурные изменения наружных покровов и ротового аппарата личинок в рамках генерализованной схемы онтогенетического развития (Тихомирова, 1981; 1982).

Наблюдаются существенные отличия жизненных форм (морфо-адаптивных типов) у подвижных личинок, которые находятся в соответствии с положением в отряде. Долгоживущие личинки *Adephaga* и некоторых, возможно, архаичных *Polyphaga* (многих *Staphyliniformia*) характеризуются большой подвижностью, при этом имея склонность к более или менее открытому образу жизни, причем некоторые исследователи (например, Lawgence a. Newton, 1982) рассматривают эти свойства как плезиоморфии. Однако, как было показано А. Л. Тихомировой (1982), уже в пределах коротконадкрылых жуков наблюдается существенная модификация личиночного строения, причем имагинизированная личинка стафилиноморфных онтогенетически и филогенетически вторична по сравнению с алеохароморфными личинками, ведущими менее активный образ жизни, сохраняющими более тесную трофическую приуроченность к грибам и, соответственно, меньшую дифференцировку структур. Личинки подавляющего большинства остальных полифаг проходят развитие в скрытых местообитаниях, и только некоторые хищные формы и паразитоиды (такие, как коровки или блестянки рода *Cybocephalus*), триунгулинные стадии паразитических жуков, личинки-антофаги и личинки ряда далеко продвинутых филлофагов (хризомелоидных и куркулионоидных) проходят часть или всю активную ювенильную жизнь на поверхности субстрата.

Изменение строения и развития различных групп жуков в рамках стандартного метаморфоза отчетливо показано работами А. Л. Тихомировой (1976; 1982). Вместе с тем, ее мнение, как и мнение некоторых других авторов, что тип питания непосредственно определяет тенденцию к эволюции онтогенеза, едва ли можно считать справедливым. Не выдерживает критики и положение, будто бы филофагия вследствие присутствия в растительной пище гормоноподобных веществ может стимулировать вне экологического контекста дезэмбрионизацию развития (Тихомирова, 1977; 1982), а плотоядность — напротив, имагинизацию личинок и эмбрионизацию развития в яйце. Факторами дезэмбрионизации при этом рассматриваются уменьшение относительного размера яиц и обеднение их желтком в связи с необходимостью помещать их в плотные ткани растений, и в связи с обеднением пищи имаго пластическими веществами. Однако решающая

причина, кажется, заключена в существенном отличии потенциала размножения хищных и растительноядных форм, в различных масштабах их элиминации. Немаловажным кажутся потребностью и возможность быстрого роста, реальным препятствием которому может стать значительная дифференцировка покровов, мускулатуры и т. д. (Шмальгаузен, 1935; Тихомирова, 1977). С точки зрения трофического определения типа развития невозможно объяснить гиперморфоз паразитических нарывников или аберрантное развитие хищных скакунов (Cicindelinae), ведущих малоподвижный образ жизни сравнительно с родственными им жужелицами с подвижными имагинизированными личинками. Древняя, по-видимому, антофагия взрослых и карпофагия (фитоэмбриофагия) личинок, как отчасти и взрослых жуков, в семействе *Buturidae* не привели к дезэмбрионизации развития, а строение личинок и имаго малинных жуков сохраняет много плезиоморфий надсемейства *Cucujoidea*, для которого исходной была, несомненно, мицето- и ксиломицетофагия. Вместе с тем специализированные паразитоиды кокцид — личинки блестянок из подсемейства *Cybocephalinae*, ведущие полуоткрытый образ жизни с поиском жертв, приобретают такой же облик, как и ведущие сходный образ жизни личинки-антофаги блестянок из подсемейства *Meligethinae* и катеретид (*Kateretidae*) (при этом антофаги и паразитоиды хорошо отличаются строением ротового аппарата — *Nayashi*, 1978). То же касается и развития хищных божьих коровок (*Klausnitzer*, 1978).

Особенно показателен в этом отношении чрезвычайно сложный метаморфоз *Micromalthus debilis* (*Micromalthidae*) (*Scott*, 1938; *Lawgense*, 1982), трофика которого во всех активных стадиях развития должна квалифицироваться как ксиломицетофагия. Отродившаяся из яйца карабонидная личинка этого вида развивается в церамбикоидную, а затем может окуклиться и дать взрослую самку, или может развиваться в неотеническую личинку-самку и произвести живорождающихся личинок (педогенез). Другие церамбикоидные личинки откладывают единственное яйцо, из которого выходит куркулионоидная личинка, развивающаяся в итоге во взрослого самца. Причины такого метаморфоза пока не выяснены, сам тип развития носит скорее всего реликтовый характер, однако он отчетливо свидетельствует о том, что в пределах одного типа питания допустим весьма широкий диапазон изменчивости в степени эмбрионизации развития. Даже в материалах и выводах *А. Л. Тихомировой* есть опровержение ее объяснения. Если у фитофагов происходит дезэмбрионизация развития, то почему, как следует из ее же данных (1982:15), вторичная ювенилизация взрослых растительноядных полифаг надстраивается над структурной дифференцировкой имаго типа адефаг. Заметим, что положение об анаболии стадии полифаг, кажется, противоречит не только ее данным по онтогенетическому развитию жуков, но и не соответствует общей картине филогении отряда,

и поэтому разрешение этого явного противоречия требует дальнейших экспериментальных проверок.

Можно привести еще немало примеров из разных групп жуков, показывающих, насколько диета сама по себе менее значительна для формирования того или иного типа развития по сравнению с образом жизни личинок. Значительная степень пластичности метаморфоза в пределах отряда в целом, как и в пределах тех или иных групп, заставляет весьма критически относиться к гипотезам, построенным для отдельных его особенностей на ограниченном фактическом материале (*Гиляров*, 1957; *Novak*, 1966; *Поливанова*, 1988 и др.). *Е. Н. Поливанова*, к примеру, отвергает гипотезу *Ламера* (или *Берлеза-Ежикова*) на том основании, что она якобы вступает в противоречие с основной тенденцией в эволюции многоклеточных животных — эмбрионизацией развития, поскольку у продвинутых насекомых (*Holometabola*) наблюдается (согласно этой гипотезе) противоположный процесс — дезэмбрионизация. Она приводит большой круг данных по частным явлениям механизмов развития, особенно по физиологии и анатомии нейросекреторной системы; указывает, что последняя, координируя другие функции онтогенеза, у насекомых с полным превращением значительно сильнее продвинута, чем у других (*Hemimetabola*). В данном случае имеет место абсолютизация лишь одной стороны процесса. Более высокое развитие нервной системы (в частности, «неизмеримо» высокий уровень дифференцировки протоцеребрума) у отродившихся из яйца личинок голометабола свидетельствует о том, что у насекомых или, вернее даже, у членистоногих в целом находит выражение эволюционный процесс, аналогичный энцефалозу (=цефализация) у четвероногих позвоночных (*Вернадский*, 1988; *Гиляров*, 1975), который вовсе не препятствует тенденции к прогрессивной дезэмбрионизации, по крайней мере, у млекопитающих. *Р. Мацуда* (*Matsuda*, 1976) и многие другие авторы подчеркивали значение гетерохроний в эволюции насекомых, особенно ярких при полном метаморфозе: например, развитие ряда дефинитивных структур из имагинальных дисков в течение последних покоящихся стадий (предкуколки и куколки), с одной стороны, и вместе с тем опережающая дифференцировка склеритов эпикраниума и ротовых придатков даже в случаях крайней дезэмбрионизации у куркулионоидных личинок жуков, или личинок высших перепончатокрылых и мух, с другой.

Весьма показательными для филогенетических реконструкций становятся надежно установленные атавизмы, в том числе и следы прежних поведенческих особенностей. Они порой несут в себе лучшие свидетельства пройденного эволюционного пути, чем дают морфологические признаки, которые могут сходно формироваться под воздействием различных факторов.

Ранее отмечалось значение реликтового питания у разных видов зерновок, самки которых избегают яйцекладку до тех пор, пока не поедят пыльцу (Kirejtshuk, 1984). Кажется очевидным атавизмом дополнительное питание личинок и взрослых коровок, которые в настоящее время преимущественно хищные или растительноядные, особенно предпочтение ими пыльцы в тех случаях, когда основной пищевой ресурс находится в дефиците или отсутствует (Савойская, 1961; Воронин, 1966; Гринфельд, 1978).

Как атавизм для семейства усачей следует рассматривать дополнительное питание на цветках взрослых жуков из подсемейств Lepturinae и Cerambycinae, поскольку такая приуроченность не характерна для представителей более продвинутых групп. Эта особенность ускользнула от внимания как Дж. С. Манна и Р. А. Кроусона (Mann, Crowson, 1981; 1983), так и С. Чена (Chen, 1985), хотя она дает хорошее подтверждение их представлениям об эволюции хризомелоидных, так как позволяет с большей уверенностью утверждать, что предки усачей, как и остальных хризомелоидных были полными (т. е. во всех активных фазах жизненного цикла) антофагами. Следовательно, дивергенция предковой группы надсемейства определялась скорее всего различными путями эволюции исходного образа жизни, первоначально связанного с прохождением развития всех активных фаз в генеративных органах растений, причем эта первичная связь быть может сохраняется у приуроченных к шишкам саговников архаичных представителей подсемейства Oxypeltinae (Disteniidae = Cerambycidae) и подсемейства Megalopodinae (Chrysomelidae), а, возможно, реликтовый образ жизни может быть прослежен также у неарктического *Paratimia conicola* Fisch., развивающихся в женских шишках хвойных. Эти факты дополняют аргументацию против представлений о начальной эволюции усачей, развиваемых М. Л. Данилевским (1976).

Окукливание почти всех блестянок в почве, независимо от мест обитания личинок (древесина, грибы, цветы, мины в вегетативных органах растений и т. д.), следует рассматривать как атавизм, свидетельствующий о том, что их предки обитали в более или менее жидком субстрате, который приходилось покидать в поисках более благоприятных условий для окукливания. Этим субстратом, по всей вероятности, был забродивший сок, вытекающий из поврежденных стволов деревьев. Поскольку другого объяснения этой особенности найти не удалось, то предположение о сохранении образа жизни предков в изначальном или в близком к нему состоянии у разных групп подсемейства Calonegrinae, Carpophilinae (Epuraeini, Amphicrossini, Carpophilini), Nitidulinae, Cillaeinae, Stryptarchinae кажется достаточно правдоподобным. Окукливание грибовиков (Erotylidae) в почве, возможно, также проливает свет на формирование этой группы. Здесь интересно отметить, что некоторые антофильные блестянки из подсемейства Meligethi-

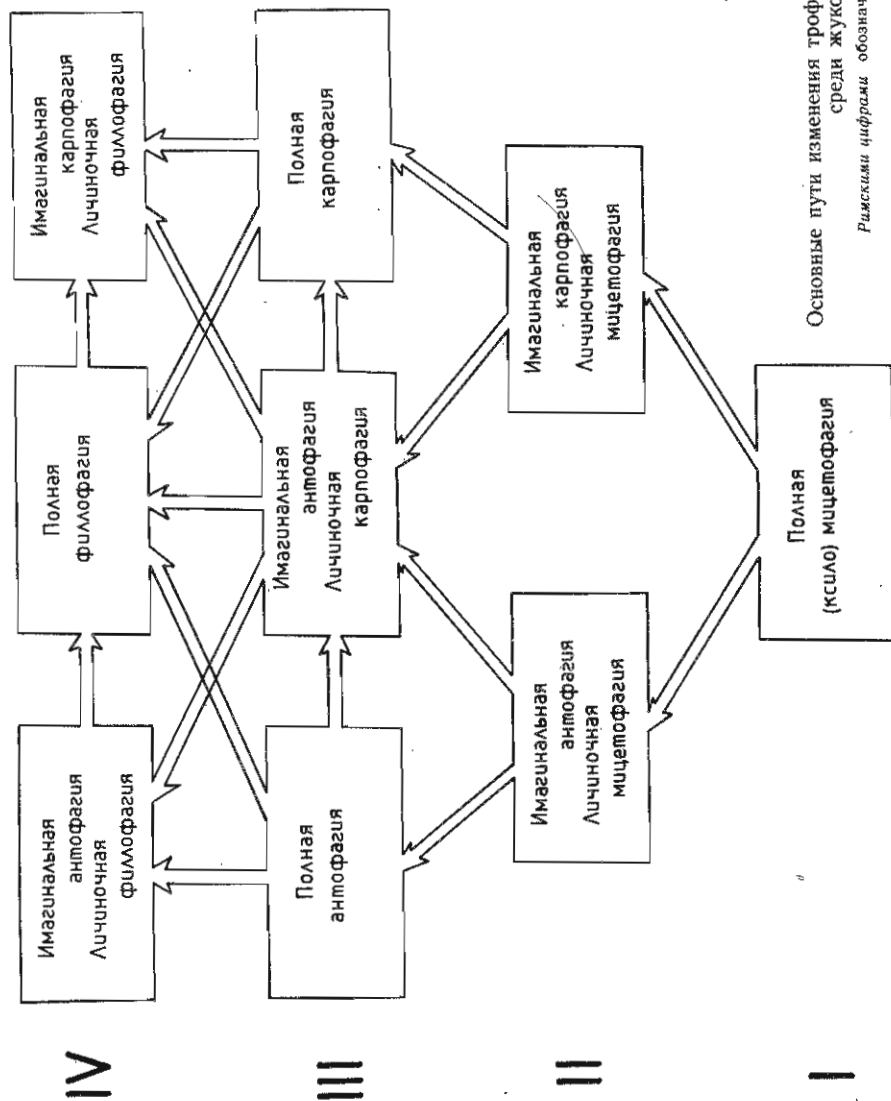
нае для дополнительного питания посещают гнилые фрукты (Kirejtshuk, 1980).

О реликтовости трофических отношений и, соответственно, древности образа жизни, сохраняющихся у многих миксофаг и плавунчиков, говорилось выше. Образ жизни *Syntelia histeroides* Lewis, развивающегося часто вместе с фильтрующими мицетофагами рода *Nosodendron* в забродившем соке, может дать ключ к пониманию эволюции гистероидных в целом, а также трансформации их личиночных структур (Lawrence, Newton, 1982).

Таким образом, реконструкция эволюции образа жизни жуков на основании как неонтологических, так и палеонтологических свидетельств должна дать лучшее объяснение филогении группы, чем формальный анализ структурных признаков. Особого внимания при этом заслуживает выяснение того, является ли сходство образа жизни плезиотипическим, или оно развилось как следствие сходных тенденций, в определенной мере канализирующих его трансформации. Способы установления таких различий методологически неоднозначны и требуют осторожности в интерпретациях. Особо следует учитывать возможность повторного прохождения крета трофической трансформации в прямом и обратном направлениях, нередко реализуемых в филогенезе той или иной группы. Несмотря на то, что куркулионидные уже, по-видимому, в начале мезозоя прошли «нормальный» путь от (ксило) мицетофагии к филлофагии по указанным на предлагаемой здесь схеме крета, многие развивающиеся в цветках и в древесине долгоносики из продвинутых групп, а также плоскоходы и короеды (Curculionidae, Platypodidae, Scolytidae) оказались в этих местобитаниях, очевидно, вторично.

В отличие от других подобных построений, в предлагаемой схеме трансформации трофики, которой соответствуют явления, определяющие эволюционные преобразования образа жизни жуков, онтогенетическое развитие рассматривается как целое. Такому подходу придавали большое значение и прежде. К примеру, В. Н. Беклемишев (1964) трактовал «жизненный цикл вида» морфологически, а «жизненную схему вида» — экологически, признавая необходимость изучения их как эволюционирующих единиц. Среди колеоптерологов к такому подходу приблизились Дж. Ф. Лоуренс и А. Ф. Ньютон (Lawrence, Newton, 1982; Lawrence, 1987).

Если за исходную степень дифференцировки личинок полифаг признать «ильфоидную» по классификации А. Л. Тихомировой (1974), которую имеют многие полные (ксило) мицетофаги, то следует допустить, что некоторые формы с этой степенью дифференцировки могут сохранять близкий к исходному образ жизни. Усиление личиночной активности приводило к большей степени дифференцировки личиночных структур (имагинизации) вплоть до карабидной, а снижение активности, напротив — к отрождению личинок на менее дифференцированной стадии развития до брухо-



Основные пути изменения трофики при филлофагизации среди жуков

Римскими цифрами обозначены этапы изменений

идной степени дифференцировки. Личинки жуков-антофагов в основном сохраняют близкую к сильфоидной степень дифференцировки (*Byturidae*, *Kateretidae*, *Nitidulidae*, *Languriidae*, *Mycetophagidae*, *Phalacridae*). Вместе с тем, если представители *Byturus* обнаруживают значительное сходство с личиночными мицетофагами (например, блестянками рода *Epuraea*), то личинки катеретид и антофильных блестянок подсемейства *Meligethinae* приобретают габитуальное сходство и степень дифференцировки, сходную с другими, открыто живущими на поверхности личинками с разными режимами питания — мицетофагов из подсемейства *Endomychidae*; хищников из коровок и блестянок-паразитов из подсемейства *Cybocerphalinae*; а также поверхностных филлофагов из листоедов (*Crowson*, 1955). При погружении в растительные ткани личинки становятся более дезэмбрионизированными в целом, а их придатки (в том числе и ноги) дифференцируются в активных фазах личинки в меньшей степени (как у зерновок и листоедов, развивающихся внутри субстрата). А в случаях активной жизни на поверхности субстрата (листоеды) или повышения активности передатков в древесине (усачи) степень дифференцировки передатков может инстинктивно снижаться, хотя у куркулионидных редуция, за немногими исключениями (подвижные личинки семейства *Brentidae*), кажется, стала необратимой.

Несколько групп блестянок обнаруживают тенденцию к филлофагизации (*Kirejtshuk*, 1984). На второй стадии обозначенных путей перехода находится большее или меньшее число представителей подсемейства *Carpophilinae* (*Epuraeini*, *Carpophilini*); *Nitidulinae* (комплекс родов *Aethina*, *Cycharmus*); *Cillaeinae*. Третьей стадии достигли представители трибы *Epuraeini* (роды *Platychoropsis*, возможно, *Haptoncus*, *Amystrops* и др.), специализированное подсемейство *Meligethinae*, роды *Mystrops**, *Ithyra* и, возможно, некоторые виды подрода *Circopes* (комплекс *Aethina*), представители рода *Conotelus* (*Cillaeinae*) (*Jelinek*, 1969; *Кирейчук*, 1986 б; *Williams*, *Jelinek*, *Habeck*, 1988). А на четвертой стадии трофической трансформации среди блестянок известны лишь виды с минирующими личинками *Xenostromylus* (комплекс родов *Cycharmus*), а также виды родов с неопределенным положением *Anister* и, кажется, *Oxystrongylus* (*Nitidulinae*) (*Alfieri*, 1924; *Jelinek*, 1981; *Кирейчук*, 1987 б).

Следует также еще раз оговорить, что некоторые группы блестянок становятся карпофагами через питание пораженными грибными инфекциями плодами, которые могут инфицироваться конидиями и спорами грибов благодаря переносу их взрослыми жуками (*Carpophilus*, *Haptoncus*, *Lobiopa*, *Idaethina*, *Haptoncura*, *Colopterus*, *Glischrochilus* и т. д.). Сходным образом, по-видимому,

* Род *Mystrops* должен рассматриваться среди подсемейства *Nitidulinae*, а не в составе *Carpophilinae*, вопреки ранее высказываемым мнениям (*Kirejtshuk*, 1986), так как имеет все признаки первого из подсемейств, указанные в работе А. Г. Кирейчука (1986 а).

формировалась карпофагия у некоторых видов семейств *Bostrichidae*, *Silvanidae*, *Laemophlaeidae* и др.

Развитие полной антофагии протекает с развитием определенного синдрома, выраженного в сходстве имагинальных и личиночных преобразований формы тела, ротового аппарата, усиков, укрупнение опущенных лопастей имагинальных лапок (Gillogly, 1962; Jelinek, 1969; Endrödy=Younga, 1978; Kirejtshuk, 1980; Кирейчук, 1986 б; Кирейчук, Истон, 1988). Правда, у блестянок не наблюдается редукция мандибулярной моль, как это происходит у антофагов из катеретид, антокарпофагов из битурид и филлофагов из хризомелоидных и куркулионоидных.

Почти все растительноядные блестянки тропически связаны с открытосеменными и только немногие известны с голосеменных (некоторые австралийские виды подрода *Circopes* рода *Aethina*, а также — согласно личному сообщению Р. А. Кроусона — некоторые виды подсемейства *Cillaeinae* развиваются в мужских стробилах саговников и араукарий). С тропическими однодольными, в основном с пальмами, пандусами и ароидными, связаны представители рода *Mystrops* и некоторых групп подсемейства *Meligethinae* (*Microporum*, *Cornutopria*, *Palmopria*, *Cryptarchopria*) и др. Известное ныне распределение блестянок по кормовым растениям не позволяет делать надежных суждений о времени формирования их антофагии. Тем не менее некоторым основанием для предположения о, возможно, меловом формировании антофагии специализированного подсемейства *Meligethinae* может служить характер современного распространения этой группы (преимущественно в областях Старого Света, а также некоторые явные реликты рода *Pria* в Австралийской области и некоторые продвинутые виды рода *Meligethes* в Неарктике, причем наиболее обильна и разнообразна как архаичными, так и продвинутыми формами фауна Восточной и Южной Африки). Однако в просмотренной мной из меловых захоронений коллекции Палеонтологического института АН СССР иногда встречается довольно много отпечатков, в которых легко признать представителей трибы *Euragaeini*, но ни одного достоверного отпечатка подсемейства *Meligethinae*.

Наиболее древние жуки-антофаги — куркулионоидные — являются в палеонтологической летописи в триасе (Пономаренко, Жерихин, 1980). Формирование головотрубки у этой группы, возможно, коэволюционно обусловлено с защитными адаптациями фруктификацией голосеменных от повреждений насекомыми (как это можно предположить для раннемезозойских беннеттитовых с обопольми стробилами). Атавистической особенностью группы, свидетельствующей о древней антофагии, может рассматриваться длительный период яйцекладки (Morimoto, 1981). Ранее обособление куркулионоидных подтверждается значительной структурной обособленностью их от других надсемейств полифаг; в том числе 12-члениковыми булавовидными усиками, уникальным

строением головы с сильно модифицированными передней кишкой и ротовыми частями (Morimoto, 1981). Наряду с этим, в отличие от продвинутых кукуйформных, с которыми их нередко сближают, куркулионоидные сохраняют дыхальца 8-го брюшного сегмента, а характер редукции жилкования, по мнению Кроусона (Crowson, 1955), скорее сходен с таковым у стафилиноидных, а не кукуйоидных. При внешнем сходстве в строении лапок имаго хризомелоидные и куркулионоидные отличаются качественным составом сенсилл (Schmitt, 1988), а у архаичных листоедов (*Megalopodinae* — согласно личному сообщению Кроусона) сохраняется клероидный двущетинковый эмподий. Уникальное личиночное строение личинок долгоносиков также подтверждает их ранее обособление от остальных полифаг. А. Л. Тихомирова (1974) указывает, что, хотя личинки долгоносиков сходны с другими, имеющими брухоидную степень дифференцировки, редукция зачатков усиков и ног куркулионоидных не имеет аналогов среди других групп жуков.

Эмбриональные зубцы куркулионоидных, как и хризомелоидных, весьма многообразны по строению и расположению на разных сегментах тела отрождающейся личинки, и это свойство (не сходство, а разнообразие!) отличает эти надсемейства от других жуков. Однако, как указывает М. Л. Кокс (Cox, 1988), расположение эмбриональных зубцов в большой мере зависит от особенностей яйцекладки. Манн и Кроусон (Mann, Crowson, 1983) предполагают, что органы для симбиотических бактерий личинок и взрослых возникли у общих предков хризомелоидных и куркулионоидных, обитавших внутри живых стеблей, при этом у хризомелоидных, вышедших на поверхность растений, или при переходе к личиночному питанию мертвой древесиной, вагинальные карманы для симбионтов у самок утрачиваются, а у куркулионоидных последние обнаружены среди представителей едва ли значительно архаичного подсемейства *Cleopinae*. Личиночные органы в средней кишке для содержания бактериальных симбионтов сохраняются у многих куркулионоидных и у развивающихся внутри живых стеблей хризомелоидных. Такая трактовка возникновения органов для бактериальных симбионтов не согласуется с многими контраргументами. Во-первых, о возможности независимого происхождения или унаследованности этих органов от весьма удаленных общих филетических корней, как и органов для дрожжевых симбионтов, свидетельствуют обнаруженные все типы органов и их функционирования среди бострихоидных (*Bostrichoidea*: Koch, 1967; Crowson, 1981). Во-вторых, сходство коллатеральных желез, выделяющих секреты, склеротизирующие и защищающие от инфекций оболочку откладываемых яиц, с вагинальными карманами для бактериальных симбионтов дает повод для допущения возможной многократности в смене функции этих желез (Mann, Crowson, 1983). И наконец, в-третьих, существование дрожжевых симбионтов у усачей подтверждает мнение о сравнительной произвольности появления сходных органов для симбионтов в

зависимости от решения той или иной трофической задачи (бактерии поставляют главным образом витаминоподобные вещества, такие, как стероиды, а дрожжевые симбионты — незаменимые аминокислоты, разрушая при этом вещества, неперевариваемые ферментами насекомых).

По структурным особенностям личинка *Urodon* (личн. сообщ. А. В. Присного) кажется чрезвычайно продвинутой. Она полностью безнога, с межсегментными дорсальными вздутиями на груди и склеротизованными участками, сильно напоминающими рудименты урогомф у других живущих на поверхности субстрата личинок кукуйiformных (Böving, Craeghead, 1931). Личинка *Arrhenodes minutus* (Brentidae) весьма сходна с таковой у *Urodon*, с такими же межсегментными вздутиями, но без заметных следов урогомф при выраженных рудиментах ног (Cox, 1988). Среди личинок архаичных хризомелоидных (Orsodacninae, Megalopodiinae, Aseminae, Lepturinae) так же можно найти следы урогомф (Mann, Crowson, 1981; Chen, 1985; Cox, 1988), как и атавизмы более тесных взаимоотношений с генеративными органами растений в прошлом. Следует признать, что конвергентное развитие личиночных структур в сравнении с имагинальными более вероятно в силу большей зависимости личиночного морфогенеза от необходимого достижения определенной дефинитивной стадии, структуры которой эволюционно более пластичны, так как не связаны последующими морфогенетическими корреляциями.

Со стробилами современных саговников, помимо блестянок, связано развитие личинок из семейств Boganiidae, Languriidae (Pharaxonothinae), Chrysomelidae (Megalopodiinae: ? Carpophagus), Cerambycidae (Disteniidae: Oxypeltinae) Allocorynidae (*Rhopalotria*), Apionidae (*Antliarrhinus*), однако какие из них могли быть близкими к формам, оставившим погрызы на попавших в палеонтологическую летопись шишках юрских бенеттитовых (Delevoyas, 1967), представляет неразрешимую проблему: существовали уже все перечисленные группы. Вместе с тем юрским Protoscelinae из захоронений Каратау сопутствуют находения очень древних групп из голосеменных (Mann, Crowson, 1983). На листьях современных саговников встречаются листоеды рода *Eulacoscelis* и другие, личинки которых пока остаются неописанными. Древний характер личиночного развития допустим также для обитающих в мужских шишках хвойных представителей семейства Nemonychidae, а в женских — Cerambycidae (*Paratimia*), Apionidae (*Nanophyes*), Curculionidae.

Согласно предлагаемой здесь схеме вторая стадия перехода формируется сравнительно легко, поскольку ее достигли представители около 50 семейств жуков. Третья стадия с полной антокарпофагией встречается в 3 надсемействах кукуйiformных и куркулиониформных: Boganiidae, Kateretidae, Nitidulidae, Languriidae, Phalacridae, Mordellidae, Chrysomelidae, Cerambycidae

(Disteniidae), Belidae, Allocorynidae, Attelabidae, а фитоэмбриофагия с частичной филлофагией — среди Kateretidae, Buturidae, Phalacridae, Chrysomelidae (Orsodacninae, Sagrinae, Megalopodiinae), Bruchidae, Aglycyderidae, Anthribidae (Choraginae), Urodonidae (Bruchellidae), Attelabidae (продвинутые Curculionidae и Apionidae, вероятно, вторично вернулись к этой стадии трофической трансформации).

Помимо немногих блестянок, только 2 группы стали в полной мере филлофагами: хризомелоидные и куркулионидные, представленные в рецентной фауне наибольшим числом видов. Развитие у этих групп значительного конвергентного сходства давало многим авторам повод для их сближения или даже выделения этих надсемейств в особый подотряд (Phytophaga: Sharp, Muir, 1912) вследствие ошибочной интерпретации древности этого сходства и древности различий в этих группах. Кажущаяся бесспорной независимость происхождения этих надсемейств требует отражения ее в системе отряда. Хризомелоидных, сохраняющих многие атавистические особенности кукуйонидных, а некоторые — даже клероидных следует относить к инфраотряду кукуйiformных (Cucujiformia). Появившиеся в палеонтологической летописи вместе с первыми же полифагами куркулионидные, в период первых диверсификаций подотряда, с уже выраженными специализациями (по крайней мере, к имагинальной антофагии) должны быть выделены в особый инфраотряд Curculioniformia infraorder n. (= Rhynchophora). Это изменение в системе позволяет более корректно отразить филогенетические связи надсемейств в структуре систематических построений.

Пути изменения в трофике активных фаз жизненного цикла жуков, изображенные на предлагаемой здесь схеме, почти в полном объеме прослеживаются среди различных подсемейств блестянок. Анализ распределения по жизненным формам представителей всех семейств жуков показывает, что во многих группах инфраотрядов кукуйiformных и куркулиониформных наблюдаются те же тенденции трофических трансформаций, а также образа жизни активных фаз личинки и имаго. В остальных инфраотрядах тенденции к филлофагизации выражены слабее, или не выражены вовсе, что, вероятно, связано с тем обстоятельством, что основная структурная дифференцировка и экологическая радиация этих инфраотрядов, если не завершилась до меловой ценотической революции, вероятно, обусловившей филлофагизацию среди жуков, то, по крайней мере, эволюционные направления в этих инфраотрядах были уже весьма канализированы другими тенденциями в строении или образе жизни.

Если распределить всех кукуйiformных и куркулиониформных согласно предложенной схеме, то обнаружится закономерность, по которой большинство представителей инфраотрядов концентрируется на первой и последней выделенных стадиях трансформации,

причем на первом этапе остаются главным образом группы кукуйiformных, сохраняющие архаичные строение и образ жизни, а на последнем — собраны, напротив, преимущественно продвинутой формы. На второй и третьей стадиях остались формы в основном из специализированных групп (таких, как например Meligethinae, Bruchidae), или реликтовые представители с атактистическими чертами в образе жизни из групп, где тенденции к филлофагизации проявились отчетливее, либо формы групп, вступившие на путь указанных трансформаций, но не достигшие значительной специализации трофики, а также и образа жизни. При развитии полной филлофагии или даже на ранних фазах ведущих к ней трофических изменений появляются черты, в полной мере получившие развитие у высших групп кукуйiformных, а именно — у хризомелоидных, а также у куркулионидных. Хотя некоторые авторы эти инфраотряды пытаются связать через сходство Ugodonidae (=Bruchellidae) и Bruchidae в один трансформационный ряд, представляется оправданным все же разделение их как независимо появившиеся ветви, хотя, возможно, и из общей предковой группы, более обособленной от таковых, давших другие инфраотряды полифаг.

Поскольку сходство хризомелоидных и куркулионидных является результатом реализованного в филогенезе общего комплекса анагенетических тенденций, то их групповое различие должно быть более древним, чем групповое сходство, что находит подтверждение и в палеонтологической летописи. Продвинутой формы куркулионидных, относимые к одному из рецентных семейств (Nemonychidae), указаны для юры, а первые представители надсемейства отмечены в триасе. В то же время представители хризомелоидных обнаружены пока только в конце юры, причем известные отпечатки этого возраста настолько слабо модифицированы, что отнесение их к семейству листоедов может оказаться преждевременным. Вероятность подтверждения поставленного здесь под сомнение родства этих надсемейств намного меньше, чем возможность выявления дальнейших свидетельств в пользу их независимого развития при постепенно усиливающимся сходстве, которому вследствие этого нецелесообразно придавать значение большее, чем различиям, трактуя эти надсемейства как обособленные от остальных инфраотрядов жуков таксон. Отнесение обоих рассматриваемых надсемейств к кукуйiformным также едва ли оправдано, хотя, как считает Кроусон (Crawson, 1955), сочетание архаичных черт хризомелоидных с архаичными чертами куркулионидных в комплексе якобы дает набор исходных признаков кукуйiformных. Такое объединение по плезиоморфии неприемлемо не только по формальным причинам, но и в силу имеющихся в настоящее время свидетельств гомеоплазии многих (появляющихся и позднее) общих для этих групп свойств.

- Аксентьев С. И., Учаснова Л. И. Проблема симбиоза жуков-ксилофагов и амброзийных грибов // Биол. науки, 1986. — № 8. — С. 5—22.
- Аудизио П. А., Кирейчук А. Г. Новый вид рода *Meligethes* Stephens группы *difficilis* с Кавказа и обзор западно-палеарктических видов, близких к *M. viduatus* (Heer) (Coleoptera, Nitidulidae) // Энтомол. обозр., 1988. — Т. 67. — Вып. 3. — С. 559—568.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Наука, 1964. — Т. I. — 432 с. — Т. II. — 446 с.
- Вернадский В. И. Философские мысли натуралиста. — М.: Наука, 1988. — 520 с.
- Воронин К. Е. Хищный жук хармония (*Leis oxyridis* Pall) и экологическое обоснование акклиматизации его для борьбы с тлями. — Автореф. канд. дис. — Л., 1966. — 22 с.
- Гиляров М. С. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // Зоол. журн., 1957. — Т. 36. — Вып. 11. — С. 1683—1695.
- Гиляров М. С. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Зоол. журн., 1975. — Т. 54. — Вып. 6. — С. 822—831.
- Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофильных насекомых. — Л.: Изд.-во ЛГУ, 1978. — 206 с.
- Данилевский М. Л. Морфо-экологические закономерности эволюции личинок жуков-дровосеков. — Автореф. канд. дис. — М., 1976. — 17 с.
- Емельянов А. Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // «Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1966 г.» — Л.: Наука, 1967. — С. 28—65.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1987. — Т. 69. — С. 19—109.
- Емельянов А. Ф., Фалькович М. И. О книге «Историческое развитие класса насекомых» // Энтомол. обозр., 1983. — Т. 62. — Вып. 1. — С. 205—222.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). — Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1978. — Т. 165. — 198 с.
- Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1980. — Т. 175. — С. 189—224.
- Жуковский П. М. Ботаника. — М.: Колос, 1982. — 623 с.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. — Киев: Наукова думка, 1972. — 315 с.
- Историческое развитие класса насекомых (под ред. Б. Б. Родендорфа, А. П. Рацинына). — Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1980. — 269 с.
- Кирейчук А. Г. Анализ строения гениталий для реконструкции филогении и обоснования системы сем. Nitidulidae (Coleoptera) // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1986 а. — Т. 68. — С. 22—28.
- Кирейчук А. Г. Новые роды и виды жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) из Австралийской области. I. // Энтомол. обозр., 1986 б. — Т. 65. — Вып. 3. — С. 773—779 559—573.
- Кирейчук А. Г. Новые роды и виды жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) из Австралийской области. II. // Энтомол. обозр., 1987 а. — Т. 66. — Вып. 4. — С. 773—779.
- Кирейчук А. Г. Новый для Индо-Малайской области и рода жуков-блестянок *Anister Grouvelle* (Coleoptera, Nitidulidae) // Энтомофауна Вьетнама. — М.: Наука, 1987 б. — С. 170—172.
- Кирейчук А. Г., Истон А. М. Ревизия рода *Anthystrix* Kirejtshuk и новые виды подсем. Meligethinae (Coleoptera, Nitidulidae) из Южной Африки // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва, 1988. — Т. 70. — С. 41—55.
- Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых // Энтомол. обозр., 1951. — Т. 31. — № 3—4. — С. 323—335.
- Кожанчиков И. В. Биологические особенности европейских видов рода *Galerucella* и условия образования биологических форм у *Galerucella lineola* F. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1958. — Т. 24. — С. 271—322.

- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия.— М.: Наука, 1977.— 255 с.
- Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции.— Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР, 1986.— 137 с.
- Крыжановский О. Л. Жуки подотряда Aderhaga. Фауна СССР. Жесткокрылые.— Л.: Наука, 1983.— Т. 1.— Вып. 2.— 341 с.
- Мамаев Б. М. Биология насекомых — разрушителей древесины.— М.: ВИНТИ, 1977.— Т. 3.— 213 с.
- Мамаев Б. М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока.— М.: Агропромиздат, 1985.— 208 с.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П., Потоцкая В. А. Определитель личинок энтомофагов стволовых вредителей.— М.: Наука, 1977.— 392 с.
- Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР.— М.-Л.: Наука, 1952.— 244 с.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники.— М.: Недра, 1987.— 403 с.
- Никритин Л. М. Инфраотряд Scarabaeiformia // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1977.— Т. 161.— С. 119—130.
- Панфилов Д. В. Насекомые в тропических лесах южного Китая.— М.: Изд.-во МГУ, 1961.— Вып. 52.— 148 с.
- Поливанова Е. Н. Принцип функциональности А. Н. Северцова и его значение для исследования эволюции онтогенезов насекомых // Современные проблемы эволюционной морфологии.— М.: Наука, 1988.— С. 136—150.
- Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых — архостемат.— Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1969.— Т. 125—233 с.
- Пономаренко А. Г. О делении отряда жесткокрылых на подотряды // Докл. на 24-м ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского.— Л.: Наука, 1973.— С. 78—89.
- Пономаренко А. Г. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. Мезозойский этап в эволюции Aderhaga // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1977.— Т. 161.— С. 8—105.
- Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых насекомых.— Автореф. докт. дис.— М., 1983.— 47 с.
- Савойская Г. И. К изучению биологии кокцилид юго-восточного Казахстана // Учен. зап. Томского гос. пед. ин-та, 1961.— Т. 19.— Вып. 1.— С. 107—117.
- Стриганова Б. Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых.— М.: Наука, 1966.— 127 с.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений.— М.: Наука, 1961.— 132 с.
- Тихомирова А. Л. Дезэмбрионизация как механизм филогенетических преобразований в отряде жуков // Журн. общ. биол., 1974.— Т. 35.— № 4.— С. 620—631.
- Тихомирова А. Л. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм эволюционных преобразований // Журн. общ. биол., 1976.— Т. 37.— № 9.— С. 584—599.
- Тихомирова А. Л. Перестройка онтогенеза жуков при адаптации к хищничеству и фитофагии // Адаптация почвенных животных к условиям среды.— М.: Наука, 1977.— С. 179—188.
- Тихомирова А. Л. Роль процессов перестройки онтогенезов в эволюции насекомых // Тр. Всесоюзн. энтомол. о-ва, 1981.— Т. 63.— С. 4—16.
- Тихомирова А. Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых.— Автореф. докт. дис.— М., 1982.— 3 с.
- Уваров Б. П. Пища, питание и метаболизм // Природа, 1928.— № 10.— С. 897—914.
- Фалькович М. И. О пищевых связях пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии // «Чтения памяти Н. А. Холодковского»— Л.: Наука, 1969.— С. 53—88.
- Фегри К., Ван дер Пейл А. Основы экологии опыления.— М.: Мир, 1982.— 379 с.
- Шапиро И. Д. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам.— Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985.— 321 с.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // в кн.: Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 2.— С. 142—169.
- Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка // Рост животных.— М.: Биомедгиз, 1935.— С. 74—84.
- Alfieri A. Notes sur *Anister raffrai* Grouv. et sa larve (Coléoptera) // Bull. Soc. R. Entomol. Erypte, 1924.— Vol. 15.— P. 82—84.
- Amouriq L. Rapporis entomologo-cryptogamiques. Elements sur les relations entre insectes et champignons.— Paris: Hermann., 1973.— 230 p.
- Atkins M. D. The Cupedidae of the World // Canad. Entomologist., 1963.— Vol. 95.— P. 140—162.
- Attwater W. A., Busch L. V. Role of the sap beetle *Glischrochilus quadrisignatus* in the epidemiology of gibberella corn ear rot // Canad. J. Plant Pathology, 1983.— Vol. 5.— P. 158—163.
- Audisio P. La Minacciosa diffusionale in Europa meridionale di *Glischrochilus quadrisignatus* (Say, 1835) (Col. Nitidulidae) // Frustula Entomol., 1984.— Vol. 6 (19).— P. 369—378.
- Auerbach M. J., Strong D. R. Nutritional ecology of Heliconia herbivores: experiments with plant fertilization and alternative hosts. // Ecol. Monogr., 1981.— Vol. 51.— P. 63—83.
- Böving A. G., Craighead F. C. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the Coleoptera // Entomol. Amer., 1931.— Vol. 11, parts 1—4.— 351 p.
- Burke H. R. Bionomics of Anthonimine weevils // Ann. Rev. Entomol., 1976.— Vol. 21.— P. 283—303.
- Carter W. Insects in relation to plant diseases.— N. Y.-London, 1962.— 705 p.
- Chen S. Phylogeny and classification of the Chrysomeloidea // Entomography, 1985.— Vol. 3.— P. 465—475.
- Cox B. Little evidence for Palaeozoic arthropod and plant interaction // Nature, 1974.— Vol. 249.— P. 615—616.
- Cox M. L. Egg burster in the Chrysomelidae with review of their occurrence in the Chrysomeloidea and Curculionoidea (Coleoptera) // Syst. Entomol., 1988.— Vol. 13, N 4.— P. 393—432.
- Crowson R. A. The natural classification of the families of Coleoptera. // London: Nathaniel Lloyd, 1955.— 187 p.
- Crowson R. A. A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with description of two new genera of Peltidae of several new larval types // Trans. R. Entomol. Soc. London, 1964.— Vol. 116.— Pt. 12.— P. 275—327.
- Crowson R. A. Further observation on Cleroidea // Proc. R. Entomol. Soc. London, 1970.— Vol. 39 (B).— P. 1—20.
- Crowson R. A. On a new superfamily Artematopoidea of Polyphagan beetles, with descriptions of 2 new fossil genera from the Baltic amber // J. Natur. Hist., 1973.— Vol. 7.— P. 225—238.
- Crowson R. A. The evolutionary history of Coleoptera as documented by fossil and comparative evidence // Atti X Congresso Naz. Ital.— Entomol., Firenze., 1975.— P. 47—90.
- Crowson R. A. The biology of the Coleoptera.— London-N. Y.-Toronto-Sydney-San Francisco: Acad. Press., 1981.— 802 p.
- Delevooryas T. Investigation of North American Cycadeoids // Palaeontographica, 1968.— Vol. 121 (A).— P. 122—133.
- Dethier V. G. Evolution of feeding preference in phytophagous insects // Evolution, 1954.— Vol. 8.— P. 33—54.
- Dethier V. G. Chemical interaction between plants and insects // in: Chemical ecology.— N. Y.: Acad. Press, 1970.— P. 83—102.
- Diels L. Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // Berichte Deutsche Bot. Ges., 1916.— Bd. 34.— Ht 8.— S. 758—774.
- Doyle J. D. Development lines in pollination mechanisms in the Coniferales // Sci. Proc. R. Dublin Soc., 1945.— Vol. 24 (N. s.).— P. 43—62.
- Endrody-Younga S. Systematic revision and phylogeny of some Meligethinae genera from the Ethiopian region (Coleoptera, Nitidulidae) // Entomol. Gener., 1978.— Vol. 4.— N 3/4.— P. 295—316.
- Francke-Grosmann H. Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects // Symbiosis. N. Y.-London: Acad. Press, 1967.— Vol. 2.— P. 142—206.
- Fukuda A. Some ecological studies on *Cupes clathratus* // Trans. natur. Hist. Soc. Formosa, 1941.— Vol. 31.— P. 394—399.

- Futuyma D. J.* Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants // Co-evolution. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc. Publ., 1983.— P. 207—231.
- Hayashi N.* A contribution to the knowledge of the larvae of Nitidulidae occurring in Japan (Coleoptera: Cucujoidea) // *Insecta Matsum.*, 1978.— Vol. 14 (N. S.).— 97 p.
- Heikertinger F.* Resultate 15-jähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischen Halticinen // *Entomol. Blätter.*, 1924.— Ht. 20.— S. 214—224; 1925.— Ht 21.— S. 10—19, 81—92, 119—131, 155—163; 1926.— Ht 22.— S. 1—9, 49—62.
- Hering M.* Die Oligophagie der blattminierenden Insekten und ihrer Bedeutung für die Klärung phyto-phyletischer Probleme // *Verh. III Intern. Entomol. Kongr. Zürich. Weimar.*, 1926.— Bd 1, 2.— S. 216—230.
- Jelinek J.* Drei neue Arten der Gattung *Mystrops* Er. (Coleoptera, Nitidulidae) // *Acta Entomol. Bohemosl.*, 1969.— T. 66.— N 6.— S. 366—372.
- Jelinek J.* Revision of the genus *Anister* (Coleoptera, Nitidulidae) // *Acta Entomol. Bohemosl.*, 1981.— T. 78.— P. 183—188.
- Jermy T.* On the evolution of insect/host plant systems // *Verh. SIEEC X 1983.— Budapest, 1984.*— P. 13—17.
- Juzwik J., French D. W.* Ceratocystis fagacearum and C. piceae on the surfaces of free-flying and fungus-mat-inhabiting Nitidulids // *Phytopathology*, 1983.— Vol. 73.— N 8.— P. 1164—1168.
- Juzwik J., French D. W.* Relationship between Nitidulids and Ceratocystis fagacearum during late summer and autumn in Minnesota // *Plant Disease*, 1986.— Vol. 70.— N 5.— P. 424—426.
- Kirejtshuk A. G.* New species of beetles of the subfamily Meligethinae from the Ethiopian Region // *Rev. Zool. Afr.*, 1980.— Vol. 94.— Fasc. 2.— P. 249—294.
- Kirejtshuk A. G.* Ways of formation of anthophily among beetles // *Verh. SIEEC X 1983.— Budapest, 1984.*— P. 173—175.
- Kirejtshuk A. G.* On polyphily of the Carphophilinae with description of a new subfamily // *Coleopterol. Bull.*, 1986.— Vol. 42.— N 2.— P. 217—221.
- Klauznitzer B.* Ordnung Coleoptera (Larven).— Berlin: Akademie-Verl., 1978.— 378 s.
- Klauznitzer B.* Bemerkungen über die Ursachen und die Entstehung der Monophagie bei Insekten // *Verh. SIEEC X 1983.— Budapest, 1984.*— S. 5—12.
- Kukalova J.* The ecology of Permian insects // *Proc. 12-th Internat. Congr. Entomol.*, 1965.— P. 132.
- Lameere A.* La raison d'être des métamorphoses chez les Insectes // *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, 1900.— T. 43.— P. 619—636.
- Lawrence J. F.* Coleoptera // *Synopsis and Classification of living organisms.* N. Y.: McGrawhill., 1982.— P. 482—553.
- Lawrence J. F.* Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of the Elateriformia // *Invertebr. Taxon.*, 1987.— Vol. 2.— P. 1—53.
- Lawrence J. F.* Mycophagy in the Coleoptera: feeding strategies and morphological adaptations // 1988.— P. 1—23.
- Lawrence J. F., Newton A. F.* Evolution and classification of beetles // *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1982.— Vol. 13.— P. 261—290.
- Lengerken H. V.* Von Käfern erzeugte Pflanzengallen Versuch einer zusammenfassenden Darstellung // *Entomol. Blätter.*, 1941.— Ht 37.— S. 121—159.
- Mann J. S., Crowson R. A.* The systematic position of Orsodacne Latr. and Syneta Lac. (Coleoptera, Chrysomelidae), in relation to characters of larvae, internal anatomy and tarsal vestiture // *J. Natur. Hist.*, 1981.— Vol. 15.— P. 727—749.
- Mann J. S., Crowson R. A.* On the occurrence of mid-gut caeca, and organs of symbiont transmission, in leaf-beetles // *Coleopterol. Bull.*, 1983.— Vol. 37.— N 1.— P. 1—15.
- Matsuda R.* Morphology and evolution of insect abdomen. Intern. Ser. Pure and Applied Biol. Zool. Div., 1976.— Vol. 56.— 534 p.
- Morimoto K.* Functional morphology and phylogeny of the superfamily Curculionoidea (Coleoptera). Part 1. The mouth parts // *Akitsu. Kyoto Perfect. Univ.*, N. Ser., 1981.— Vol. 34.— P. 1—10.
- Neel W. W., Glick B. D., May L. L., True R. P.* Attractiveness to Nitidulidae of natural attractants of tree and fungus origin // *J. Econom. Entomol.*, 1967.— Vol. 60.— P. 1104—1109.
- Norstog K., Stevenson D. W.* Wind? Or Insects? The pollination of cycads // *Fairchild Trop. Gard. Bull.*, 1982.— Vol. 35.— P. 28—30.
- Novak V. J.* Insect hormones (physiology, morphology and phylogeny of insect endocrines).— London: Methuen & Co., 1966.— 478 p.
- Rattray G.* Notes on the pollination of some South African cycads // *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 1913.— Vol. 3.— P. 259—270.
- Ross D. A., Potheary D. D.* Notes on adults, eggs, and first-instar larvae of *Priacma serrata* (Coleoptera, Cupedidae) // *Canad. Entomol.*, 1970.— Vol. 102.— N 3.— P. 346—348.
- Scott A. C.* Paedogenesis in the Coleoptera // *Zeit. Morph. Ökol. Tiere.*, 1938.— Bd 33.— S. 633—653.
- Sharp D., Muir F.* The male genital tube in Coleoptera // *Trans. R. Entomol. Soc. London*, 1912.— P. 477—642.
- Schmitt M.* On the phylogenetic position of the Bruchidae within Chrysomeloidea (Coleoptera) // *Proc. XIII Intern. Congr. Entomol. Vancouver (Canada)*, 1988.— P. 39.
- Vogel S.* Fungus mimesis of fungusgnat flowers // *Brantia a. Linkens.*, 1973.— P. 13—18.
- Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*, 1972.— Vol. 21.— P. 213—251.
- Williams N., Jelinek J., Habeck D. H.* Annotated bibliography of the genus *Conotelus* Erichson (Coleoptera: Nitidulidae).— *Miscellan. publ. Entomol. Soc. Amer.*, 1988.— N 69.— 14 p.
- Windels C. E., Windels M. B., Kommedahl E.* Association of Fusarium spp. with picnic beetles on corn ears // *Phytopathology*, 1976.— Vol. 66.— P. 328—331.
- Zwölfer H.* Geographische Differenzierung von Wirtspflanzenspektren bei phytophagen Insekten // *Verh. SIEEC X 1983.— Budapest, 1984.*— S. 1—12.
- Zwölfer H., Herbst J.* Praadaptation Wirtskreiserweiterung und Parallel=Cladogenese in der Evolution von phytophagen Insekten // *Zeitschr. Syst. Evolut.-forsch.*, 1988.— Vol. 26 (5).— S. 320—340.

Summary

The paper includes discussion of the hypothesis of most possible ways of transition of beetles to feeding on living vegetative organs of the higher plants from initial (xylo) mycetophagy through an intermediate stage of feeding on pollen and other parts of generative organs of plants. Formation of stable trophic connections with plant generative organs opens before beetles the perspective for further expansion of them on other plant organs. Limitations of mobility of living cycle in the coleopterous groups are mainly associated with difficulties in transformation of diet and substrate for habitation of their larvae, while the imagoes are rather plastic in their relations with environmental factors, and the feeding of the latter on the flowers may be provoked by different causes.

The widely used term «phytophagy» should be regarded as a heterogeneous one, including the type of feeding on all plant organs as well as the specific types, namely phyllophagy, anthophagy (on the Angiosperm flowers and Gymnosperm strobiles), caulo- and xylophagy, and also rhizophagy. In the paper the term «mycetophagy» is preferred among partly synonymous ones, i. e. mycophagy, saprophagy etc.

The symbiosis of coleopterous larvae with cellulose-contained fungi (like to the *Ceratocystis* species) and feeding on fungal spores are preadaptive conditions for their invasion on the plant generative organs. These features were initially rising among xylomycetophagous forms. The process named as phyllophagization appeared and was connected with preceding events occurred or the events caused by Cretaceous biotic revolution, and before that age among the beetles a tendency to

algophagization from primary xylomycetophagy and similar feeding types must have been dominant.

Data on mutual interrelations between beetles and fungi as well as structural adaptations for them allow to suppose that cantharophily in fungi and mycetophily in beetles existed before appearance the cantharophily in the higher plants and anthophily in the beetles in the conventional sense.

A syndrome of pollination by beetles is possible for different plants, Gymnosperms and Angiosperms, generative organs of some of which show atavistic oncoming adaptations, including mimicry to fungi in shape, odour etc. Many atavistic features of ancient mode of life are found among different groups of beetles, including atavistic anthophagy both among imagoes and larvae.

The proposed stages of ways of exchange in trophic of active instars of coleopterous living cycle are traced in many subfamilies of the Nitidulidae. The first stage is characteristic with the complete (xylo) mycetophagy (i. e. in the both larvae and imagoes). The second one includes imaginal antho- or carpophagy and larval mycetophagy. The third one is formation of complete anthophagy (partly phytoembryophagy) in the both imagoes and larvae. Lastly, the fourth one means the reaching of complete phyllophagy, with larval feeding on the living vegetative organs of plants (including the steam boring and leaf-mining) and imaginal phyllophagy or conservation of the atavistic anthophagy (as in the Cerambycidae primitive forms).

Analysis of distribution of representatives from all the coleopterous families according to certain life forms show that in many groups of the infraorder Cucujiformia and Curculioniformia infraorder n. (= Rhynchophora) the same tendency to trophic transformation occurs. In the rest infraorders of the Coleoptera the tendency to phyllophagization is less expressed if at all. The majority of the Cucujiform and Curculioniform species is concentrated near the first and last stages of the indicated trophic transformation: many of archaic groups near the first stage whereas most derived and more advanced polyphagan groups near the last one. Some specialized supraspecific groups (e. g. the Meligethinae, Bruchidae etc.), relict forms with atavistic features in their mode of life or forms remained at initial stages of modification of trophic towards phyllophagy are regarded as occupying the second and third ones in the proposed scheme.

As the similarity of the Chrysomeloidea and Curculionoidea was caused by the same tendency to phyllophagization common for many groups of the Cucujiformia and Curculioniformia, the differences between these superfamilies had to be regarded as more ancient than similarity. This conclusion corresponds with the palaeontological record. The advanced Curculionid forms appeared in the Triassic while the archaic Chrysomelids were found only in the end of the Jurassic period. Moreover, these Jurassic fossils of the Chrysomeloidea have very primitive features so that the linking of them to any of the modern families presents a great problem. Therefore the referring of the both superfamilies to the same infraorder (Cucujiformia) seems scarcely warranted.

В. А. Рихтер

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЛИЧИНОК ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ТАХИН I ВОЗРАСТА (DIPTERA, TACHINIDAE)

V. A. Richter. Basic evolutionary transformations of the first-instar larvae in Palaearctic tachinids (Diptera, Tachinidae)

Личинки I возраста описаны для более чем 180 палеарктических видов тахин. Сведения о личинках западнопалеарктических видов приведены Хертингом (Herting, 1960). Большой вклад в изучение личинок тахин I возраста внесли работы Томпсона. Им описаны личинки I возраста Tachininae: виды *Tachina* Mg., *Nowickia* Wachtl., *Peleteria* R.-D., *Linnaemyia* R.-D., *Chrysocosmius auratus* Fl., *Lydina aenea* Mg., *Lypha dubia* Fl., *Gymnochaeta viridis* Fl., *Ernestia puparum* F., виды *Eurithia* R.-D. и др. (Thompson, 1923), *Loewia foeda* Mg. (Thompson, 1915), *Triarthria setipennis* Fl. (Thompson, 1928), Exoristinae — многие виды Eryciini и Goniini (Thompson, 1924, 1926), Voriini (Thompson, 1961) и др. Развитие афротропического представителя рода *Glaucocara* Thomson — *G. flava* Thomson детально исследовано Кросски (Crosskey, 1965). Преимагинальные стадии тахин, паразитирующих в прямокрылых, описаны Леонидом (Léonide, 1969), среди них Acemyiini (*Metacemyia calloti* Ségué, *Acemyia acuticornis* Mg., *Ceracia mucronifera* Rd.) и Ormiini (*Therobia leonidei* Mesnil).

Подробно исследовано развитие *Pexopsis capitata* Mesnil (Борисова, 1961), *Microsoma exigua* Mg. (Müller, 1962), *Leucostoma simplex* Fl. (Hendrick, Stern, 1970), *Clausicella suturata* Rd. (Kugler, Nitzan, 1977), паразита палочников *Thrixion aberrans* Schiner (Léonide, Léonide, 1982). Морфологический обзор преимагинальных стадий Phasiinae дал Дюпуи (Dupuis, 1963). 2 личинки тахин I возраста, *Aulacephala maculithorax* Mcq. (Ormiini) и *Trixa caerulescens* Mg. (Dexiinae) описаны Груниным (1940).

Строению преимагинальных стадий посвящена серия работ Меллини; в них описаны личинки I возраста *Phytomytera nigra* Mg. (Mellini, 1954 a), *Meigenia mutabilis* Fl. (Mellini, 1954 b), *Sturmia bella* Mg. (Mellini, 1957 a), *Anthomyiopsis nigrisquamata* Ztt. (Mellini, 1957 b), *Macquartia chalconota* Mg. (Mellini, 1958), *Bessa selecta* Mg. (Mellini, 1960), *B. parallela* Mg., *Phryxe vulgaris* Fl. (Mellini, 1961), *Peribaea tibialis* R.-D. (Mellini, 1962 a), *Cleonice callida* Mg. (Mellini, 1962 b), *Nemoraea pellucida* Mg.